

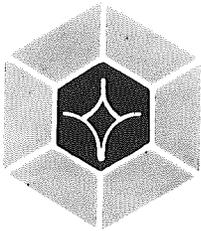
MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT
ET DU CADRE DE VIE
DIRECTION DE LA PROTECTION
DE LA NATURE

ISSN 0180-961 X

Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise

Recueillis et publiés sous la direction de
C. PAIRAUDEAU
Directeur du Parc National

et P. OZENDA
Correspondant de l'Institut
Professeur à l'Université de Grenoble



Tome XI

1981

Cahiers du Parc National de la Vanoise
135, rue du Docteur-Julliard
B.P. 105, 73003 CHAMBÉRY (France)

ISSN 0180-961 X

© Parc National de la Vanoise, Chambéry, France, 1981

SOMMAIRE

COMPOSITION DU COMITÉ SCIENTIFIQUE	5
COMPOSITION DU COMITÉ DE LECTURE	6
LISTE DES COLLABORATEURS	7
G. NELH. - <i>Les gravures rupestres de Haute-Maurienne. Parc National de la Vanoise et zone périphérique (2^e partie).</i>	9-27
L. TESSIER. - <i>Contribution dendroclimatologique à la connaissance écologique du peuplement forestier des environs des chalets de l'Orgère. (Parc National de la Vanoise)</i>	29-61
P. GENSAC. - <i>Recherches méthodologiques sur l'inventaire des sols de montagne</i>	63-89
A. TROTTEREAU. - <i>Esquisse de quelques particularités phytogéographiques de la flore du Sud-Est de la Savoie</i>	91-112
R. KÜHNER. - <i>Agaricales de la zone alpine. Genre Alnicola Kühner.</i> ..	113-134
R. DELPECH. - <i>Inventaire des plantes fourragères des prairies et alpages du Parc National de la Vanoise. Signification écologique et agronomique (1^{re} partie)</i>	135-148
J. ASTA et B. LACHET. - <i>Étude phytosociologique et écologique de lichens saxicoles de haute montagne par des méthodes statistiques multidimensionnelles</i>	149-179
Ph. LEBRETON. - <i>Étude de l'avifaune du Parc National de la Vanoise. VIII. - Analyse complémentaire de l'avifaune des Pinèdes de Haute-Maurienne</i>	181-200
G. MONTAGUT, J. HARS, Ph. GIBERT, Ch. PRUD'HOMME et L. HUGONNET. <i>Observations sur la pathologie des ruminants sauvages de montagne (chamois, bouquetins, mouflons) dans le département de la Savoie, du 1^{er} juillet 1977 au 30 juin 1980</i>	201-225

ABSTRACT

MEMBERS OF THE SCIENTIFIC COMMITTEE	5
MEMBERS OF THE READING COMMITTEE	6
LIST OF CONTRIBUTORS	7
G. NELH. - <i>Rock engravings of the Upper-Maurienne, Vanoise National Park (Savoy) and surrounding area</i>	9-27
L. TESSIER. - <i>Dendroclimatological contribution to the ecological knowledge of the forest trees of l'Orgère (Vanoise National Park)</i>	29-61
P. GENSAC. - <i>Methodological research about inventory of mountains soils</i>	63-89
A. TROTHEREAU. - <i>Outlines of some phytogeographic peculiarities of the southeastern Savoy flora</i>	91-112
R. KÜHNER. - <i>Agaricales (Basidiomycètes) of the Alpine zone. Genus Alnicola Kühner</i>	113-134
R. DELPECH. - <i>A list of grassland's and rangeland's fodder plants of the National Park Vanoise. The interest in the field of Ecology and Agronomy (1^{re} part.)</i>	135-148
J. ASTA et B. LACHET. - <i>Phytosociological and ecological studies of high mountain lichenic saxicolous associations using statistical multivariate methods</i>	149-179
Ph. LEBRETON. - <i>A study of the bird populations in Vanoise National Park. VIII - A complementary analysis about the birds in the pinewoods in Haute-Maurienne (Alps of Savoy)</i>	181-200
G. MONTAGUT, J. HARS, Ph. GIBERT, Ch. PRUD'HOMME et L. HUGONNET. - <i>Observations on pathology of mountain wild ruminants (Rupicapra rupicapra, Capra ibex, Ovis musimon) in the district of Savoy from July 1977 to June 1980</i>	201-225

COMPOSITION DU COMITÉ SCIENTIFIQUE DU PARC NATIONAL DE LA VANOISE

Président honoraire :

M. Paul VAYSSIÈRE, Professeur honoraire au Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

Président :

M. Philippe TRAYNARD, Président de l'Institut National Polytechnique de Grenoble.

Vice-Président :

M. Denys PRADELLE, Architecte-Urbaniste, Chambéry.

Secrétaire :

M. Paul OZENDA, Correspondant de l'Institut, Professeur à l'Université I de Grenoble.

Membres du Comité :

M. Maurice BARDEL, Ancien Directeur du Parc National de la Vanoise, Ingénieur général du G.R.E.F.

M. Roger BUVAT, Membre de l'Institut, Professeur à l'Université de Marseille-Luminy.

M. Louis de CRÉCY, Ingénieur en chef du Génie Rural des Eaux et Forêts, Délégué aux actions R.T.M.

M. Charles DEGRANGE, Professeur à l'Université I de Grenoble.

M. René DELPECH, Professeur à l'Institut National Agronomique, Paris-Grignon.

M. Philippe DREUX, Professeur à l'École Normale Supérieure, Paris.

M. François ELLENBERGER, Professeur à l'Université de Paris-Orsay.

M. René FONTAINE, Ingénieur général honoraire du Génie Rural des Eaux et Forêts, Evian.

M. R.P. FRITSCH, Président de la Société d'Histoire Naturelle de la Savoie.

M. Pierre GENSAC, Professeur à l'Université de Savoie, Chambéry.

- M. Alain GILLE, Coordonnateur des Bureaux Régionaux de Science et de Technologie à l'UNESCO.
- M. Jean GOGUEL, Conseiller au Bureau de Recherches Géologiques et Minières.
- M. Marcel JAIL, Ingénieur de Recherche à l'Institut de Géographie alpine, Grenoble.
- M. Robert KÜHNER, Correspondant de l'Institut, Professeur à l'Université de Lyon I.
- M. Philippe LEBRETON, Professeur à l'Université de Lyon I.
- M. Claude LEVI, Directeur adjoint du C.N.R.S., Professeur au Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- M. Louis LLIBOUTRY, Professeur à l'Université I de Grenoble.
- M. Gérard MONTAGUT, Directeur du Laboratoire Départemental des Services Vétérinaires de Chambéry.
- M. Jacques REBECQ, Professeur à l'Université de Savoie, Chambéry.
- M. Régis RUFFIER DES AIMES, Maire de Champagny, Professeur de Lettres au Lycée de Moutiers, Savoie.

Les manuscrits ne sont acceptés pour publication, qu'après examen par le Comité de Lecture dont la composition est la suivante :

- P. OZENDA, Secrétaire du Comité Scientifique du Parc.
- A.S. BALACHOWSKI, Museum Paris.
- R. BUVAT, Marseille Luminy.
- J. GOGUEL, B.R.G.M., Orléans.
- U. GLUTZ VON BLOTZHEIM, Bern.
- R. KÜHNER, Lyon I.
- M. LAMOTTE, Paris.
- F. PEDROTTI, Camerino.
- Y. THOUVENY, Marseille.
- R. TRÜMPY, Zurich.

LISTE DES COLLABORATEURS DU VOLUME

Cette liste comprend, outre les auteurs ayant participé personnellement à certaines parties du volume et qui sont indiqués par un astérisque, les personnes qui ont exécuté des travaux préliminaires ou ont collaboré à la mise au point des cartes, des figures et des tableaux.

- * J. ASTA, *Maître-Assistante agrégée à l'Université I de Grenoble.*
- * R. DELPECH, *Professeur à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon.*
- * P. GENSAC, *Professeur à l'Université de Savoie, Chambéry.*
- * Ph. GIBERT, *Vétérinaire à Chambéry, Savoie.*
J.P. GUICHARD, *Dessinateur scientifique à l'Université I de Grenoble.*
- * J. HARS, *Vétérinaire à Termignon, Savoie.*
J. HIVERT, *Aide-Technique à l'Université I de Grenoble.*
- * L. HUGONNET, *Laborantine à l'École Nationale Vétérinaire de Lyon.*
- * R. KÜHNER, *Professeur à l'Université de Lyon I.*
- * B. LACHET, *Ingénieur au Centre d'Étude Nucléaire de Grenoble, Département de Recherche Fondamentale.*
- * Ph. LEBRETON, *Professeur à l'Université de Lyon I.*
- * G. MONTAGUT, *Directeur du Laboratoire Départemental des Services Vétérinaires de Savoie, Chambéry.*
- * G. NELH, *Vice-Président du Groupe d'Études, de Recherches et de Sauvegarde de l'Art Rupestre.*
- * Ch. PRUD'HOMME, *Laborantine au Laboratoire Départemental des Services Vétérinaires de Savoie.*
- * L. TESSIER, *Attaché de Recherche à la Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Marseille.*
- * A. TROTTEREAU, *364 rue de Vaugirard, Paris 15^e.*

Le recueil et la coordination des articles ont été assurés par J.P. MARTINOT, Attaché Scientifique au Parc National de la Vanoise.

La présentation du volume a été réalisée par M.C. NEUBURGER, Assistante de Recherche à l'Université Scientifique et Médicale de Grenoble.

LES GRAVURES RUPESTRES DE HAUTE-MAURIENNE PARC NATIONAL DE LA VANOISE ET ZONE PÉRIPHÉRIQUE (2^e partie) (1)

par Georges NELH (2)

Introduction	10
I. - Méthode d'étude de la répartition des gravures	10
II. - Répartition de quelques familles de gravures	13
III. - Problèmes de datation et de signification	22
Conclusion	27

Résumé. - Cette seconde partie de l'étude concernant les gravures rupestres de Haute-Maurienne est plus particulièrement consacrée à la répartition des principaux groupes de gravures entre les différents sites et à leur analyse statistique dans les domaines de la datation et de la signification.

Le seul élément positif de cette analyse est l'attribution de nombreuses empreintes de pieds à un culte des sommets et des glaciers. Les autres gravures schématiques, de par leur caractère purement symbolique et leur perdurance jusqu'au XVIII^e siècle, échappent à une quelconque analyse logique.

Mots clés : France-Alpes de Savoie - Parc National de la Vanoise - Art rupestre - Pré-et Protohistoire - Époque moyenâgeuse.

Summary. - ROCK ENGRAVINGS OF THE UPPER-MAURIENNE, VANOISE NATIONAL PARK (SAVOY) AND SURROUNDING AREA.

This second part of the study concerning the rock-engravings of the Upper-Maurienne deals particularly with the distribution of the main groups of engravings

(1) Voir « première partie » dans « Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise », 1979, X, 9-35.

(2) G.E.R.S.A.R. : Groupe d'Études, de Recherches et de Sauvegarde de l'Art Rupestre, 91490 Mairie de Milly-la-Forêt.

between the various zones and their statistical analysis in the fields of datation and meaning.

The only positive element in this analysis is the attribution of numerous foot-prints to a cult of the heights and glaciers. The other schematic engravings, considering their purely symbolic character and their survival down to the 18th century, do not fit in with any logical analysis.

Key words : *France-Alps of Savoy - Vanoise National Park - Rock art - Pre and Protohistory - Middle-age period.*

INTRODUCTION

La première partie de cette étude était consacrée au corpus des gravures et à la répartition des sites à gravures rupestres de Haute-Maurienne, ce toponyme englobant la partie méridionale du Parc National de la Vanoise et sa zone périphérique de la haute vallée de l'Arc, aux abords du Mont Cenis.

La mise en œuvre d'un programme de traitement par l'informatique des données recueillies jusqu'à présent est prématurée, car il subsiste encore, dans l'état actuel des recherches, trop de zones d'ombre, non encore prospectées, qui risquent de faire varier ces données de façon non négligeable, notamment pour les familles de gravures à faible échantillonnage.

C'est pourquoi cette deuxième partie est plus particulièrement axée, en tant qu'étude préliminaire, sur une simple exploitation statistique des observations et des relevés exécutés sur les différents sites, en vue d'évaluer les possibilités de répondre à la question suivante : peut-on, au moyen de ces éléments, et notamment en étudiant la répartition de quelques familles importantes de gravures, mettre en évidence certains indices permettant de faire progresser d'une façon logique nos connaissances dans les domaines de la datation et de la signification de l'art rupestre de cette région ?

I. - MÉTHODE D'ÉTUDE DE LA RÉPARTITION DES GRAVURES

Le corpus des gravures, tel qu'il a été présenté dans la première partie de cette étude, ne peut donner qu'une idée très approximative de l'ensemble de l'art rupestre de Haute-Maurienne, car il ne s'agit là que d'une liste typolo-

gique des gravures et il est bien évident que, si certaines d'entre elles y sont présentes par dizaines, d'autres ne s'y trouvent qu'à quelques exemplaires, voire à l'unité.

Aucun des sites actuellement répertoriés ne peut d'ailleurs prétendre montrer un échantillonnage complet du corpus; chacun d'entre eux, au contraire, présente un caractère propre dû à une décoration préférentielle associant diverses familles de gravures. Ces familles pouvant se subdiviser en différents groupes caractérisés soit par leurs dimensions, soit par des variantes d'exécution dans leur tracé, il était donc intéressant de rechercher si ces caractères pouvaient avoir un rapport quelconque avec une répartition entre les différents sites.

L'étude statistique de cette répartition a nécessité, avant d'aborder la phase finale de la localisation quantitative des différentes gravures, plusieurs phases intermédiaires de mise en ordre des échantillons, que nous énumérons ci-après.

A) CHOIX DES FAMILLES DE GRAVURES

Parmi les familles de gravures représentées de façon suffisamment abondante afin de pouvoir opérer sur un échantillonnage vraiment représentatif, nous en avons choisi cinq en fonction des critères suivants :

- Gravures répandues dans l'art rupestre de toute l'Europe occidentale : les marelles et les triples-enceintes.
- Gravures répandues dans l'art rupestre de l'Arc alpin : les grandes pierres à cupules.
- Gravures plus particulièrement représentatives de l'art rupestre de Haute-Maurienne : les figurations de pieds, les spirales et les serpentiformes, les gravures des pierres historiées.

B) ÉTUDE DES FAMILLES DE GRAVURES

Chacune des gravures ayant fait l'objet d'un relevé et appartenant aux cinq familles ainsi sélectionnées a été classée selon différents critères.

1. Critère typologique

C'est, de loin, le plus important car il permet la constitution de différents groupes au sein d'une même famille, comme par exemple le sens de rotation des spirales, les figurations de pieds en creux ou en contour, etc. Certaines familles de gravures, notamment les marelles, ne se prêtent pas à un tel découpage car elles ne présentent pas de variantes caractéristiques dans leur tracé.

2. Critère dimensionnel

Dans chaque groupe ainsi constitué les gravures ont été classées suivant leurs dimensions : longueur des pieds, diamètre des spirales, etc. Certaines gravures telles que les serpentiformes et les gravures moyenâgeuses ne peuvent faire l'objet d'une quelconque mensuration ; dans ce cas il a été tenu compte de la surface qu'elles occupent sur les différents rochers.

3. Critère directionnel

Ce critère n'a été retenu que pour une seule famille de gravures : les figurations de pieds, les autres représentations ne semblant pas obéir à un quelconque facteur directionnel.

4. Critère de facture

Bien que, dans la plupart des cas, l'érosion ait fait disparaître les traces de piquetage des gravures, ce critère a été utilisé pour différencier le groupe des figurations de pieds piquetées à fleur de rocher sans profondeur mesurable.

C) ÉTUDE DE LA RÉPARTITION

Il suffit, pour chacune des familles étudiées, de reporter sur une carte, site par site, les pointages effectués en faisant ressortir graphiquement la localisation de chacun des groupes constitutifs de la famille ainsi que la quantité des échantillons trouvés dans chacun des sites.

L'expérience acquise sur le terrain nous a cependant conduit à présenter également cette répartition sous une autre forme. En effet, l'espace géographique de Haute-Maurienne où se présentent les gravures peut se diviser en quatre zones caractéristiques : la rive gauche de l'Arc, le fond de vallée, la rive droite de l'Arc et la zone interne du Parc National, en l'occurrence le vallon de la Rocheure. L'examen de la répartition des gravures de chaque groupe dans ces quatre zones met parfois mieux en évidence qu'une carte certains éléments d'analyse.

D) PRÉSENTATION GRAPHIQUE DE L'ANALYSE

Les résultats de l'étude des familles de gravures et de leur répartition seront donnés sous forme de représentations graphiques, de préférence à des tableaux fastidieux à lire, car elles permettent de visualiser de façon immédiate et claire les informations qu'elles contiennent.

C'est ainsi que chacune des cinq familles de gravures qui font l'objet de cette étude sera caractérisée, suivant les besoins, par un ou plusieurs des graphiques suivants :

- un histogramme de fréquence d'une grandeur caractéristique de l'ensemble de la famille ou du groupe;
- un histogramme des pourcentages représentés par les différents groupes dans la même famille;
- un graphique de répartition dans les quatre zones géographiques;
- une carte de répartition par sites.

Afin d'éviter les répétitions dans les légendes des figures nous indiquons ci-après les abréviations utilisées dans les graphiques de répartition entre les quatre zones :

RG	= rive gauche de l'Arc
V	= fond de vallée
RD	= rive droite de l'Arc
ZI	= zone interne de la Rocheure

Par ailleurs, dans les cartes de répartition par sites, la dimension des repères est sensiblement proportionnelle au nombre d'échantillons de même type trouvé dans ces sites.

II. RÉPARTITION DE QUELQUES FAMILLES DE GRAVURES

Les éléments de cette étude sont tirés des relevés intégraux effectués sur les quelque 250 rochers gravés connus en Haute-Maurienne à la fin de l'année 1979.

A) GRAVURES DES PIERRES HISTORIÉES

Il ne sera traité ici que des gravures figuratives du style de celles trouvées au Vallonnet. La carte de répartition par sites de la figure 1 montre la concentration de ce genre de gravures moyenâgeuses dans le vallon de la Rocheure, avec cependant une influence très nette, indiquée par la flèche, sur le site de Pisselerand. Dans ce dernier, en effet, ont été trouvées la figuration d'une épée sur le gradin latéral de la Pierre aux Pieds, ainsi que la représentation d'une vache de style identique à celle de la scène d'exode du Vallonnet 2. Personne, à notre connaissance, n'a encore signalé parmi les pieds gravés cette épée pourtant très lisible.

Il convient de noter également, bien qu'en dehors de la Haute-Maurienne, la présence de ce genre de gravures, en l'occurrence deux silhouettes humaines, au pied du glacier du Bouchet, en amont de Saint-Michel-de-Maurienne.

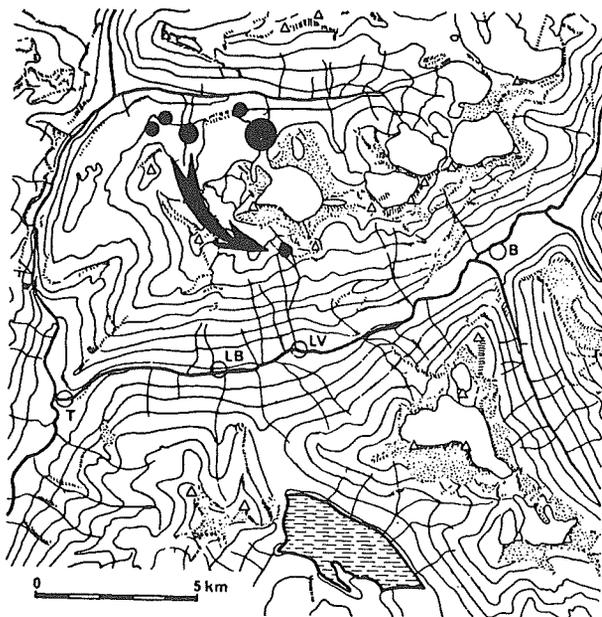


FIG. 1. - Répartition des gravures moyenâgeuses.

B) MARELLES ET TRIPLES-ENCEINTES

L'échantillonnage de ces deux familles de gravures, que nous n'avons pas voulu dissocier car étant présentes côte à côte dans de nombreux sites, est composé de 39 marelles simples, 7 marelles quadruples, dont 4 associées à une triple-enceinte, et 19 triples-enceintes.

Ces figurations à base du carré sont de très mauvais « fossiles directeurs » car elles se retrouvent pratiquement dans tous les sites de gravures rupestres d'Europe occidentale et à toutes les époques, depuis la protohistoire jusqu'à ces dernières années où elles ont servi de table de jeux (jeu de la marelle assise, jeu du moulin). Bien que conscient de ce fait, nous les avons choisies volontairement pour cette étude afin de constater si cette universalité se confirmait en Haute-Maurienne.

La carte de répartition de la figure 2 montre qu'elles sont effectivement présentes dans tous les sites, avec cependant une prépondérance dans ceux de la rive gauche de l'Arc, comme le confirme le graphique de répartition interzones de la figure 3.

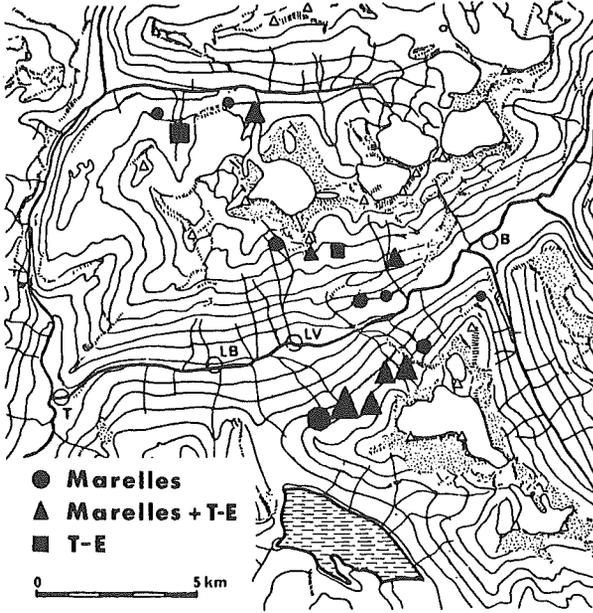


FIG. 2. - Répartition des marelles et des triples-enceintes.

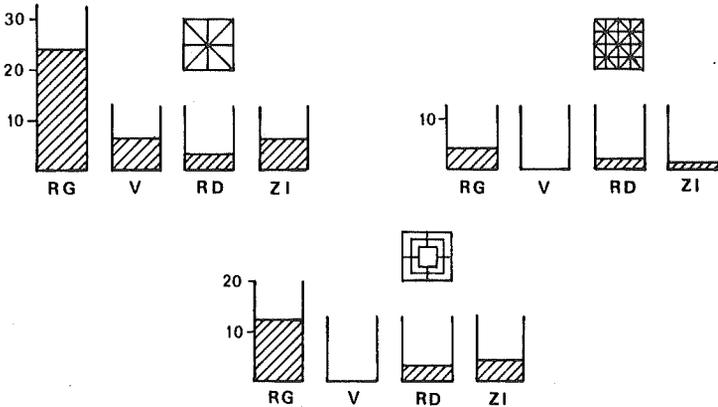


FIG. 3. - Répartition interzones des marelles et des triples-enceintes.

Les histogrammes de la figure 4 montrent que les dimensions de ces gravures sont très variables, les triples-enceintes étant cependant en moyenne plus grandes que les marelles simples, sauf quelques exceptions qui ne fournissent pas d'éléments suffisants pour les différencier dans une répartition ou une chronologie particulière.

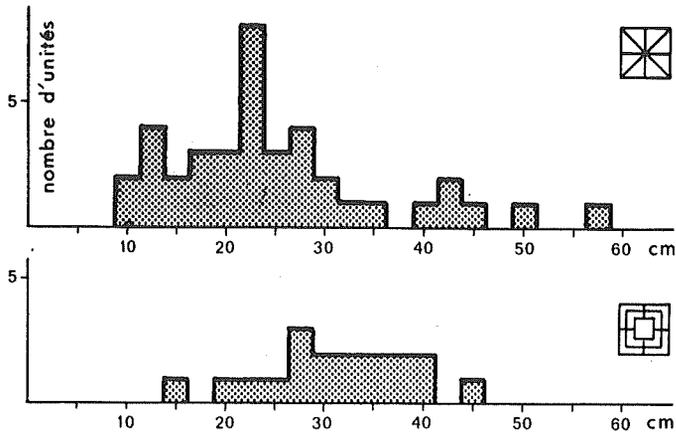


FIG. 4. - Histogrammes de fréquence de la dimension des marelles et des triples-enceintes.

C) SPIRALES ET SERPENTIFORMES

Ces deux familles sont également indissociables car elles se présentent en association constante dans la plupart des sites. Pour les spirales l'échantillonnage comprend 44 figurations pures c'est-à-dire bien lisibles et non incluses dans des tracés divers, notamment des serpentiformes et des méandriformes, les ayant plus ou moins masquées. Parmi ces 44 spirales, 24 sont du type à rotation gauche et 20 à rotation droite, ce qui semble indiquer que le sens de rotation n'était pas un facteur significatif dans le symbolisme de cette gravure; 12 d'entre elles, par contre, présentent dans leur enroulement des retournements en nombre variable, sans pour autant former la figure vraiment classique du « labyrinthe ». Les histogrammes de fréquence de leur dimension, qui peut être caractérisée par le diamètre et le nombre de spires, ne montrent pas d'anomalies flagrantes, le diamètre étant sensiblement proportionnel au nombre de spires (fig. 5).

L'examen de leur répartition, selon la figure 6, fait apparaître deux points forts de concentration : le Grand Vallon, dans la zone interne de la Rocheure, et l'Arcelle Neuve sur la rive gauche de l'Arc.

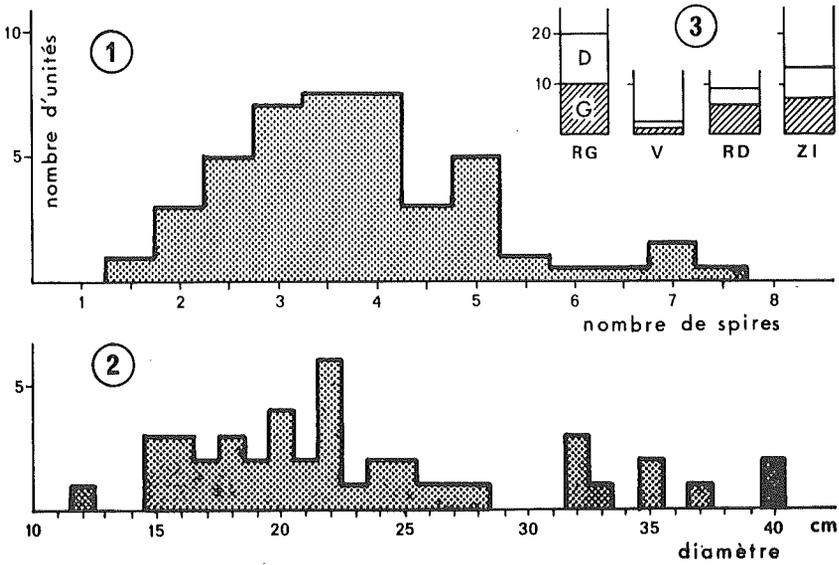


FIG. 5. - Histogrammes de fréquence du nombre de spires (1) et du diamètre des spirales (2). Répartition interzones (3).

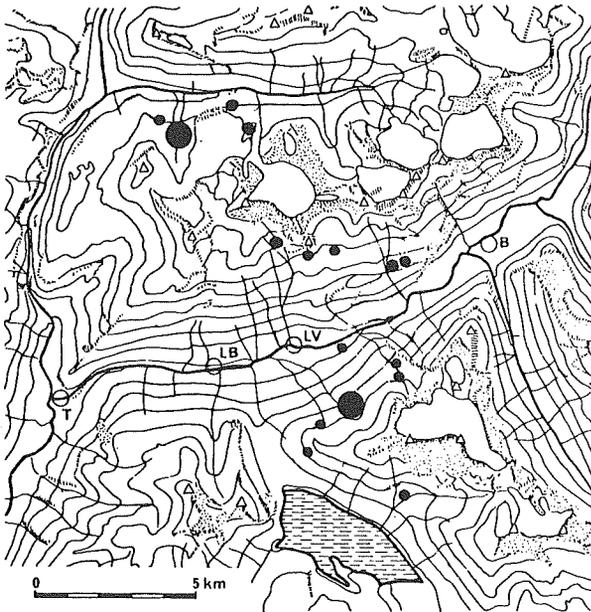


FIG. 6. - Répartition des spirales.

Quant aux serpentiformes, vocable sous lequel nous réunissons ici les tracés sinueux ou à méandres caractéristiques issus parfois eux-mêmes d'amorces de spirales, leur répartition suit celle des spirales pures; il faut cependant constater, pour ce qui concerne leur nombre et leur qualité, que les sites de la Rocheure et de la rive droite de l'Arc l'emportent de beaucoup sur ceux de la rive gauche (fig. 7).

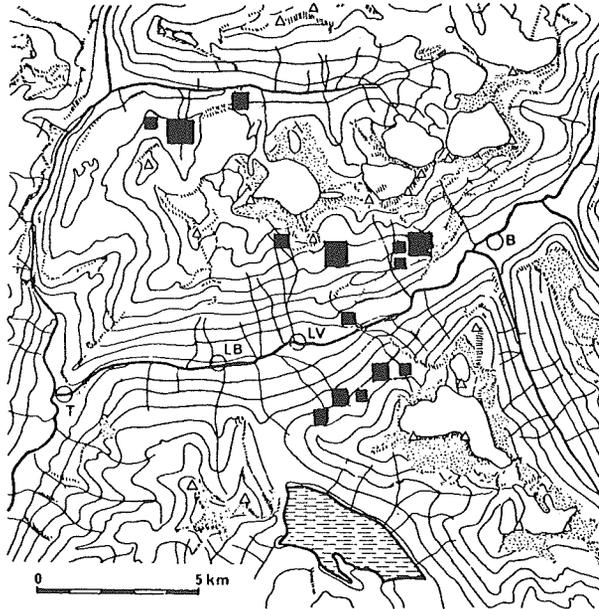


FIG. 7. - Répartition des serpentiformes et méandrifformes.

D) LES GRANDES PIERRES À CUPULES

Bien que des cupules de tailles diverses soient présentes dans tous les sites de gravures schématiques, il n'a été pris en compte pour cette étude que les vraies « pierres cupulaires » qui, il faut le constater, sont très rares.

En Haute-Maurienne, elles peuvent être divisées en deux groupes se différenciant par l'influence que les formes primitives du rocher ont eu sur la décoration : surfaces tourmentées avec cavités plus ou moins réaménagées en bassins et complétées ou non de cupules telles que celles de La Para, La Rantzei, ou surfaces planes librement décorées par le graveur telles qu'à la Pierre aux Pieds, la Pierre de Chantelouve, la Pierre de l'Arcelle Neuve. Dans les deux cas, il peut y avoir association avec des figurations de pieds en creux.

Les deux versants de la vallée de l'Arc présentent à peu près à égalité ces genres de gravures, alors que la zone interne de la Rocheure en est totalement dépourvue (fig. 8).

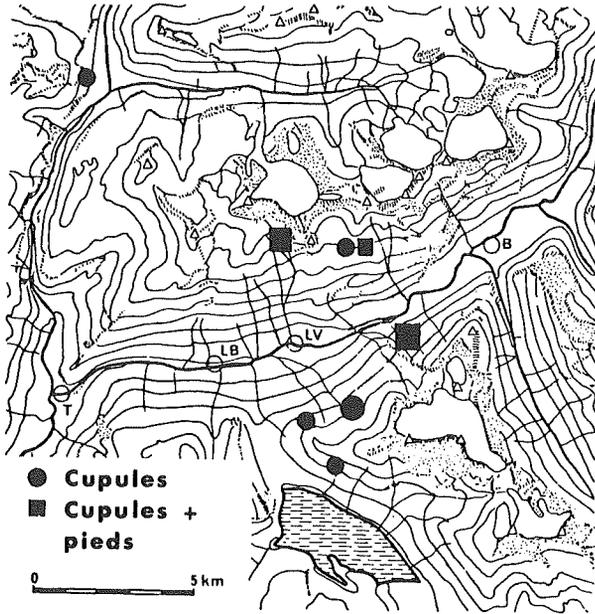


FIG. 8. - Répartition des pierres à cupules.

E) LES FIGURATIONS DE PIEDS

Ces gravures, répandues dans toute la Maurienne, sont les plus abondantes puisque le dernier point de l'inventaire fait état de 330 figurations de pieds de factures diverses, chaque paire de pieds ayant été comptabilisée dans cet inventaire pour deux unités. Elles se répartissent de la façon suivante :

- 218 en Haute-Maurienne (Communes de Lanslevillard et de Lanslebourg-Mont Cenis).
- 112 en Moyenne-Maurienne (Communes d'Orelle et du Thyl).

Bien que présentant toutes des caractéristiques similaires dans ces deux régions, seules ont été retenues pour cette étude les figurations de pieds de Haute-Maurienne qui, comme le montre le corpus des gravures, peuvent être divisées en trois grands groupes se différenciant par leur facture : les pieds en creux, les pieds piquetés et les pieds au contour.

Dans chacun de ces groupes toute empreinte peut être caractérisée non seulement par sa longueur mais encore par une particularité la rattachant à un sous-groupe : pied isolé (gauche ou droit) ou faisant partie d'une paire, présence d'une cupule ou d'une barrette pour les pieds en creux, présence d'une sangle ou d'une double sangle pour les pieds au contour. La figure 9 montre, en pourcentage, la répartition de ces sous-groupes au sein de chaque groupe principal.

La carte de la figure 10 montre une répartition préférentielle des pieds en creux et au contour entre les deux versants de la vallée, ce qui est encore mieux mis en évidence par le graphique de répartition interzones de la figure 11 : les pieds en creux sont tracés presque exclusivement sur la rive droite de l'Arc alors que les pieds au contour sont présents dans la plupart des sites de la rive gauche, la zone interne de la Rocheure, à l'exception d'un seul exemplaire, semblant totalement dépourvue de ce genre de figurations. Les pieds piquetés, dont l'échantillonnage est insuffisant pour en tirer une indication valable, n'ont pas été reportés sur la carte afin de ne pas la surcharger, mais ils s'apparentent davantage aux pieds au contour dont ils suivent sensiblement la répartition.

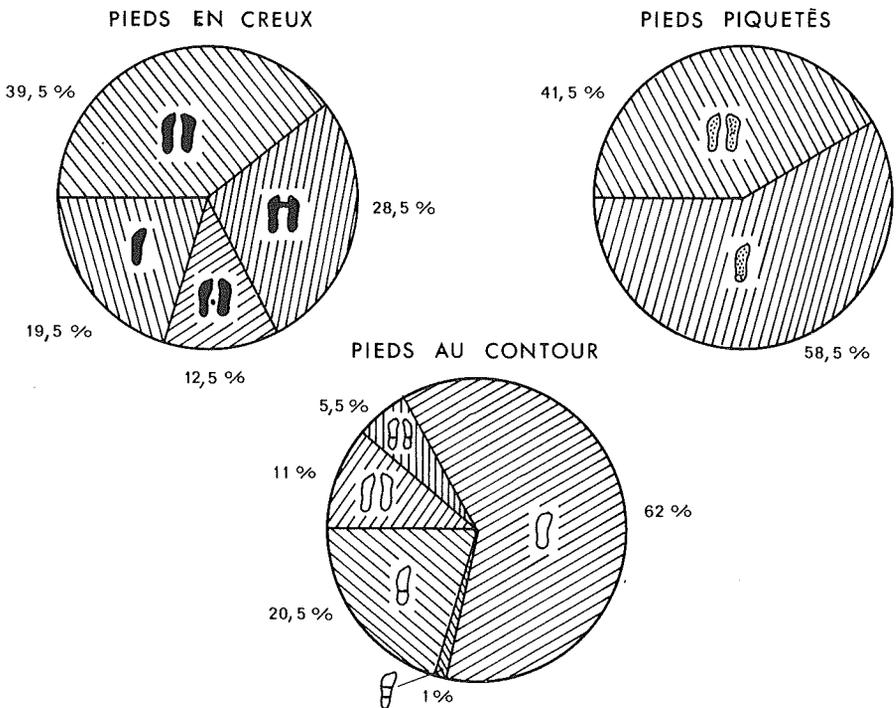


FIG. 9. - Répartition typologique des figurations de pieds.

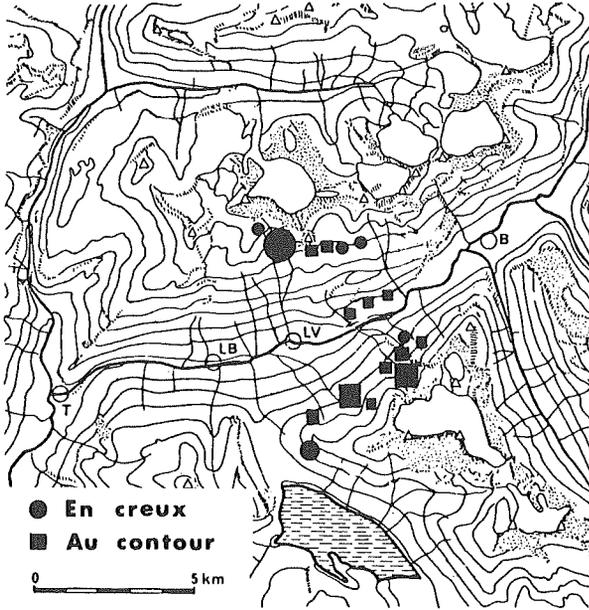


FIG. 10. - Répartition des pieds en creux et au contour.

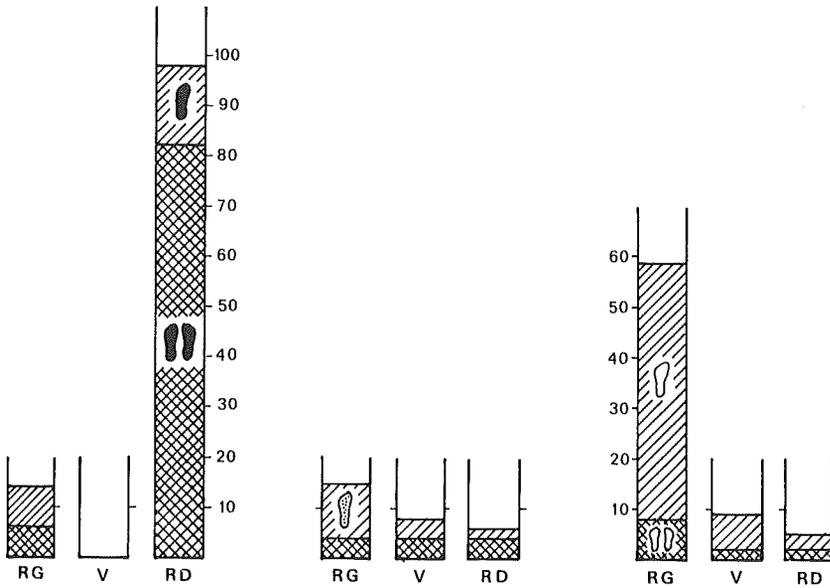


FIG. 11. - Répartition interzones des 3 groupes de pieds.

III. - PROBLÈMES DE DATATION ET DE SIGNIFICATION

Un examen global des rochers gravés de Haute-Maurienne fait apparaître quatre grands groupes de gravures :

- Gravures de pieds et de cupules.
- Gravures schématiques.
- Gravures moyenâgeuses des pierres historiées.
- Gravures modernes accompagnées de noms, d'initiales et de dates.

Si la signification et la datation de ces deux derniers groupes ne posent guère de problèmes, il n'en va pas de même des deux premiers : les gravures schématiques sont, jusqu'à présent, de datation très incertaine, les pierres aux pieds et à cupules étant généralement « attribuées » à la période néolithique.

La répartition des gravures entre les différents sites et les observations faites sur le terrain peuvent-elles contribuer à la datation et à une meilleure compréhension de l'existence même de ces gravures ?

A) LES FIGURATIONS DE PIEDS

Les différences très nettes de facture, de typologie et de répartition des pieds en creux et au contour laissent supposer au moins deux périodes distinctes d'exécution.

Contrairement aux gravures schématiques qui sont des abstractions, les figurations de pieds sont des représentations concrètes, quoique symboliques, en relation directe avec le corps du graveur et non plus avec son seul esprit. Ce symbolisme exige d'admettre que ce graveur a représenté son propre pied, non chaussé, après l'avoir pris comme gabarit de tracé. Peut-on alors trouver des différences plus forte entre les groupes de pieds ?

La figure 12 présente les histogrammes de fréquence des longueurs de pieds des trois groupes, cette longueur étant exprimée avec deux échelles différentes : l'une en centimètres, l'autre en pointures de chaussures actuelles rapportées aux dimensions du pied nu, échelle beaucoup plus parlante. Ces histogrammes montrent des maxima identiques centrés sur une longueur de 23 centimètres (pointure 37) avec cependant, pour les pieds en creux, une concentration plus forte entre 21 et 22 centimètres (pointures 34 à 35).

Les figurations de pieds apparaissant dès le néolithique dans l'art rupestre de l'arc alpin, la race néolithique alpine étant, d'autre part, de petite taille, il est tentant de voir dans les faibles dimensions des pieds représentés la confirmation d'une origine néolithique de ces gravures.

GRAVURES RUPESTRES DE HAUTE-MAURIENNE

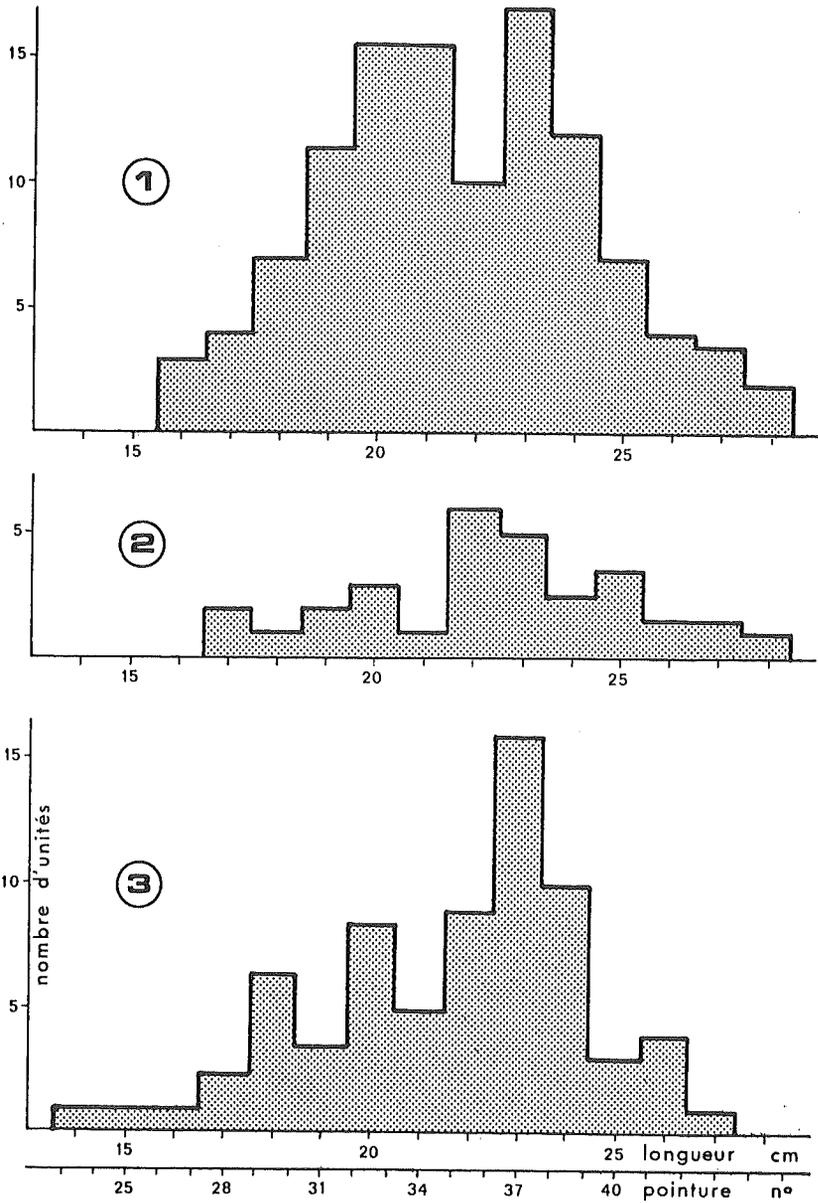


FIG. 12. - Histogrammes de fréquence des longueurs des pieds en creux (1), piquetés (2), au contour (3).

Ce raisonnement ne peut certainement pas s'appliquer aux pieds au contour de la rive gauche de l'Arc, répartis sur les petits rochers de pâturages très fréquentés aux XVII^e et XVIII^e siècles, et dont certains sont tracés en association directe avec les nombreux noms et prénoms qui envahissent très rapidement tous les sites dès le début de l'alphabétisation de cette région, c'est-à-dire vers le XVI^e siècle.

Avant d'admettre comme possible que la taille moyenne des pieds d'adultes de la région ait été de 23 centimètres (pointure 37) au XVII^e siècle, et en l'absence de toute statistique concernant ce point précis, il convient de s'interroger sur la représentativité de l'échantillonnage considéré : est-ce celui de l'ensemble d'une population ou seulement celui d'une partie de celle-ci, telle qu'enfants et adolescents (rites initiatiques) ou adolescentes et femmes (rites de fécondité) ? Cette question, qui rejoint le domaine de la motivation et de la signification de ces gravures, reste actuellement sans la réponse qui aurait pu, peut-être, fournir une autre explication de la dimension des pieds représentés.

L'absence quasi totale de figurations de pieds, comme d'ensembles cupulaires, dans la zone interne fortement fréquentée à la période moyenâgeuse, ne signifie pas pour autant la disparition temporaire de ce genre de représentations, puisque nous les retrouvons en Maurienne, plus en aval à la base du glacier du Bouchet, sous la forme de pieds au contour associés à deux figurations humaines identiques à celles du vallon de la Rocheure.

L'examen de l'orientation des gravures de pieds permet, par contre, d'apporter quelques lumières sur leur signification. Cette orientation, à première vue incohérente et aléatoire, a été étudiée dans le cas particulier de la Pierre-aux-Pieds, qui présente sur une même surface un grand échantillonnage de pieds de différents types. L'histogramme de la figure 13 montre que ces pieds se répartissent en deux groupes, l'un orienté vers la Pointe de Charbonnel (flèche 1) et les glaciers du fond de la vallée, l'autre orienté vers le Roc de Burel (flèche 2) et la crête dominant le site de la Pierre-aux-Pieds.

Ces deux orientations, vers un sommet lointain ou vers le sommet le plus proche, se retrouvent dans la majorité des cas pour tous les types de pieds. Ceux de la rive gauche de l'Arc ont en général pour direction trois sommets caractéristiques de la rive droite : la Dent Parrachée, le Grand Roc Noir et les Pointes du Chatelard.

Dans quelques cas, les pieds sont orientés vers un détail caractéristique de l'environnement du site, mais toujours en position dominante, tel que, par exemple, un gros bloc rocheux sur une crête. Cette dernière particularité d'orientation, où le paysage joue un rôle important, nous amène à constater que, dans certaines zones, celui que nous avons sous les yeux à l'heure actuelle n'est plus du tout le même qu'à l'époque où ont été tracées les gravures. Il s'agit en particulier des zones proches des glaciers. Avant la régression générale de ces derniers dans les Alpes, la langue terminale du glacier du Bouchet ou les chutes de séracs du glacier de l'Arcelle Neuve ont pu motiver la concentration des gravures de pieds que nous y trouvons avec une orientation vers des points caractéristiques actuellement disparus.

Ce culte, au sens large du terme, des sommets et des glaciers visant à obtenir leur protection ou leur clémence est un des aspects du culte de la

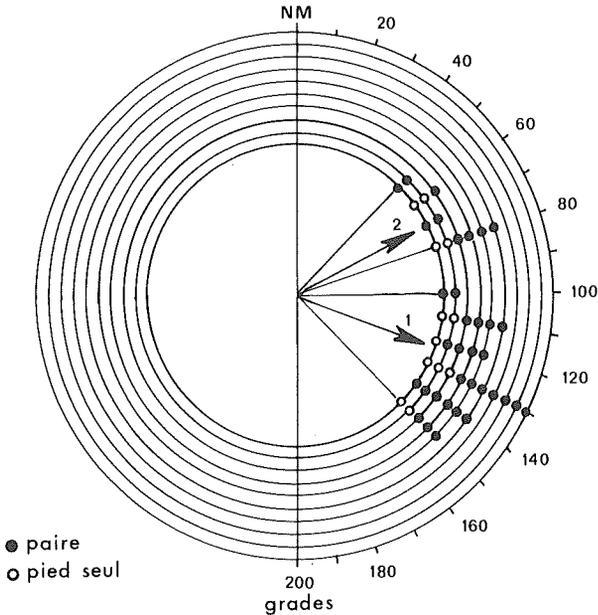


FIG. 13. - Histogramme, en représentation polaire, de la fréquence d'orientation des pieds de la Pierre-aux-Pieds (Pisselerand 5).

nature qui apparaît dans les concepts spirituels des populations protohistoriques, notamment à l'Age du Fer. Il aurait ainsi, en Maurienne, perduré jusqu'au XVIII^e siècle.

B) LES CUPULES

Gravures atypiques par excellence et très répandues dans tout l'arc alpin, les cupules se retrouvent en Haute-Maurienne, non seulement sur les rochers de tous les sites mais aussi en bordure des chemins et sentiers, sur des pierres de seuil de granges et chalets, sur une croix en pierre dressée à la sortie de Lanslebourg et même sous l'ancienne table d'autel de l'église de Bramans. C'est dire qu'elles ont été exécutées de tout temps jusqu'à une époque très récente; mais il est indéniable que les grandes pierres à cupules, qui comportent parfois des réseaux de rigoles et de pieds en creux, semblent les plus anciennes. Rien, cependant, ne prouve l'origine néolithique qui leur est habituellement attribuée.

C) LES GRAVURES SCHÉMATIQUES

Bien que les spirales et les cercles concentriques apparaissent dans l'arc alpin à l'aube des Ages des Métaux, il semble que l'art rupestre schématique n'ait été introduit en Haute-Maurienne que beaucoup plus tard. L'absence de gravures caractéristiques et de vestiges archéologiques de l'Age du Bronze à Lanslevillard tendrait à reporter l'origine de ces gravures à l'Age du Fer. C'est en effet à partir de cette époque qu'est attestée une occupation permanente de cette zone, ainsi qu'en témoignent les sépultures de la période de Hallstatt et du III^e siècle après J.-C. découvertes à Lanslevillard. On sait, d'autre part, que le schématisme géométrique est à son apogée quelques siècles avant J.-C. à la période de la Tène, les mêmes figurations symboliques se retrouvant sur de nombreuses monnaies gauloises.

Les trois observations précédentes sont néanmoins insuffisantes pour dater avec certitude ces gravures schématiques, car l'examen de leur répartition et les observations faites dans les différents sites montrent qu'elles ont été tracées pendant une très longue période. C'est ainsi que les sites moyenâgeux de la zone interne présentent de nombreuses spirales accompagnées de serpenti-formes qui font partie intégrante de la composition de certaines surfaces. Il en est de même des marelles et des triples-enceintes qui, dans d'autres sites, semblent avoir été tracées jusqu'à la fin du XVIII^e siècle. Comment distinguer alors, pour ces figures stéréotypées dans leur forme mais aussi dans leurs dimensions et leur facture, les plus anciennes des plus récentes ?

Toutes les observations concordent néanmoins pour attester d'une persistance de plus de vingt siècles de la gravure schématique en Haute-Maurienne. Malgré l'emprise progressive de la religion catholique on assiste là à une coexistence du symbolisme païen et du symbolisme chrétien représenté par les innombrables croix latines de styles divers. Ces deux symbolismes sont tellement imbriqués sur de nombreux rochers qu'il est difficile d'affirmer s'il s'agit vraiment d'une christianisation de rochers précédemment décorés ou tout simplement de tracés contemporains témoignant d'une « coexistence pacifique ».

Toutes les observations permettent également d'affirmer que les nouvelles idées philosophiques et l'esprit révolutionnaire de la fin du XVIII^e siècle ont sonné le glas de la symbolique schématique car seuls subsistent alors sur les rochers des patronymes, des dates et des croix. A partir de cette époque ces gravures vont sombrer dans l'oubli; abstraites et accessibles seulement aux initiés, nous ne pouvons faire que des hypothèses sur leur signification que rien ne pourra confirmer ou infirmer. Après deux cents ans de silence il nous faut bien reconnaître que nous ne sommes plus des initiés.

CONCLUSION

L'examen de l'art rupestre de Haute-Maurienne, en abordant ce dernier comme un simple phénomène physique et en faisant abstraction de toutes les hypothèses antérieures, met en évidence les difficultés auxquelles se heurte une telle démarche.

Les bases mêmes d'un raisonnement logique en matière de datation y font défaut :

- absence de témoins archéologiques en relation directe avec les gravures.
- absence de gravures types d'époques caractéristiques.
- absence de superpositions de gravures sauf par des initiales modernes.
- perdurance apparente d'un graphisme géométrique jusqu'à une époque récente.

En matière de signification le symbolisme géométrique hermétique de l'ensemble des gravures rend toute explication impossible sans tomber dans le domaine des hypothèses. Seul le fait que, dans de nombreux cas, les gravures de pieds soient en relation directionnelle avec des éléments de leur environnement a permis de conclure pour celles-ci à un « culte » des sommets et des glaciers.

Bien que cette analyse statistique n'ait fait progresser que de façon infime nos connaissances en la matière, elle aura eu le mérite, tout au moins pour les principaux groupes de gravures rupestres de Haute-Maurienne, de nécessiter l'établissement d'un inventaire analytique se situant à mi-chemin entre le corpus très général des gravures et l'inventaire proprement dit.

CONTRIBUTION DENDROCLIMATOLOGIQUE À LA CONNAISSANCE ÉCOLOGIQUE DU PEUPEMENT FORESTIER DES ENVIRONS DES CHALETS DE L'ORGÈRE (PARC NATIONAL DE LA VANOISE)

par Lucien TESSIER (1)

Introduction	30
I. - Les données	31
II. - La mise en œuvre des données	36
III. - Interprétation écologique	48
Conclusion	58
Références bibliographiques	60

Résumé. - Une analyse des relations entre l'épaisseur des cernes annuels et les paramètres climatiques mensuels des 14 mois précédant l'achèvement supposé de chaque cerne est conduite par l'étude des courbes de croissance, l'analyse de la variance, deux méthodes d'analyse multifactorielle (analyse des correspondances et analyse régressive pas à pas). Ainsi est précisée, par le biais des principales phases du conditionnement du cerne mince propre à chaque essence, l'écologie de trois espèces (*Larix decidua*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*) cohabitant sur le site.

Dans le cas du Mélèze, l'intervention cyclique de la tordeuse du Mélèze est mise en évidence. La longue chronologie (1353-1973) établie pour cette dernière essence, montre en outre que les fluctuations de la croissance peuvent être mises en parallèle avec les fluctuations des fronts glaciaires.

Mots-clés : *Dendroclimatologie - écologie - croissance en épaisseur - Alpes (Vanoise) - Pinus cembra - Pinus silvestris - Picea excelsa - Larix decidua.*

Summary. - DENDROCLIMATOLOGICAL CONTRIBUTION TO THE ECOLOGICAL KNOWLEDGE OF THE FOREST TREES OF L'ORGÈRE (VANOISE NATIONAL PARK)

An analysis of the relationships between the annual ring-width and the monthly climatic parameters of the 14 months preceding the supposed complete formation of

(1) Laboratoire de Botanique historique et Palynologie (E.R.A. CNRS n°404), Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme, rue Henri Poincaré, 13397 Marseille Cedex 4. Boursier de la Fondation Louis EMBERGER.

each ring is performed through the study of growth curves, the analysis of variance, and two techniques of multifactorial analysis (analysis of correspondences and stepwise multiple regression analysis). Thus, taking into consideration also the main stages in the conditioning of narrow ring peculiar to each species, precisions could be given concerning the ecology of three species (*Larix decidua*, *Picea excelsa*, *Pinus silvestris*) growing on the same site.

In the case of the Larch, the cyclic intervention of the tortrix moth (*Zeiraphera Diniana* Gn.) is evidenced. Furthermore, the long chronology (1353-1973) established for this species shows that a parallel can be drawn between the fluctuations in its growth and the fluctuations of the glacier front line.

Key-words : *Dendroclimatology - ecology - radial growth - Alpes (Vanoise) - Pinus cembra - Pinus silvestris - Picea excelsa - Larix decidua.*

Riassunto. - CONTRIBUTO DENDROCLIMATOLOGICO ALLA CONOSCENZA DEL POPOLAMENTO FORESTALE NEI DINTORNI DELLE VILLETTE DELL'ORGÈRE (PARCO NAZIONALE DELLA VANOISE).

Un'analisi delle relazioni tra la spessorezza degli anelli annuali e i parametri climatici mensuali dei quattordici mesi che hanno preceduto il compimento sopposto di ogni anello è condotta dallo studio delle curve di crescita, l'analisi di « varianza », due metodi di analisi multifattoriale (analisi delle corrispondenze e analisi regressiva passo a passo). Così è precisata col mezzo delle principali fasi della condizionatura dell'anello sottile, speciale ad ogni essenza, l'ecologia della tre specie coabitando sul sito.

Nel caso del larice, l'intervento ciclico della torcitrice (*Zeiraphera Diniana*) è così dimostrata. La lunga cronologia stabilita per quell'ultima essenza, mostra inoltre, che le fluttuazioni della crescita possono essere messa in parallelo colle fluttuazioni dei fronti glaciali.

Parole-chiave : *Dendroclimatologia - ecologia - crescita in spessorezza - Alpi (Vanoise) - Pinus cembra - Pinus silvestris - Picea excelsa - Larix decidua.*

INTRODUCTION

Si le but premier recherché par le dendroclimatologue est essentiellement de recueillir des données paléoclimatiques précises, précision justement permise par la succession année après année des cernes ligneux, la méthodologie même de cette discipline permet également de préciser l'écologie éthologique des espèces prises en compte. Brièvement résumée, toute analyse dendroclimatologique comporte en effet les trois phases successives : attribution à chaque cerne de sa date de formation, identification des facteurs significativement corrélés à la croissance annuelle, puis reconstitution des fluctuations de ces mêmes facteurs sur la base de l'étalonnage précédent.

C'est sur l'exploitation de la seconde phase qu'est focalisée l'étude présentée ici. Elle conduit à préciser le comportement des espèces prises en compte (*Picea excelsa*, *Pinus silestris*, *Larix decidua*) vis-à-vis des seuls facteurs environnementaux fluctuant d'une année à l'autre. Ainsi, peut être un peu mieux précisée l'écologie d'espèces arborescentes dont l'étude est le plus souvent abordée sur la base d'analyses comparatives de peuplements dispersés géographiquement; analyses où, l'environnement étant considéré dans sa *globalité*, la distinction entre facteurs constants et facteurs fluctuant annuellement ne peut être faite.

I. - LES DONNÉES

A) LE SITE ET SON INTÉRÊT DENDROCLIMATOLOGIQUE

Dès l'abord, les peuplements à étudier présentaient un certain nombre de caractéristiques inhérentes au site lui-même comme aux populations arborescentes et favorables à l'étude dendroclimatologique.

1. Le site

- Situation géographique

Les peuplements forestiers étudiés occupent, entre 1800 et 2300 m d'altitude, les deux flancs de la vallée glaciaire du Povaret, orientée Nord-Sud. Une telle situation géographique contribue à soustraire, en partie, la zone étudiée à l'influence des vents pluvieux océaniques, comme à celle des ondées amenées de l'Est par la Lombarde, et en fait donc l'une des régions les plus sèches des Alpes internes, l'altitude atténuant un peu cette sécheresse.

- Données lithomorphologiques et pédologiques (fig. 1)

Bien que répartis sur trois aires disjointes, les prélèvements correspondent à une zone caractérisée par la pauvreté en calcium et la richesse en silice, remarquable en outre par son unité pédologique (ses sols silicimorphes pouvant tous être classés dans les rankers ou les podzols à moder : BARTOLI, 1966). Les trois aires d'étude diffèrent seulement par la pente plus forte dans l'aire n° 1.

- Données phytosociologiques (fig. 1)

Selon la carte écologique du Parc de la Vanoise établie par GENSAC (1970), presque tout le secteur prospecté appartient à l'étage subalpin, plus précisément à la série du Pin cembro-Mélèze. Des trois espèces étudiées, seul le Pin sylvestre occupe une position marginale par rapport à son domaine. De plus, les arbres sont rares, épars et ne constituent aucun peuplement continu aussi bien dans les cembraies à Rhododendron des aires 1 et 2 (*Rhododendro-cembretum*) que dans la cembraie à Genévrier nain (*Junipero-cembretum*) de l'aire n° 3.

2. Les arbres dans le site

A côté de *Pinus cembra* L., dominant, les trois autres espèces arborescentes (*Larix decidua* Mill., *Pinus silvestris* L., *Picea excelsa* L.) susceptibles de fournir des matériaux d'étude intéressants ont été retenues, chacune de ces espèces étant représentée par des individus de belle taille, au port noble, plus que centenaires d'après quelques sondages préliminaires.

La présence, sur un même site, de ces quatre essences permettait d'envisager, à travers l'étude des séquences de cernes, une analyse comparative de la réponse aux facteurs environnementaux fluctuant d'une année à l'autre, sous réserve que ces arbres et les séquences de cernes représentatives de leur croissance présentent certaines caractéristiques.

- *La nature des espèces*

D'une façon générale les conifères, par la structure simple de leur bois, constituent un matériel de choix en dendrochronologie : les cernes annuels sont facilement identifiables par la succession brutale : bois final d'une année, bois initial de la suivante. De plus, les quatre espèces choisies ne présentent pas la particularité gênante de posséder une assise cambiale fonctionnant sur une partie seulement de la circonférence et ne forment, sauf exception, qu'un cerne par an. Ce sont donc de prime abord de bonnes espèces pour une étude dendrochronologique.

- *Le facteur climatique dominant dans la zone étudiée*

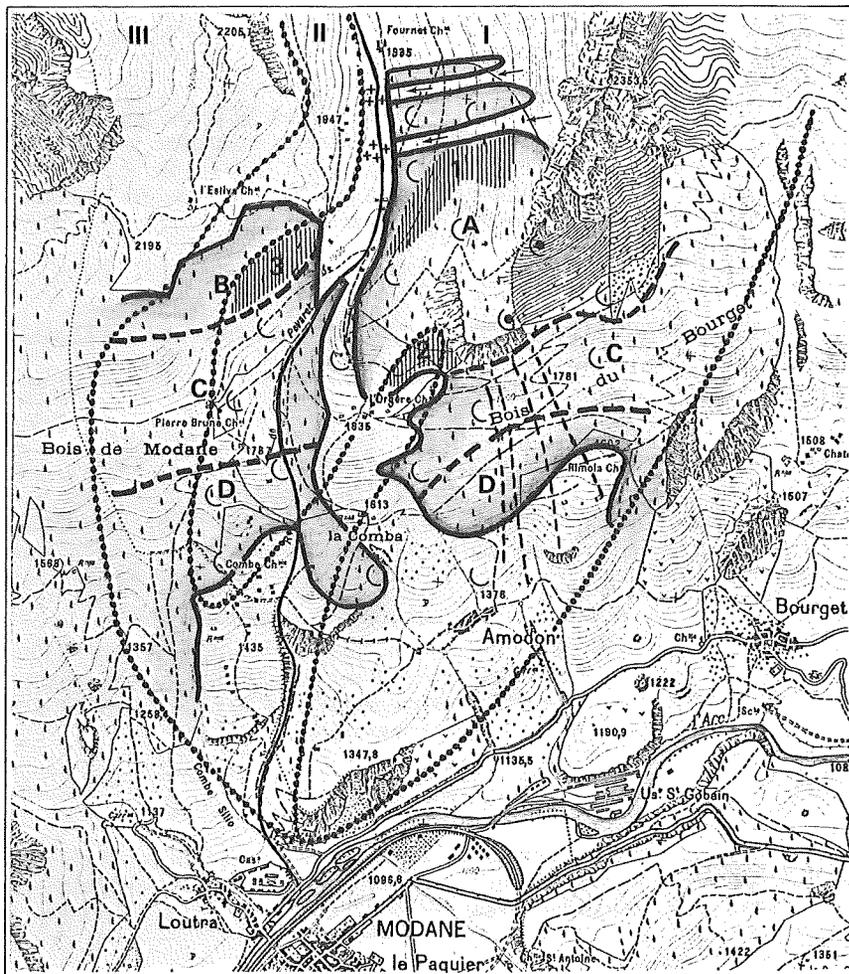
A des altitudes de 1800 à 2300 m, en pleine zone intra-alpine, on peut penser que le facteur majeur est la température pendant la période de végétation. Cependant, *a priori*, ne peut être exclu un rôle pour les précipitations pendant la période de végétation ou pour les masses d'eau issues de la fonte des neiges et mobilisables au moment du démarrage de la végétation. De plus, il est évident que chacune des espèces peut être sensible à un ou des facteurs propres.

- *Les variations climatiques annuelles et leur enregistrement par l'arbre*

Pour que l'étude des séquences de cernes soit possible et exploitable climatologiquement, il faut certes que le facteur contrôlant la croissance soit variable dans ses manifestations d'une année à l'autre, mais encore faut-il que l'arbre soit sensible à ces variations et les enregistre en les répercutant fidèlement sur la largeur des cernes annuels : l'identification des successions de cernes épais et minces qui résultent de ces variations rend possible le datage et permet l'établissement d'une chronologie exacte, préalable indispensable à toute interprétation climatologique. Il est donc exactement demandé à l'arbre, pris comme enregistreur, d'être sensible mais aussi fidèle.

- La fidélité de l'enregistreur « arbre » est au départ un postulat : tout au cours de la vie d'un arbre, les mêmes facteurs doivent se répercuter de la même façon sur la largeur des cernes.

- La sensibilité est d'abord conditionnée par le site lui-même. Avec ses pentes fortes à blocs épars et son substrat uniforme, le site de l'Orgère est *a priori* propre à favoriser la sensibilité des arbres. Cependant, la nature même de l'espèce intervient, des espèces différentes placées dans un même site pouvant présenter une sensibilité différente (FRITTS, 1976).



- données topographiques

▨ Zone des prélèvements

— Limites de la forêt

→ Couloir d'avalanche

••• Amas de souches arrachées

- données phytosociologiques (d'après GENSAC, 1970)

- A: Cembraie à Rhododendrons
Rhododendro-Cembretum
- B: Cembraie à Genevrier nain
Junipero-Cembretum
- C: Faciès à aîrelles rouges de la
pessière subalpine.
- D: *Deschampsio-pinetum silvestris*

- données lithomorphologiques
(d'après GENSAC, 1970)

Moraine de fond ancienne (

Moraine de fond récente (C)

Ravineaux

Houiller métamorphique I

Quartzites francs.....II

Gypse et Cargneules.....III

FIG. 1. - Données topographiques, phytosociologiques, lithomorphologiques concernant les prélèvements (carte 1/20 000, feuille de Modane).

– *Homogénéité climatique*

La faible superficie de la zone étudiée permet de penser que les facteurs environnementaux y agissent de façon relativement homogène. Si des différences existent entre les trois aires de prélèvement (fig. 1), on peut cependant penser qu'elles sont assez faibles pour que le schéma de base des séquences de cernes reste le même sur tous les individus.

B) PRÉLÈVEMENT ET TECHNIQUE DE PRÉPARATION DU MATÉRIEL

1. Les prélèvements sur le terrain

– *Le choix des individus*

Les individus ont été choisis selon les critères habituels posés par les auteurs américains (FERGUSON, 1970 ; STOKES & SMILEY, 1968) : en particulier élimination des individus fortement concurrencés et sélection des individus à port normal, les plus gros étant retenus dans la mesure où ils sont sains.

– *Techniques de prélèvements des carottes à la tarière de Pressler*

Pour chaque individu trois prélèvements ont été effectués à 120° l'un de l'autre au même niveau (un à l'amont et deux à l'aval). En outre, toutes les données concernant à la fois l'environnement immédiat des individus et leur propre conformation ont été soigneusement répertoriées.

2. Préparation du matériel en laboratoire

Les carottes sont montées sur baguettes rainurées de façon à obtenir un plan d'observation parfaitement transversal par rapport au fût de l'arbre et où, après polissage, même les cernes réduits à une seule assise de cellules sont repérables.

C) INTERDATATION ET MESURE DES CERNES

Avant d'entreprendre toute mesure sur les cernes de croissance des spécimens ainsi préparés, il est nécessaire d'attribuer à chaque cerne l'année correspondant à sa formation.

Pour routinière que soit cette opération fastidieuse, elle n'en est pas moins indispensable dans la mesure où l'absence, sur certains prélèvements, d'un seul cerne annuel est une éventualité susceptible de totalement fausser la datation. Une telle difficulté ne peut être surmontée que par la pratique du « cross-dating » ou interdatation qui, dans le cas présent, où la date de formation du cerne situé sous l'écorce est connue, aboutit directement au datage.

1. Méthodologie de l'interdatation

L'interdatation consiste à repérer d'abord sur les trois carottes prélevées sur un même individu, puis sur celles prélevées sur des individus différents, les mêmes cernes ou séquences de cernes caractéristiques. Ensuite est effectué le comptage des cernes qui les séparent : toute différence d'une carotte ou d'un individu à l'autre signe l'absence ou le dédoublement d'un cerne qu'il devient alors possible de dater.

2. Résultats

Pour les deux espèces *Larix decidua* et *Picea excelsa* l'interdatation s'est révélée aisée et utile puisqu'un cinquième des carottes comportait au moins un cerne absent et que l'absence de quatre ou cinq cernes a pu être décelée sur une même carotte. De plus, dans de nombreuses séquences de cernes particulièrement minces (1 siècle sur 2 cm), l'interdatation a permis le repérage de tous les cernes.

L'interdatation s'est avérée plus aléatoire pour *Pinus silvestris* en raison des faibles variations de l'épaisseur des cernes. Cependant, la comparaison des séquences de cernes a pu être menée à bien en appréciant de façon empirique le rapport existant entre bois initial et bois final. Les prélèvements de *Pinus cembra*, par contre, ont dû être écartés puisque toute interdatation s'avérait impossible. L'observation de sections de souches a expliqué cet échec : un même anneau ligneux présente de très grandes fluctuations d'épaisseur répétées irrégulièrement plusieurs fois sur sa longueur, ce qui interdit toute interdatation dès que sont comparés les trois prélèvements d'un même tronc localisés selon trois directions radiales.

3. Mesures

Toutes les mesures des épaisseurs de cernes effectuées avec une précision de 1/100 de mm ont été automatiquement enregistrées sur bandes perforées, puis transcrites sur fiches perforées. A partir de ces dernières ont été mis en œuvre différents programmes d'analyse, d'une part au centre de calcul de Saint-Jérôme, d'autre part au centre de calcul de l'Université d'Arizona.

D) DONNÉES MÉTÉOROLOGIQUES

Etant donné l'orientation des recherches entreprises, les données météorologiques ont été les seules données environnementales mises en parallèle avec les épaisseurs des cernes annuels.

Des différentes données disponibles pour la région étudiée, celles de Lanslebourg-Mt Cenis ont été retenues. Elles comportent à la fois les paramètres pluviosité, températures maximales et minimales. Cette station présente

en outre l'avantage de se situer à une altitude voisine de celle du site et d'être assez proche de celui-ci pour permettre une analyse mésoclimatique.

II. - LA MISE EN ŒUVRE DES DONNÉES

Le fait même que l'interdatation des séries de cernes correspondant aux différents arbres d'une même espèce ait été possible permettait déjà d'affirmer que l'épaisseur du cerne est pour une large part sous la dépendance de facteurs environnementaux exerçant une même influence sur tout le site.

Afin de mettre en évidence et d'analyser les variations d'épaisseur, puis d'identifier les facteurs environnementaux qui leur sont significativement corrélés, deux démarches complémentaires ont été successivement envisagées : la première analyse les seules variations de l'épaisseur des cernes à travers leur expression graphique et leurs caractères statistiques (moyennes, sensibilité moyenne, variance etc.). La seconde s'attache à établir des relations entre ces variations et celles de paramètres climatiques annuels et met en œuvre, d'une part, l'analyse régressive pas à pas, d'autre part, l'analyse des correspondances.

A) L'ANALYSE DE LA VARIATION DU CERNE

1. Les courbes de croissance

a) Les données

Afin de faire ressortir les fluctuations affectant les cernes les plus minces qui correspondent à une action maximale des facteurs défavorables, ont été construites des courbes semi-logarithmiques qui valorisent les fluctuations affectant les cernes les plus minces. C'est ainsi que pour chaque espèce trois séries de courbes furent établies (fig. 2, 3, 4) :

- les courbes élémentaires (fig. 2, 3, 4; courbes 1, 2, 3) dont la confrontation permet une confirmation du synchronisme des séries chronologiques et met en évidence les éventuelles irrégularités de fonctionnement de l'assise cambiale;

- les courbes moyennes établies à partir de sommations (fig. 2, 3, 4; courbes 4, 5, 6, 7) prenant en compte pour chaque espèce soit les trois prélèvements d'un même arbre, soit la totalité des prélèvements.

Chacun de ces types de représentation met en évidence, selon le cas, une des sources de fluctuation de l'épaisseur du cerne :

- la variation liée à l'arbre lui-même ou au site qui lui est propre
- la variation liée au site de la population représentative de l'espèce.

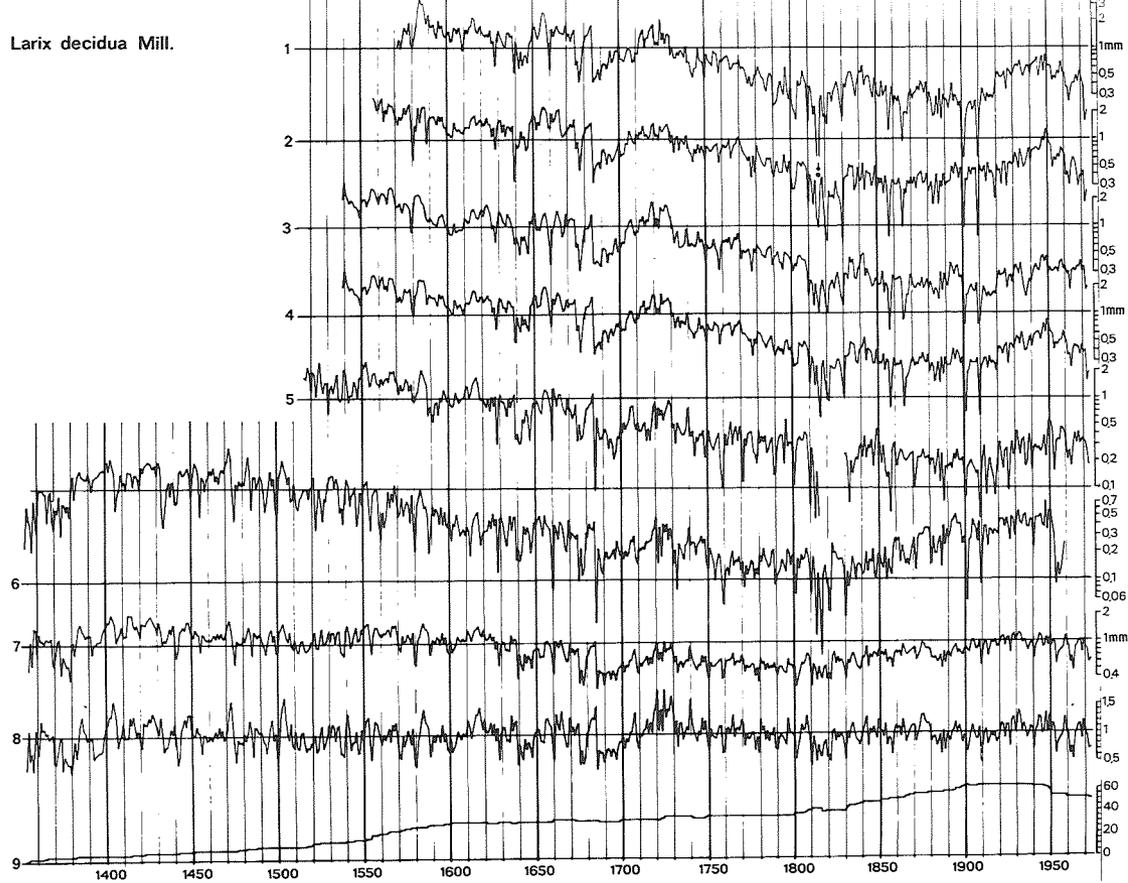


FIG. 2. — Courbes représentatives des fluctuations annuelles de la croissance.

- 1-2-3 Arbres n° 16, orientations E - S(SW) - NW
- 4-5-6 Arbres n° 16, 5 et 63
- 7-8-9 (voir légende figure 4)

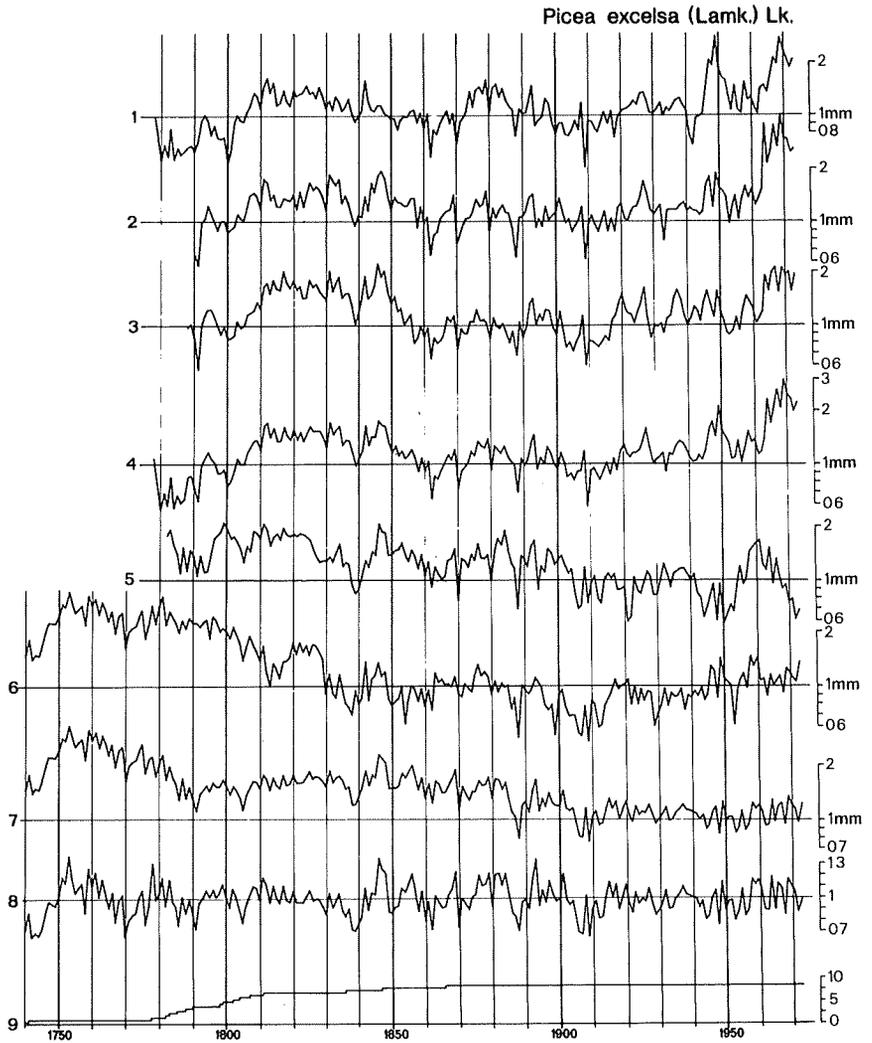


FIG. 3. - Courbes représentatives des fluctuations annuelles de la croissance.
1-2-3 Arbre n° 7, orientations NW - S - E(NE)
4-5-6 Arbres n°7, 6 et 4
7-8-9 (voir légende figure 4)

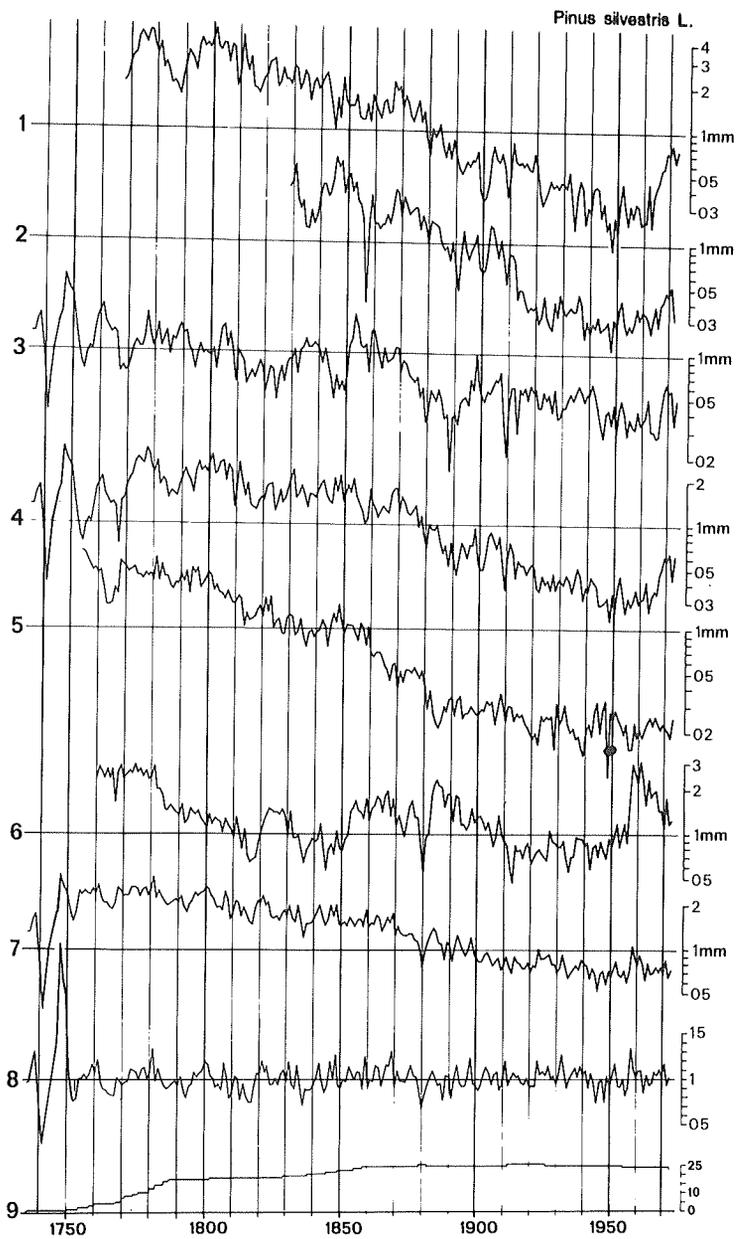


FIG. 4. - Courbes représentatives des fluctuations annuelles de la croissance.

- 1-2-3 Courbes élémentaires pour un même individu (arbre n° 3); orientations N (NE) - W (SW) - SE.
- 4-5-6 Courbes moyennes pour trois individus différents (arbres n° 3, 2 et 9).
- 7 Courbe moyenne de synthèse pour l'espèce
- 8 Courbe moyenne de synthèse standardisée pour l'espèce
- 9 Nombre de prélèvements pris en compte dans l'établissement des courbes de synthèse.

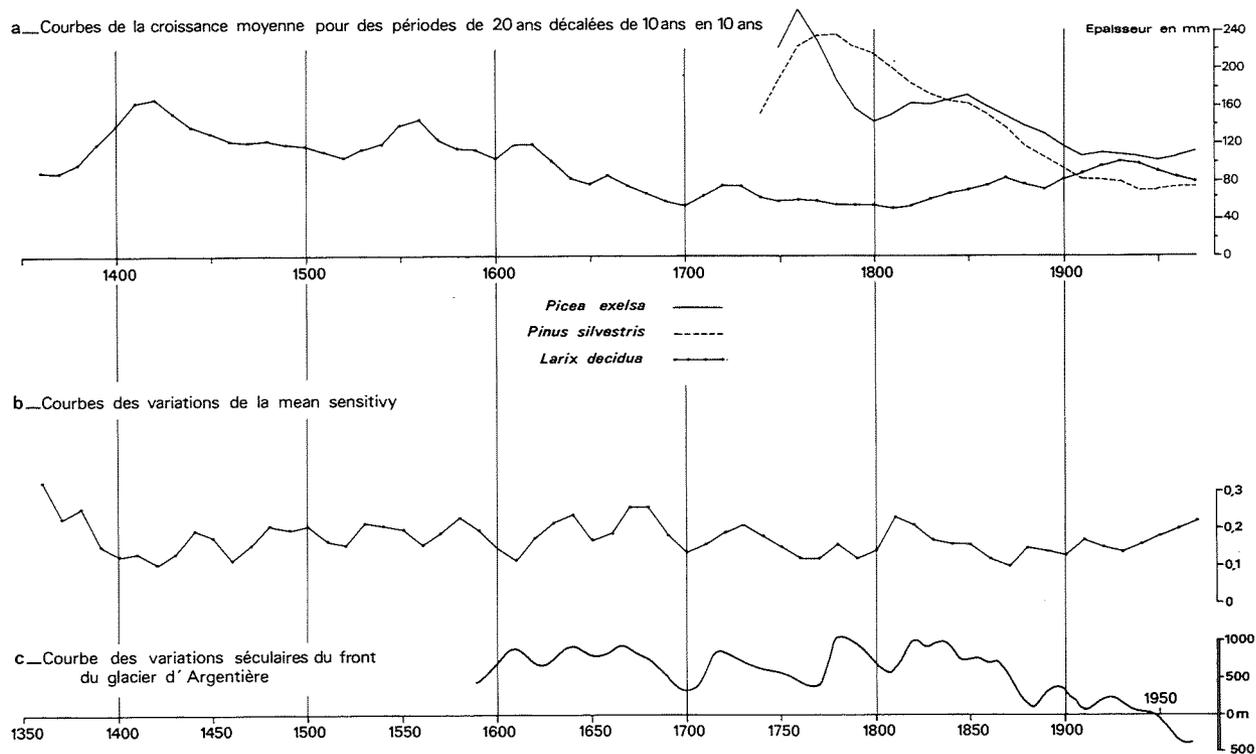


FIG. 5. - a) Fluctuations basse fréquence de la croissance chez *Pinus silvestris*, *Picea excelsa* et *larix decidua*.
 b) Fluctuations basse fréquence de la sensibilité moyenne chez les mêmes espèces
 c) Variations séculaires du front du glacier d'Argentière (d'après VIVIAN, 1975).

Ce sont évidemment les courbes moyennes prenant en compte toutes les séries de mesures effectuées sur cette espèce qui constituent la meilleure estimation du rôle de l'environnement sur la croissance. Cependant, une telle sommation n'élimine pas l'influence de l'âge, qui se manifeste pour chaque arbre par les valeurs décroissantes de l'épaisseur du cerne annuel.

Afin d'éliminer les effets de cette tendance, parasites vis-à-vis des variations annuelles du cerne, aux données brutes de l'épaisseur ont été substitués des indices dont la succession constitue de nouvelles séries dites standardisées (fig. 2, 3, 4; courbe 8).

La standardisation conduit à une représentation des fluctuations annuelles de la croissance par rapport au niveau moyen annuel de la croissance dont les variations sont représentées par une équation polynomiale qui prend en compte aussi bien l'influence de l'âge que les fluctuations de basse fréquence.

Par contre, les courbes des moyennes sur 20 ans, calculées sur des périodes de 20 ans chevauchant de 10 (fig. 5, p. 40) à partir des moyennes annuelles des épaisseurs brutes, mettent en évidence l'influence de l'âge déjà signalée et les variations de basses fréquences, venant ainsi compléter, pour chaque espèce, les courbes standardisées.

b) Résultats et conclusions sur l'analyse des courbes

La seule confrontation des différentes courbes permet de vérifier l'interdatation et, simultanément, révèle les différentes sources de variations évoquées.

Ainsi se trouve confirmé le meilleur synchronisme de toutes les séries chronologiques chez *Larix decidua* et *Picea excelsa* que chez *Pinus silvestris* où le synchronisme est parfois défaillant tant au niveau des courbes élémentaires qu'à celui des courbes moyennes par arbre.

Les courbes générales de l'ensemble des prélèvements prenant en compte les épaisseurs brutes moyennes font ressortir une influence de l'âge nette pour les trois espèces, à laquelle, chez *Larix decidua*, se superposent des fluctuations de basse fréquence (à peu près séculaires); ces dernières ressortent bien dans la courbe des moyennes bidécennales.

L'expression indicielle de l'épaisseur moyenne fait bien ressortir, en les accentuant, les seules variations de fréquence annuelle.

2. Quelques paramètres statistiques

a) Mise en œuvre

Le tableau I récapitule l'ensemble des paramètres statistiques pris en compte. Ces paramètres étant d'usage courant, nous nous bornerons ici à définir la sensibilité moyenne ou « mean sensitivity » plus strictement utilisée en dendrochronologie et que DOUGLASS (1936) définit comme le pourcentage moyen de variation de l'épaisseur du cerne d'une année à la suivante soit :

$$SM = \frac{1}{n-1} \sum_{t=1}^{t=n-1} \left| \frac{2(x_{t+1} - x_t)}{x_{t+1} + x_t} \right|$$

TABLEAU I
Principaux paramètres statistiques pris en compte

		Pinus	Picea	Larix
Période 1 prise en compte		1735 ——— 1973	1740 ——— 1973	1353 ——— 1973
Nombre d'années	n	239	234	621
Nombre de séries élémentaires	e	26	17	63
Nombre d'arbres	a	10	7	27
Epaisseurs moyennes en 1/100mm brutes	m	130,50	134,82	94,38
	SM	0,1258	0,1294	0,1826
Indices moyennes	m _i	1,0175	0,9984	1,0037
	SM	0,1253	0,1300	0,1976
	s	0,1906	0,1402	0,2316

		1866 ——— 1972	1866 ——— 1972	1866 ——— 1972
Période 2 prise en compte dans l'analyse de variance				
Nombre d'années	n	107	107	107
Nombre de séries élémentaires	e	16	15	30
Nombre d'arbres	a	8	5	10
Pourcentage de cerne absents		0%	0%	0,12%
Epaisseur moyenne (en 1/100mm)	m	80,12	101,5	64,93
Indices moyens	m _i	1,009		
Coefficient d'auto-corrélation				
	avec n-1	0,638	0,524	0,478
	" n-2	0,464	0,392	0,334
	" n-3	0,358	0,305	0,238
Coefficient d'inter-corrélation				
	entre séries élémentaires	0,123	0,255	0,378
	entre arbres	0,104	0,200	0,365
	entre séries d'un même arbre	0,391	0,586	0,549
Surface en cm ² du cerne 1973		14,01 (239e)	23,78 (234e)	23,53 (621e)
" " " 1866		39,885(132e)	32,22 (127e)	27,26 (514e)
Surface 1973 / surface 1866		35%	72%	85%

Les fluctuations des valeurs de ce paramètre calculées sur des périodes de 20 ans chevauchantes de 10 ont été, pour le Mélèze, transcrites en courbes sur 6 siècles (fig. 5 b).

b) Analyse des valeurs

Les valeurs des différents paramètres statistiques sont analysées pour chaque espèce à travers deux périodes : la première couvrant pour chaque espèce la durée totale de la série chronologique de synthèse prenant en compte tous les prélèvements, la seconde couvrant une même période pour chacune des espèces et ne prenant en compte que les séries élémentaires continues, chaque arbre étant représenté par un nombre égal (2 ou 3) de séries élémentaires.

Au vu de la plupart des paramètres statistiques calculés, *Larix decidua*, caractérisé en particulier par la plus forte sensibilité moyenne, semble devoir fournir les meilleurs renseignements sur les fluctuations mésoclimatiques pro-

pres au site. Un écart type élevé atteste en outre que ces fluctuations sont de grande amplitude.

Des coefficients de corrélation entre séries nettement plus significatifs chez cette même essence montrent que les individus reflètent les fluctuations environnementales de façon synchrone, ce qui est moins évident chez *Pinus silvestris* et *Picea excelsa*.

Il n'est d'autre part pas sans intérêt de constater que, exprimée en pourcentage, la croissance au cours de la dernière année de la chronologie (1973) ne représente plus pour le Pin sylvestre que 35 % de ce qu'elle était en 1866 par exemple, alors que pour l'Épicéa et le Mélèze elle en représente respectivement 72 % et 85 %.

3. L'analyse de la variance

a) Le protocole

L'analyse de la variance a pour but de mesurer les pourcentages de variance que l'on peut attribuer aux différents facteurs qui modulent la croissance des arbres.

Pour chaque espèce, les séries chronologiques d'indices constituent globalement un ensemble de données - dont chaque indice est un élément - susceptible d'être partagé en différents sous-ensembles. Les variations entre les différents sous-ensembles pouvant être attribuées à différentes sources, la quantification de ces variations, la façon dont elles s'ajoutent ou se soustraient permettent d'identifier et de préciser le rôle des multiples facteurs qui, dans le système milieu-cerne annuel, gouvernent les fluctuations de l'épaisseur des cernes.

b) Résultats obtenus

Regroupés dans le tableau II, les résultats obtenus permettent déjà de caractériser les corrélations pouvant exister entre les arbres et leur milieu.

Ainsi, le Mélèze apparaît comme le meilleur enregistreur climatique dans la mesure où le pourcentage de la variance lié à la chronologie de synthèse N est de loin le plus fort (35 %). Le Pin, par contre, semble avoir une croissance fortement modulée par des facteurs internes et l'environnement moyen du site. On peut envisager qu'il s'agit soit d'une hétérogénéité génétique qui reste à vérifier ou d'une sensibilité particulière de chaque arbre - exagérée du fait de la situation de la population en limite altitudinale d'aire - à la concurrence de ses voisins immédiats. L'Épicéa occupe, en ce qui concerne l'influence du climat, une position intermédiaire entre les deux précédentes, et les pourcentages de variance attribuables aux différentes sources de variation sont relativement équilibrés entre eux.

TABLEAU II
 Résultats de l'analyse de la variance pour les trois espèces

Source de variation		Sommes brutes des carrés des indices	Sommes corrigées	Nb éléments pris en compte	Degré de liberté	Moyenne des carrés	Composantes de la variance	% de variance	espèce
Moyennes par classe d'orientation	C	3229.2554	0.0803	3	2	0.0401			1
		1617.5025	0.2596	3	2	0.1298			2
		1751.2608	0.0350	1	1	0.0350			3
Moyennes par arbre	A	3230.7787	1.6036	10	9	0.1782			1
		1617.5198	0.2770	5	4	0.0692			2
		1753.6351	2.4094	8	7	0.3442			3
Moyennes par classe d'orientation et par arbre	CxA	3233.7269	2.9679	3 X 10	18	0.1593			1
		1618.5931	0.8137	3 X 5	8	0.1017			2
		1754.8541	1.1839	1 X 8	7	0.1691			3
Indices dans la chronologie de synthèse	N	3349.2564	120.0813	107	106	1.1328	0.0344	34.9753	1
		1646.5137	29.2709	107	106	0.2761	0.0117	18.4868	2
		1777.6963	26.4706	107	106	0.2497	0.0089	9.1506	3
Indices dans les chronologies par arbre	NoA	3446.6854	95.8254	10 X 107	954	0.1004	0.0181	18.3493	1
		1689.3291	42.5384	5 X 107	424	0.1003	0.0252	39.6883	2
		1860.3042	80.1985	8 X 107	742	0.1081	0.0203	20.9644	3
Indices dans les chronologie par classe d'orien- tation	NxC	3358.3909	9.0541	3 X 107	212	0.0427	0.0004	0.3633	1
		1653.8196	7.0462	3 X 107	212	0.0332	0.0017	2.6495	2
		1784.9707	7.2294	1 X 107	106	0.0682	0.0001	0.0878	3
Indices dans les chronologies élémentaires	NxCxA	3546.9954	88.3076	3 X 10 X 107	1908	0.0463	0.0463	47.0387	1
		1718.5110	21.0624	3 X 5 X 107	848	0.0248	0.0248	39.1753	2
		1918.8540	50.1015	3 X 8 X 107	742	0.0675	0.0675	69.7972	3
Espèces :		1 : <i>Picea excelsa</i> 2 : <i>Larix decidua</i> 3 : <i>Pinus silvestris</i>				Variance totale (sans les valeurs les plus faibles)		0.0988 0.0617 0.0967	1 2 3

B) LA MISE EN EVIDENCE DES CAUSES DE LA VARIATION DE L'ÉPAISSEUR DU CERNE

a) Le protocole utilisé

L'identification des paramètres, essentiellement climatiques, significativement corrélés à l'épaisseur du cerne et susceptibles de justifier les variations de l'épaisseur du cerne d'une année à l'autre, a été recherchée à travers deux méthodes d'analyses fondamentalement différentes : l'analyse des correspondances et l'analyse régressive pas à pas.

D'une part, dans la première, chaque année est caractérisée par l'ensemble de toutes les épaisseurs mesurées réparties en six classes, tandis que, dans la seconde, elle est représentée par l'épaisseur moyenne. D'autre part, l'analyse des correspondances s'applique à analyser les variations au sein des valeurs relatives aux épaisseurs pour ensuite chercher les facteurs susceptibles de justifier ces variations, alors que l'analyse régressive pas à pas s'appuie sur un traitement préalable des variables climatiques susceptibles d'intervenir dans le déterminisme du cerne et sélectionnées *a priori*.

L'une et l'autre fournissent des résultats cohérents dans l'ensemble et susceptibles de se conforter mutuellement.

b) L'analyse des correspondances

Pratiquement, le programme de calcul mis en œuvre permet d'identifier l'ensemble des années-croissance à un nuage de points dont les directions principales d'allongement correspondent chacune à un facteur susceptible de justifier la répartition des points par rapport à cet axe. L'identification des paramètres de ce facteur passe ensuite par la comparaison des années mises en opposition par l'axe factoriel correspondant ; la projection des points années sur chaque axe matérialisant ces oppositions (fig. 6, ex. du Mélèze, projection sur les axes 1 et 2).

Dans tous les cas, l'axe factoriel 1 trouve son explication dans l'action du climat impliquant les précipitations et températures de périodes mensuelles ou plurimensuelles. Quant à l'axe factoriel 2, il exprime la contrainte exercée par le facteur précédant sur les particularités individuelles de la croissance.

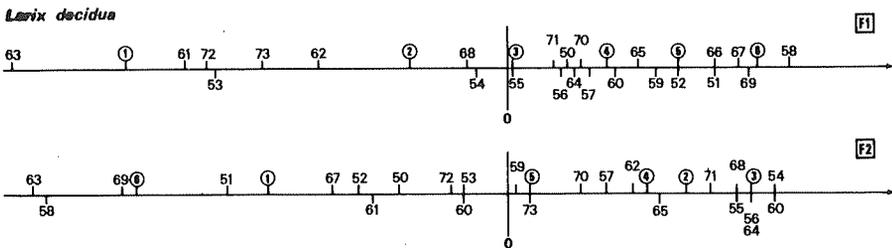


FIG. 6. — Projection des années et des classes d'épaisseur sur les axes 1, 2 pour le Mélèze.

c) L'analyse régressive pas à pas

Dans l'analyse régressive pas à pas, 28 variables climatiques sont choisies *a priori* pour être mises en rapport avec les cernes annuels : les 14 valeurs mesurant les précipitations mensuelles de la période précédant l'achèvement supposé du cerne, associées aux 14 valeurs des températures minimales moyennes correspondantes. Ces données climatiques brutes sont transformées préalablement en un nouveau lot de données contenant la même information mais non corrélées entre elles, lot utilisé ensuite dans l'analyse de régression multiple pas à pas.

Les calculs qui prennent aussi en compte l'épaisseur des cernes des trois années précédant la formation d'un cerne permettent d'extraire la fonction de réponse qui met en évidence les paramètres climatiques mensuels significativement corrélés (au seuil de 95 %) avec la croissance annuelle en épaisseur de l'arbre.

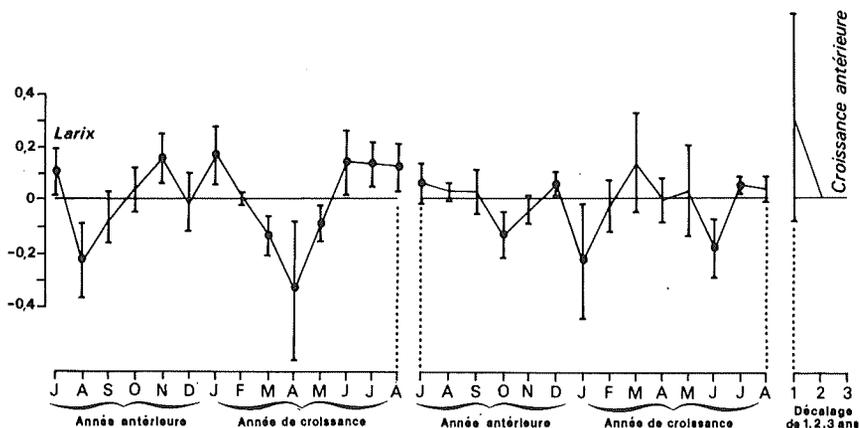


FIG. 7. - Fonction de réponse caractérisant le Méléze. Les segments verticaux indiquent l'intervalle de confiance à 95 % ; les éléments significatifs sont alors repérés par un point.

d) Prise en compte des résultats des deux méthodes

La prise en compte des résultats des deux techniques d'analyse multidimensionnelle, à la lumière des indications tirées des analyses statistiques préalables, conduit à ne retenir que les seuls paramètres climatiques pour lesquels la cohérence des résultats ne peut être prise en défaut.

Dans les cas qui nous occupent, l'interprétation écologique des variations de l'épaisseur des cernes des trois essences en cause se fonde ainsi sur les paramètres figurant au tableau III.

TABLEAU III

Déterminisme du cerne mince pour chacune des espèces étudiées (T - et P - : températures et précipitations intervenant par des valeurs inférieures à la moyenne; T + et P + : températures et précipitations intervenant par des valeurs supérieures à la moyenne).
Aucun paramètre climatique n'intervient significativement pour les mois de juillet, août, septembre et octobre n-1

Pinus silvestris

Picea excelsa

Larix decidua

	Paramètre	Caractéristique météorologique efficace	Mécanismes d'action	Paramètre	Caractéristique météorologique efficace	Mécanismes d'action	Paramètre	Caractéristique météorologique efficace	Mécanismes d'action
Novembre	T - P +	Neige +	Mise en place manteau neigeux persistant	T - P +	Neige +	Mise en place manteau neigeux persistant	T - (P+)	Neige +	Mise en place manteau neigeux persistant
Décembre									
Janvier				T - P +	Neige +	Mise en place manteau neigeux persistant	P + T -	Neige +	Mise en place manteau neigeux persistant
Février	T -		Froid intense traumatisant	T - P +	Froid Sec	Froid intense traumatisant			
Mars				T max + P -	Fonte prématurée	Sensibilité d'une rhizosphère superficielle au gel du sol	T max + T +	Fonte prématurée	Sécheresse physiologique au niveau des racines (développement plus précoce)
Avril				T +	Fonte prématurée gel-dégel		T max + T +		
Mai	P -	Fonte tardive	Réactivation retardée						
Juin	P +	Nébulosité	Photosynthèse -	T - P +	Froid Nébulosité	Photosynthèse -	T - P +	Froid Nébulosité	Photosynthèse - Transpiration -
Juillet	T - P +	Froid et nébulosité	Photosynthèse -	T - P -	Froid Sécheresse	Photosynthèse -	T -		Transpiration -
Août	T -	Froid	Photosynthèse -	P -	Sécheresse	Mobilisation eau -	T -		Transpiration

III. - INTERPRÉTATION ÉCOLOGIQUE

Pour parvenir à une interprétation écologique, il faut expliquer l'action des paramètres retenus au terme des analyses multidimensionnelles à la lumière des connaissances générales que l'on peut avoir de la croissance des arbres transposées au site d'étude (FRITTS, *l.c.* p. 393). Ces explications peuvent faire appel à des actions immédiates ou nécessiter l'intermédiaire d'un jeu complexe d'interactions se situant d'abord au niveau même de l'environnement, puis au niveau de mécanismes contrôlant les processus de croissance; elles peuvent suggérer l'intervention de facteurs dont on ne soupçonnait pas le rôle et dont les mécanismes seront à préciser.

Enfin, il faut souligner que les mécanismes en jeu dans ces explications peuvent être communs à toutes les essences, propres à chacune d'elles, ou particuliers à chaque population représentative d'une espèce en fonction de l'hétérogénéité génétique de celle-ci et des caractéristiques de la zone d'étude par rapport à l'habitat normal moyen de l'espèce.

Il serait évidemment souhaitable de connaître, pour chaque espèce, le déroulement de la préparation et de la mise en place du cerne annuel. Un tel calendrier des phénomènes de croissance, à notre connaissance, n'existe pas pour les espèces en cause dans un site de type alpin. Aussi a-t-il été nécessaire de faire référence aux études faites sur ces mêmes espèces dans le Nord de l'Europe par LADEFOGED (1952). La figure 8 récapitule les principales données chronologiques concernant la croissance, recueillies par cet auteur, et montre leur transposition à la région de l'Orgère sur la base du parallélisme des données thermiques relatives à la station danoise de référence (Lyngby) et à la station de Lanslebourg-Mt-Cenis. Il est évident qu'une telle approximation ne constitue qu'un pis-aller, compte tenu du caractère très particulier du climat alpin.

Pour chaque espèce, les explications seront confrontées avec ce calendrier de la croissance afin de parvenir à leur justification sur le plan de l'écologie et principalement du climat.

1. *Pinus silvestris*

- a) Précipitations et températures de la période de croissance
- *Précipitations de mai*

Selon nos observations, il faut attendre, à l'Orgère, juillet pour voir apparaître les premières cellules lignifiées du cerne annuel.

Si l'on en croit le calendrier des phénomènes liés à la croissance du cerne, les « changements préliminaires » (LADEFOGED, *l.c.*, p. 17) témoignant de la réactivation du cambium auraient lieu seulement au début de juin, lorsque les

DENDROCLIMATOLOGIE DES FORÊTS DE L'ORGÈRE

Calendrier de LYNGBY	Jan	Feb	Mars	Avr	Mai	Juin	Juil	Août	Sept	Oct	Nov
Temp. moy. de LYNGBY	-1,5	1,7	4,9	7,5	11,2	14,8	17,4	17,1	13,4	9,9	?
<i>Pinus</i>				■	△ ▲ ○					?	
<i>Picea</i>				■	▲ △ ○					+	★
<i>Larix</i>				△ ■	▲ ○					+	
Temp. moy. de L'ORGÈRE	-3,8	-0,4	0,4	8,3	11,1					10,1	7,6
Calendrier de L'ORGÈRE	Mars	Avr	Mai	Juin	Juil	Août	----->			Août	Nov

■ début des "changements préliminaires" affectant le cambium dans le tronc à 1,3 m du sol

▲ début des divisions cellulaires dans le tronc à 1,3 m du sol

○ début des divisions cellulaires dans les racines à 10 cm du sol

△ éclatement des bourgeons

+ premier mois sans activité constructive selon Ladefoged (1945, Danemark)

★ premier mois sans activité constructive selon Friedrich (1897, Autriche) in Ladefoged, 1945.

FIG 8. - Calendrier des phénomènes accompagnant la formation du cerne établi pour l'année 1975 pour le Danemark (Lyngby), d'après LADEFOGED (1952) et calendrier des mêmes phénomènes extrapolé pour l'Orgère sur la base d'une mise en parallèle des températures moyennes.

températures moyennes oscillent autour de 7°. Il n'est donc pas possible que les précipitations du mois de mai interviennent immédiatement sur ces phénomènes qui se propagent depuis la base des bourgeons jusque vers les zones cambiales des tiges et des racines.

On peut relever, par contre, que des précipitations importantes à ce moment marquent directement la disparition du manteau neigeux et le dégel du sol, rendant, dès le début de l'élaboration du cerne, disponibles les réserves en eau du sol. Ainsi, l'activité cambiale pouvant démarrer très rapidement, la durée de la période de croissance est augmentée; or, en zone alpine, une augmentation de quelques jours de cette durée peut être d'une grande importance si on la rapporte à la durée totale moyenne qui, à 2 000 m, n'excède guère trois mois (TRANQUILLINI, 1964, p. 357).

- Précipitations de juin, juillet et températures de juillet.

Le rôle inverse des précipitations de juin et juillet peut, au contraire, correspondre à une relation de cause à effet plus directe puisque, dans l'intervalle de ces deux mois, se déroulent tous les processus biologiques conduisant à la construction du bois, soit, successivement : « changements préliminaires », divisions cellulaires, élongation et différenciation (fig. 8). C'est au cours de cette période que la mobilisation de l'eau et des sels minéraux est la plus intense.

Le rôle inverse des précipitations de juin et juillet peut s'expliquer à un double titre : principalement on peut penser que des précipitations excessives correspondent à une réduction du rayonnement solaire, et donc finalement de la

croissance, par l'intermédiaire d'une chaîne d'interactions physiologiques repérée sur le modèle proposé par FRITTS (*l.c.*, p. 236). D'ailleurs, l'action directe des températures de juillet s'inscrit et s'ajoute parfaitement dans ce jeu d'interactions.

- *Températures d'août*

L'action directe des températures d'août, non associée à une intervention significative du paramètre pluviométrique correspondant, trouve sa justification dans le modèle précédemment cité : intensité de la photosynthèse moindre et donc croissance réduite.

b) Précipitations et températures automnales et hivernales

La température moyenne caractérisant ce mois sur la période d'étude est - 1°C. Il est donc fort probable qu'aux températures inférieures à la moyenne correspondent des précipitations neigeuses. Or, des « maximas nivométriques précoces (fin automne et début hiver) donnent de fortes couches qui persistent grâce au tassement de la neige » (BOISVERT, 1955, p. 417). Cette tendance à persister du manteau neigeux entraîne un retard dans la fonte qui va dans le même sens que celui qu'impliquent des températures du mois de mai anormalement basses.

- *Températures de février*

L'action directe des températures se conçoit aisément ; février constitue, en climat alpin, le mois le plus froid : moyenne des minimas - 9,6°C (tableau II). C'est au cours de ce mois qu'ont été enregistrées les températures exceptionnelles les plus basses (- 20,6 en février 1956) et donc que les arbres sont les plus susceptibles de subir des dommages par le gel.

c) La contrainte du milieu et le facteur individuel

Selon le facteur 2 extrait par l'analyse des correspondances, le Pin sylvestre montre une réponse individuelle marquée aux facteurs climatiques, cette réaction propre aux individus ne s'estompant que dans le cas où la contrainte climatique est extrême. Un tel comportement est certainement à rapprocher des particularités de l'échantillon analysé : individus épars, à la limite altitudinale supérieure de l'espèce où aucune reproduction n'a lieu aujourd'hui. Les différents individus sont donc vraisemblablement issus de la dissémination de populations variées des étages sous-jacents et il peut en résulter naturellement une hétérogénéité accusée.

2. *Picea excelsa*

a) Précipitations et températures de la période de croissance

- *Températures minimales d'avril*

La même argumentation que pour le Pin sylvestre conduit à rechercher une justification de cette intervention dans des processus non immédiats vis-à-vis de la réactivation qui se situe au tout début de juin.

Avril est un mois où, à 2 000 m d'altitude, la couche de neige est encore la plus souvent importante et constitue pour le sol un manteau protecteur contre le gel. On peut donc penser que des températures exceptionnellement

élevées en avril entraînent une réduction prématurée de la couverture neigeuse et favorisent l'intervention d'un gel nocturne plus intense du sol ne permettant que difficilement la mobilisation de l'eau par les racines alors que l'évapotranspiration dans la journée est accélérée par des températures exceptionnellement élevées. Cette dernière justification vient s'intégrer dans un des modèles de croissance conduisant au cerne mince proposé par FRITTS (*l.c.*, p. 234) au niveau de la diminution de l'absorption d'eau.

La raison de cette forte sensibilité de l'*Epicéa* à ce phénomène peut être recherchée dans les caractéristiques mêmes de sa rhizosphère, très superficielle (LADEFOGED, 1952, p. 64), donc beaucoup plus sensible que celle du Pin à l'alternance gel-dégel des couches supérieures du sol et à la sécheresse physiologique pouvant en résulter pour les racines.

– *Températures minimales de juin et précipitations de juin*

La relation est ici directe pour les températures minimales (2) et inverse pour les précipitations de ce même mois. On retrouve la combinaison déjà vue pour le mois de juillet chez *Pinus silvestris*.

– *Températures minimales et précipitations de juillet, et d'août*

Les deux premiers paramètres concernant juillet sont directement liés à l'épaisseur du cerne. Ce type de relation est fréquent pour des arbres en haute altitude (FRITTS, *l.c.*, p. 396). L'influence du facteur thermique se justifie par le fait que des températures inférieures à la moyenne réduisent les processus métaboliques (respiration, photosynthèse) nécessaires à une croissance rapide au cours du mois où se construit justement l'essentiel du cerne.

L'intervention directe des précipitations de ce même mois s'explique aisément, malgré ce qui a été dit sur ce sujet à propos du Pin sylvestre, si l'on tient compte du caractère superficiel de la rhizosphère de l'*Epicéa* : celui-ci est évidemment plus rapidement sensible à un assèchement de la partie superficielle du sol lié à une dépression pluviométrique en juillet.

b) Précipitations et températures automnales et hivernales

– *Températures de novembre et, accessoirement, précipitations de novembre*

Une intervention de ce paramètre comparable à celle qui a été proposée pour le Pin sylvestre peut être retenue.

– *Températures minimales et précipitations de janvier*

Le fait qu'en janvier la combinaison précipitations-températures de novembre se retrouve évoque l'interprétation proposée pour ce dernier mois.

(2) Le profil de la fonction de réponse (fig.7) montre que ce mois occupe une position charnière entre avril et les trois mois d'été suivants pour lesquels la corrélation du paramètre température avec l'épaisseur du cerne est directe. Il est donc logique de penser que des phénomènes contradictoires interviennent entre le début et la fin de mai, les premiers s'inscrivant dans le schéma évoqué pour avril, les seconds dans celui caractérisant la période estivale qui va être examinée.

– *Températures minimales et précipitations de février*

L'intervention traumatique des basses températures de février évoquée à propos du Pin sylvestre est évidemment l'explication qui s'impose également à propos de l'Épicéa. S'y ajoute d'ailleurs l'action directe des précipitations qui, si elles sont faibles, impliquent un ciel clair, une atmosphère sèche tendant à accuser le froid et amplifier ses effets.

– *Températures et précipitations de mars*

En mars peut être invoquée l'explication écologique avancée pour avril, puisque des températures maximales anormalement élevées peuvent entraîner une réduction prématurée, dangereuse pour l'arbre, du manteau de neige, réduction que des précipitations neigeuses faibles ne compensent qu'incomplètement.

c) La contrainte du milieu et le facteur individuel

L'interprétation du facteur 2 extrait par l'analyse des correspondances révèle une réaction individuelle modérément marquée à la contrainte climatique. On pourrait pour l'expliquer, évoquer le fait que la population analysée se trouve à la limite altitudinale supérieure de l'espèce. Cependant, la modestie de l'échantillon analysé demande confirmation sur ce point.

3. *Larix decidua*

a) Températures et précipitations de la période de croissance

– *Températures de mars et avril*

Selon le calendrier des phénomènes de croissance (fig. 8), le Mélèze est l'essence pour laquelle la date de réactivation est la plus précoce : les changements préliminaires au niveau du cambium interviennent dans les rameaux d'un an dès la deuxième quinzaine de mai, soit dix à quinze jours plus tôt que le Pin sylvestre et l'Épicéa. Compte tenu de ce décalage, le schéma d'action proposé pour l'Épicéa à propos des paramètres températures d'avril peut donc être transposé pour le mois de mars et encore maintenu pour le mois d'avril, malgré le caractère moins superficiel de la rhizosphère du *Larix*.

– *Températures et précipitations de juin*

On retrouve, pour ce mois, la même combinaison des paramètres températures (3) et précipitations déjà vue chez l'Épicéa ; la même explication peut donc être avancée puisque c'est au cours de ce mois que se déroulent les premières divisions cambiales. Dès le début du mois, et avant même que la réactivation affecte le cambium à la base du tronc, a lieu aussi l'éclatement des bourgeons permettant la mise en place du système foliaire de cette espèce caducifoliée (fig. 8).

(3) Ici se retrouve la position charnière du mois de mai déjà observée chez *Picea* ; cependant, la fonction de réponse accorde un rôle inverse significatif à la température de mai, ce qui n'est pas surprenant eu égard à la précocité de *Larix*.

- *Températures de juillet et août*

Si l'on en croit la transposition à la zone d'étude des observations faites par LADEFOGED sur le Mélèze (fig. 8), la formation du bois débiterait vers le milieu du mois de juillet et serait achevée vers la mi-août. Même en admettant une certaine marge de variation annuelle, la plus grande partie de l'activité constructive du cambium est certainement limitée au bimestre juillet-août. Ces données sont confirmées par des observations faites au moment de nos sondages en juillet et en septembre 1974. Il n'est donc pas surprenant que l'importance du cerne annuel soit fonction de la vitesse des processus métaboliques permettant sa construction, donc directement et de façon immédiate corrélée aux températures intervenant au cours de cette période.

L'intervention de ces paramètres thermiques s'explique d'autant plus facilement chez le Mélèze que, pour cette essence, la consommation d'eau exigée pour l'élaboration d'une même quantité de matière sèche est aussi élevée que celle des feuillus les plus exigeants, soit environ 8 fois celle des autres résineux (FOURCHY, 1955, p. 33, d'après SCHUBERT, 1940) : une limitation de l'évaporation par des températures basses est évidemment un facteur défavorable.

Cette forte consommation d'eau autoriserait à attendre un rôle direct et important des précipitations pour ces deux mois. Cependant il faut noter que, grâce à son enracinement non exclusivement superficiel (MOUILLEFER, 1898), le Mélèze est moins tributaire de l'humidité des couches superficielles du sol - donc des précipitations immédiates - que de l'hygrométrie ambiante qui régule le flux transpiratoire.

b) *Températures et précipitations automnales et hivernales*

- *Températures et précipitations de novembre et janvier*

Pour ces deux mois, les justifications mises en évidence pour l'Epicéa peuvent être reprises au compte du Mélèze.

- *Températures de février*

L'absence de toute manifestation des froids extrêmes chez le Mélèze, qui distingue cette essence des deux autres, trouve une explication toute naturelle dans le fait qu'il s'agit d'une essence caducifoliée.

c) *La contrainte du milieu et le facteur individuel*

A la différence des deux autres espèces, ce facteur est beaucoup moins accusé et permet une action modulée du climat sur l'espèce : cette particularité trouve sa justification dans les caractéristiques de l'échantillon, peuplement continu situé au cœur de l'aire de l'espèce et exactement à l'altitude de son optimum subalpin.

4. Discussion et utilisation des résultats

Le tableau III donne, pour chacune des espèces, l'ensemble des résultats obtenus : y sont présentés les principaux paramètres climatiques mensuels retenus, les caractéristiques météorologiques efficaces qu'ils sont supposés représenter et les mécanismes d'intervention de ces dernières.

Il est évident que, pour une espèce donnée, l'occurrence d'un cerne mince ne nécessite pas l'intervention dans ce sens de tous les paramètres identifiés comme actifs sur les processus de croissance : certains peuvent même se compenser, voire s'exclure, tandis que l'intervention d'un seul d'entre eux peut suffire à induire la formation d'un cerne mince s'il intervient par des valeurs fortement critiques par rapport à celles des autres facteurs.

Une remarque s'impose : le découpage mensuel des données climatiques résultant à la fois de la nature des données disponibles et de la méthode même d'analyse régressive pas à pas, ne tient nullement compte du rythme d'activité propre à chacune des essences étudiées dans le cadre général de la phénologie des végétaux subalpins.

Tout d'abord il faut noter que certains paramètres climatiques devraient être considérés sur plusieurs mois successifs regroupés puisque les modes d'action des paramètres mensuels correspondants sont semblables. Mais, réciproquement, il serait alors nécessaire de décomposer certains mois en séquences plus courtes :

- d'une part, au cours d'un seul mois du calendrier, le sens général des fluctuations des paramètres climatiques peut s'infléchir brutalement ou même s'inverser, l'hétérogénéité de telles données étant totalement effacée par la prise en compte des moyennes mensuelles (il en est ainsi de mai, par exemple, dont la deuxième période est certainement très affine de juin tandis que la première partie s'inscrit en continuité avec avril);

- d'autre part, un même mois peut recouvrir deux phénomènes successifs différents au niveau de l'activité des arbres.

Cette dernière démarche supposerait l'établissement préalable d'un calendrier de l'activité des arbres non seulement pendant la période de croissance mais aussi dans la phase de dormance, et surtout pendant les périodes de transition entre ces deux longues phases.

A défaut d'avoir les moyens de la tenter, le seul mode d'emploi possible des paramètres mensuels consiste à envisager des périodes de durée variable en fonction de la cohérence pouvant exister entre ce que l'on connaît de la physiologie de l'espèce et ce que les analyses effectuées révèlent. Il consiste aussi à adopter une prudente réserve à propos des mois durant lesquels on soupçonne l'intervention d'une flexure climatique ou la succession de deux processus d'activité différents liés à la croissance.

En définitive, trois phases ont donc été envisagées (tabl. IV) :

- la première, avec novembre à mars, constitue la période du repos hivernal;

- au cours de la seconde, comprenant le mois d'avril et le début de mai, l'arbre passe du repos hivernal à une nouvelle phase d'activité préparant l'élaboration du cerne de l'année n ;

- enfin, c'est au cours de la période estivale, juin-juillet-août, que se construit le cerne de l'année n .

Les données ainsi utilisées (tabl. IV) permettent, dans un premier temps, de dresser le bilan comparatif du conditionnement du cerne mince chez les trois espèces étudiées.

TABLEAU IV
Les principales phases du conditionnement du cerne mince et les mécanismes qu'elles font intervenir.

P i n u s

P i c e a

L a r i x

Repos hivernal	Février rigoureux (<u>froid</u> et <u>sec</u>)	Traumatismes par gel intense	Février rigoureux (<u>froid</u> et <u>sec</u>) Déneigement préma- turé	Traumatisme par gel intense Sensibilité rhizo- sphère au gel	Déneigement préma- turé	Sensibilité rhizo- sphère au gel (réactivation trop tôt)
Printemps (réactivation)	Enneigement prolongé Printemps tardif	Saison d'activité raccourcie	Enneigement prolongé	Saison d'activité raccourcie	Enneigement prolongé	Saison d'activité raccourcie
Eté (activité)	Eté <u>froid</u> et <u>humide</u>	d'intensité réduite par refroidissement	Eté <u>froid</u> et <u>humide</u> (nébulosité) (début) puis froid et <u>sec</u>	d'intensité réduite par refroidissement puis sécheresse	Eté <u>froid</u> et <u>humide</u> (nébulosité)	d'intensité réduite par <u>humidité</u> at- - sphérique et froid

a) Le schéma général commun de la réponse des trois espèces au climat

Il faut d'abord noter que, pour les trois espèces en cause, l'intervention du climat sur la croissance s'inscrit dans un même schéma général qui attribue un rôle majeur au paramètre enneigement, susceptible de raccourcir une période d'activité particulièrement courte à l'étage subalpin. Vis-à-vis de ce facteur les trois espèces ont la même réponse.

De même, les températures estivales semblent jouer un rôle identique sur la croissance des trois espèces, même si c'est à travers des mécanismes différents. Une activité limitée en intensité par des températures inférieures à la moyenne conduit, dans tous les cas, à l'élaboration d'un cerne mince.

b) Les réponses différentielles au climat

– *La période estivale*

La combinaison des températures estivales avec la pluviométrie correspondante ressort de façon différente d'une espèce à l'autre.

– Dans le cas du Pin sylvestre, les températures jouent un rôle prépondérant par rapport aux précipitations : la sécheresse ne semble pouvoir affecter la rhizosphère, profondément enfouie, qu'exceptionnellement, lorsqu'elle est suffisante pour atteindre les couches profondes du sol.

– Le Mélèze, quant à lui, semble affecté par les précipitations estivales et l'humidité atmosphérique résultant d'une forte nébulosité. Ses exigences vis-à-vis des phénomènes transpiratoires font que le Mélèze transpire « trois à cinq fois plus fort que l'Epicéa ou deux à trois fois plus fort que le Pin sylvestre » (FOURCHY, l.c., p. 34). « Bien mieux, durant la nuit, le Mélèze transpire encore presque autant que l'Epicéa ou le Pin au plus fort de l'après-midi » (FOURCHY, *ibid.*). Dans de telles conditions, il est possible de concevoir que l'action directe des températures n'est que le reflet de l'intervention de la nébulosité, plus ou moins liée aux précipitations, qui freine la transpiration.

– L'Epicéa présente encore un comportement particulier. La nature superficielle de sa rhizosphère le rend vulnérable à l'assèchement superficiel du sol pouvant intervenir après une certaine durée de sécheresse estivale.

– *La phase du repos hivernal et la réactivation*

Si, pour la période hivernale, l'enneigement intervient de la même façon sur la croissance des trois espèces, il n'en est pas de même des froids intenses dont l'action traumatisante ne limite la croissance que dans le cas des espèces à feuillage persistant. Le Mélèze échappe à cette contrainte du fait qu'il perd ses aiguilles dès l'entrée de l'hiver.

Les températures hivernales pour une année donnée s'expriment dans les épaisseurs des cernes des Pins comme dans celles des Epicéas.

L'intervention de redoux en fin de période hivernale et au tout début du printemps conduisant à un déneigement prématuré favorisant l'action des gelées ultérieures n'influence cette fois-ci que la croissance du Mélèze, dont la réactivation est particulièrement précoce, et de l'Epicéa, dont la rhizosphère est peu profonde, alors qu'il n'a pas d'effet sur le Pin sylvestre dont la réactivation est tardive et l'enracinement profond.

c) Intervention d'un facteur biotique

Des trois essences considérées, le Mélèze et l'Epicéa sont celles dont les épaisseurs des cernes correspondent le plus nettement à des paramètres climatiques.

Cependant, dans l'intervention de l'axe factoriel 1 chez le Mélèze il est apparu que les valeurs des paramètres climatiques généralement retenus dans cette interprétation n'étaient, pour quelques années caractérisées par des cernes minces (1953, 1963, 1973), en harmonie ni avec la position très excentrée des années sur l'axe, ni avec la minceur des cernes correspondants. Cette observation indique que le facteur annuel représenté par l'axe 1 ne relève pas intégralement du climat.

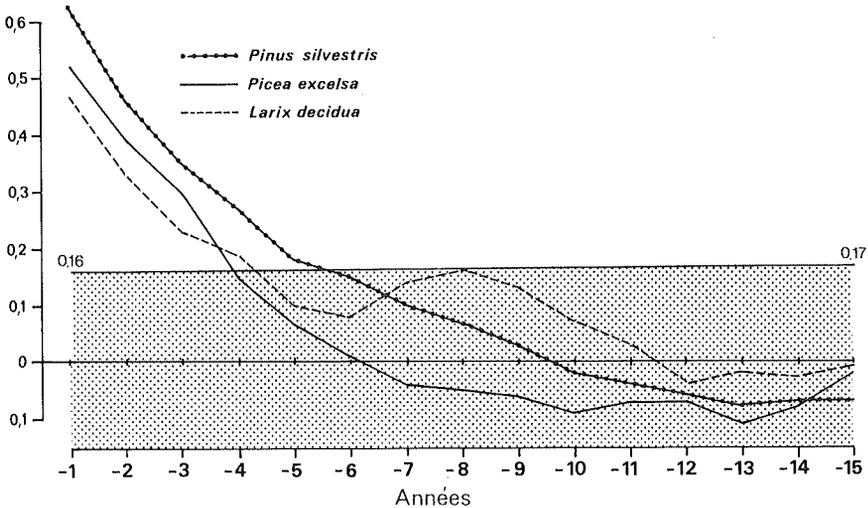


FIG. 9. — Courbe des variations du coefficient d'auto-corrélation entre l'épaisseur d'un cerne n et celle des cernes $n-1$ à $n-15$. (Le coefficient d'auto-corrélation n'est pas significatif dans la zone ombrée).

Par ailleurs, l'analyse des coefficients d'auto-corrélation calculés pour cette espèce (fig. 9) conduit à rechercher l'explication de valeurs qui redeviennent significatives pour $n-8$, dans l'intervention d'un phénomène cyclique ayant une périodicité de 8 à 10 ans. Or, il s'agit justement de la périodicité des cycles de pullulation de la tordeuse du Mélèze (*Zeiraphera Diniana* Gn.) (BOVEY et GRISON, 1975). Les spectaculaires dégâts que peuvent provoquer les phases de grande pullulation de ce papillon expliquent qu'il puisse leur correspondre un accroissement annuel particulièrement diminué. La reconstitution de l'histoire des pullulations de la tordeuse à partir des archives forestières en haute Engadine et dans le Briançonnais (BOVEY et GRISON, *l.c.*) permet d'ailleurs de constater qu'à ces pullulations cycliques correspond l'occurrence de beaucoup

des cernes les plus minces chez le Mélèze, alors que les années correspondantes ne révèlent (4) qu'aléatoirement l'intervention défavorable de l'un quelconque des paramètres climatiques retenus antérieurement.

CONCLUSION

L'analyse dendroclimatologique aboutit à quelques résultats qui précisent l'écologie du peuplement forestier des environs des Chalets de l'Orgère.

1) S'il est bien connu que le Mélèze est « favorisé par le climat lumineux » (OZENDA, 1966, p. 160), le fait que l'édification du cerne montre que c'est surtout la nébulosité estivale qui est efficace doit permettre de détailler la dépendance de cette essence vis-à-vis du facteur lumière;

2) L'étude de l'épaisseur des cernes a pu expliquer l'intervention de certains facteurs écologiques comme c'est le cas, en particulier, pour la sensibilité différente du Pin sylvestre et de l'Epicéa au déneigement prématuré ou aux précipitations estivales en relation avec le mode particulier d'enracinement de chacune de ces essences, de la sensibilité du Mélèze au déneigement particulièrement anticipé en relation avec sa phénologie vernale précoce, de l'absence de sensibilité aux froids hivernaux extrêmes du même Mélèze liée à sa défoliation annuelle.

3) L'hétérogénéité de la réponse du cerne du Pin sylvestre montre même que la structure de la population est perceptible à travers l'analyse dendroclimatique.

4) L'impact des pullulations cycliques de la tordeuse du Mélèze sur le cerne permet d'intégrer l'écologie de cette essence au niveau de l'écosystème auquel elle appartient.

5) Mais la dendroclimatologie étant par essence paléoclimatique induit forcément un examen du passé. Celui-ci est particulièrement intéressant au niveau des fluctuations de basse et moyenne fréquence (fig. 5).

En effet, une fluctuation nette affecte la croissance du Mélèze de 1560 à 1810 : pendant toute cette période s'observe une réduction progressive de l'épaisseur moyenne des cernes annuels (de 1,40 à 0,50), alors que sur la période suivante (1830-1970) elle passe de 0,50 à 0,80 mm avec un maximum à 1,00 mm sur la période 1920-1940. La période 1560-1810 est à mettre en parallèle avec ce que LE ROY LADURIE (1967, p. 211) appelle la « phase multiséculaire ultime de crue des glaciers » ou stade de Fernau d'après KINZL (*in* LE

(4) Dans les relevés météorologiques de la station de Grenoble, la plus proche, permettant de remonter à 1910, date depuis laquelle les données concernant la tordeuse sont disponibles.

ROY LADURIE, *l.c.*). Selon ces auteurs, cette période, identifiée surtout d'après les fluctuations des fronts glaciaires, va de 1600 à 1850. Le décalage entre les deux couples de dates n'est pas surprenant si l'on admet que les glaciers ne répondent qu'avec une forte inertie « 2, 3, 6 ans ou plus sont nécessaires pour transmettre l'impulsion du sommet à la base (LE ROY LADURIE, *l.c.*, p. 77) » (5) aux fluctuations climatiques qui, par contre, interviennent sans retard sur les phénomènes de croissance. Cette lente diminution du rythme de croissance pendant près de deux siècles est en outre marquée par de courtes phases de reprises (1600-1620; 1720-1730) alternant avec des périodes de baisse maximale (1590-1610; 1640-1660; 1690-1710; 1800-1820).

Un tel découpage correspond à celui établi par KINZL (*in* LE ROY LADURIE, *l.c.*, p. 204) à partir de l'étude des moraines qui auraient subi des poussées entre 1600-1610; 1643-1644; 1818-1820; 1850-1855. Seule la dernière période n'est pas enregistrée par le Méléze.

Une seconde vérification du parallélisme existant entre les fluctuations de la croissance du Méléze et les fluctuations glaciaires est fournie par la confrontation des courbes de la sensibilité moyenne de l'épaisseur des cerne avec la courbe des variations du front du glacier d'Argentièrre (VIVIAN, 1975) sur environ trois siècles (de 1590 à 1973): la plupart des maximums de la sensibilité moyenne coïncident avec une poussée glaciaire, soit avec un temps de latence d'une dizaine d'années (1820, 1862, 1895, 1915), soit immédiatement (1640, 1660).

Il est particulièrement intéressant de noter que les périodes de crue glaciaire s'expliquent essentiellement par une intervention fréquente des conditions qui provoquent la formation d'un cerne mince - enneigement prolongé, températures estivales basses, nébulosité estivale forte - lesquelles entraînant une fréquence plus grande des fluctuations annuelles exprimées par la sensibilité moyenne. Il est important de souligner les caractéristiques ainsi mises en évidence de cette récente période de crue glaciaire. Cette dernière aurait certainement un tout autre écho dans la végétation actuelle si, par exemple, elle s'expliquait par d'autres particularités, un refroidissement général du climat par exemple.

6) Il faut enfin noter qu'aucune baisse de grande amplitude du rythme de croissance n'intervient depuis le début des années 1800. Seule la période récente voit la croissance du Méléze diminuer à nouveau notablement de 1940 à 1970 tout en restant à un niveau plus élevé que celui qui caractérisait les années 1600-1810.

(5) Une telle explication qui suppose que la crue part du cirque glaciaire et se propage vers le bas n'est pas partagée par VIVIAN (1975, p. 275). Pour lui, les variations du front glaciaire dépendent tout autant des phénomènes d'ablation estivale directement dépendants de l'année climatique précédant le moment de la mesure. Que l'on puisse envisager une superposition des deux facteurs « mémoire du glacier et influence de l'année climatique » semblerait s'accorder avec le fait que la crue glaciaire n'est pas systématiquement décalée vis-à-vis de la réponse du cerne au climat.

Il n'est donc pas possible d'y voir une résultante nette de la pollution fluorée en relation avec l'industrialisation de la Maurienne, qui de toute façon est postérieure à 1940.

Cette absence d'action néfaste est d'abord surprenante compte tenu des dégâts bien connus dans cette vallée où sont implantées les trois usines de St-Jean de Maurienne, la Sussaz et la Praz (émission totale annuelle de plus d'un millier de tonnes de produits fluorés jusqu'à ces toutes dernières années : DE CORMIS, 1975).

Cependant, des mesures précises ont montré (*ibid.*) que les Chalets de L'Orgère sont peu exposés aux effluents fluorés grâce à la barrière constituée par l'arête de La Perrière, de telle sorte que la limite supérieure de la zone polluée se situe immédiatement au-dessous des Chalets (GENSAC, 1974). La réponse du cerne n'est donc pas en défaut et rien n'interdit d'envisager que, si besoin était, l'étude de séquences de cernes selon un échantillonnage adéquat serait à même de reconstituer la dynamique de ce type de pollution.

La dendroclimatologie s'avère donc un moyen efficace pour affiner la connaissance de l'écologie des espèces ligneuses. De plus, essentiellement paléoclimatique, elle permet un regard vers le passé qui enrichit la compréhension de l'écologie actuelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOISVERT (J.J.) 1955. - La neige dans les Alpes françaises. *Revue de Géographie alpine, Grenoble*, XLIII, 357-434.
- BOVEY (P.) et GRISON (P.) 1975. - La tordeuse (*Zeiraphera Diniana* Gn.), important ravageur des mélézins alpins. *Trav. sci. Parc Nation. Vanoise*, VI, 115-139.
- DE CORMIS (L. de) 1975. - Rapport d'activité 1975. Station d'étude de la pollution atmosphérique INRA et Centre de Recherche sur les problèmes de la pollution dans la région de Lacq.
- DOUGLASS (A.E.) 1936. - *Climatic cycles and tree growth. Vol. III. A study of cycle.* Carnegie Inst. Washington publ., 289 p.
- FERGUSON (C.W.) 1970. - Concept and Techniques of Dendrochronology. In *Scientific Methods in Medieval Archeology*. R. Berger Ed., Chap. VII, 183-200.
- FOURCHY (P.) 1952. - Ecologie du mélèze, particulièrement dans les Alpes françaises. *Ann. E.N.E.F.*, XIII (fasc. 1), 137 p.
- FRITS (H.C.) 1976. - *Tree-Ring and Climate*. Academic Press. 567 p.
- GENSAC (P.) 1970. - Carte lithomorphologique du parc National de la Vanoise (feuille de Moutiers au 1/100 000). *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, I, 14-24.
- GENSAC (P.) 1970. - Carte écologique. Moutiers-Parc National de la Vanoise au 1/100 000. *Trav. sci. Parc Nation. Vanoise*, II, 49-71.

- GENSAC (P.) 1974. - Carte de l'impact des activités humaines. Moûtiers-Parc National de la Vanoise au 1/100 000. *Doc. cartogr. écologique*, XIV, 1-15 et *Trav. Sci. Parc National. Vanoise*, 1975, VI, 63-68.
- LADEFOGED (C.W.) 1952. - The periodicity of wood formation. *Dan. Biol. Skr.*, 7 (n° 3), 98 p.
- LE ROY LADURIE (E.) 1967. - *Histoire du climat depuis l'An Mil*. Flammarion Ed., Paris, 376 p.
- MOUILLEFERT (P.) 1898. - *Traité des arbres et arbrisseaux*. Librairie des Sciences Naturelles. Paul Kincksieck Ed., Paris, T. II, 1403 p.
- OZENDA (P.) 1966. - Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Doc. Carte Végétation Alpes*, IV, 7-198.
- STOKES (M.A.) and SMILEY (T.L.) 1968. - *An Introduction to Tree-Ring Dating*. The University of Chicago Press. 73 p.
- TRANQUILLINI (W.) 1964. - The physiology of plants at high altitudes. *Annual. Rev. of Plant Physiology*, 15 : 345-362.
- VIVIAN (R.) 1975. - *Les glaciers des Alpes occidentales*. Grenoble, Imprimerie Allier, 573 p.

*Manuscrit remis pour publication
en septembre 1979.*

RECHERCHES MÉTHODOLOGIQUES SUR L'INVENTAIRE DES SOLS DE MONTAGNE

par Pierre GENSAC (1)

I. - Caractères du milieu montagnard intervenant dans la pédogenèse.	64
II. - Caractérisation analytique.	72
III. - Technique d'inventaire	78
Conclusions	80
Index bibliographique	81
Annexes	82

Résumé. - Dans une première partie, les caractères du milieu montagnard (pente, altitude, neige, géomorphologie nivale, glaciaire et périglaciaire) qui dirigent la pédogenèse, sont analysés dans le but de mettre en évidence les éléments d'information indispensables à la description des profils. Puis, à la lumière des résultats déjà obtenus en Vanoise, sont dégagés les caractères analytiques à recenser pour les sols de montagne. Enfin, une technique d'inventaire devant conduire à une classification et une cartographie des sols est proposée. En annexe sont présentés : la fiche de terrain et les différents glossaires correspondants.

Mots-clés : Vanoise - Inventaire - Sol de montagne.

Summary. - METHODOLOGICAL RESEARCH ABOUT INVENTORY OF MOUNTAINS SOILS.

First, the characters of the mountain environment (slope, altitude, snow, nival, glacial and periglacial geomorphology) that control the pedogenesis, are analysed, with the object of revealing the data indispensable for the profile description. Then, according to the results obtained in Vanoise, the analytical characters for mountain soils are defined. At last, an inventory technique for soil classification and cartography is proposed. The appendix presents the ground record and the corresponding glossaries.

Key words : Vanoise - Inventory - Mountains Soils.

(1) Département d'Ecologie. Université de Savoie, BP. 1104, 73011 Chambéry Cédex.

M. le Professeur DUCHAUFOR, directeur honoraire du Centre de Pédologie biologique de Nancy a bien voulu lire notre mémoire avant sa publication et nous a suggéré de très utiles corrections et additions. Nous lui exprimons notre très profonde reconnaissance pour la bienveillance qu'il nous a montrée en nous prodiguant de précieux conseils.

La connaissance de la potentialité des sols est un préalable indispensable à une gestion scientifique des zones protégées comme les parcs nationaux français soumis à une pression agro-pastorale élevée. Sur de grandes étendues règnent des conditions climatiques telles, que les groupements végétaux et donc la productivité herbagère, se trouvent sous l'étroite dépendance des conditions édaphiques. Connaître la nature des sols en découvrant la dynamique de leur formation, les classer d'après leurs capacités et finalement les cartographier, constituent les éléments d'une démarche conduisant à une information synthétique, base d'une politique en matière de gestion.

Jusqu'à présent, seules les régions de moyenne montagne à climax forestier ont fait l'objet en France d'une cartographie pédologique. Ceci est dû, pour la plus grande part, à leur facilité d'accès ainsi qu'à une connaissance plus approfondie des sols qui leur correspondent. Les zones de haute altitude sont, à cet égard, beaucoup moins bien connues, ce qui a justifié la récente tenue des réunions qui leur ont été consacrées (Chambéry, mai 1979; A.F.E.S., décembre 1979). La nécessité d'établir un inventaire des sols de haute montagne, zone supra-forestière, y est clairement apparue, inventaire préalable à toute cartographie. Grâce aux possibilités offertes par le Parc National de la Vanoise, la carte correspondant à la feuille I.G.N. de Moûtiers (1/100 000) semble être la plus facilement réalisable dans un premier temps. Nous possédons d'ailleurs sur cette zone des renseignements concernant plus de 300 profils (GENSAC, 1977, 1979) qui permettront une recherche méthodologique plus facile. Nous avons donc essayé tout d'abord de mettre en évidence les caractères du milieu montagnard supra-forestier influençant la pédogenèse, puis en analysant les résultats déjà obtenus, de dégager ceux qui semblent les plus discriminants pour l'établissement d'une classification s'intégrant aux systèmes déjà proposés (C.P.C.S., 1967; Atlas écologique des sols, 1976). Enfin nous proposerons une méthode d'inventaire et de cartographie.

I. - CARACTÈRES DU MILIEU MONTAGNARD INTERVENANT DANS LA PÉDOGENÈSE

L'existence d'une pente plus ou moins accentuée, caractère qui s'oppose le plus aux activités humaines traditionnelles, forme l'élément physique le plus constant du milieu montagnard. La haute altitude intervient également par l'intermédiaire des basses températures et des entraves qu'elles occasionnent vis à vis des êtres vivants et plus spécialement des végétaux. Parallèlement les précipitations se présentent en grande partie sous forme solide, l'abondance des chutes de neige constitue donc une des caractéristiques des plus nettes du climat montagnard. Il en résulte de grandes accumulations en altitude et la formation d'appareils glaciaires : le relief montagnard est donc modelé par les phénomènes nivaux, glaciaires et périglaciaires. L'ensemble de ces facteurs interviennent conjointement dans la pédogenèse, tant sur le substrat minéral que sur les êtres vivants qui en modifient la surface.

A) LA PENTE

En plaine les forces de gravité agissent perpendiculairement à la surface du sol. Les horizons pédologiques qui se constituent alors sont parallèles à cette surface. Tous les phénomènes pédogénétiques viennent donc s'inscrire suivant une direction verticale, en particulier sous l'action des eaux d'infiltration. Sur les terrains déclives, à l'opposé, trois directions interviennent : la verticale, comme précédemment, avec l'écoulement des eaux de percolation qui gagnent les horizons profonds, la perpendiculaire à la surface suivant laquelle varie un certain nombre de paramètres pédoclimatiques (température, gel, évaporation...), la ligne de plus grande pente enfin, suivant laquelle vont se manifester trois phénomènes d'une grande importance pédogénétique. Le ruissellement se produit suivant la surface et selon la valeur de la pente. Sur forte pente le travail des eaux provoque une érosion qui interdit toute évolution ; on en reste alors au stade de sol minéral brut d'érosion : lithosol si le substrat est dégagé des particules meubles dues à l'altération, régosol si le ruissellement, ne pouvant entraîner ces particules, est suffisant pour interdire toute accumulation de débris organiques en surface et donc une transformation autre que purement physique. A la base de ces pentes se constituent en contrepartie des sols d'apport alluvial. Sur pentes plus faibles, et selon la nature du substrat, une partie des eaux peut s'infiltrer. Théoriquement, la gravité agissant seule, cette infiltration s'effectue suivant la verticale, mais cet écoulement est très fortement perturbé par les discontinuités dues à l'hétérogénéité des matériaux suivant des plans parallèles à la surface, d'où un écoulement suivant la pente provoquant le « lessivage oblique » dont les conséquences ne paraissent pas

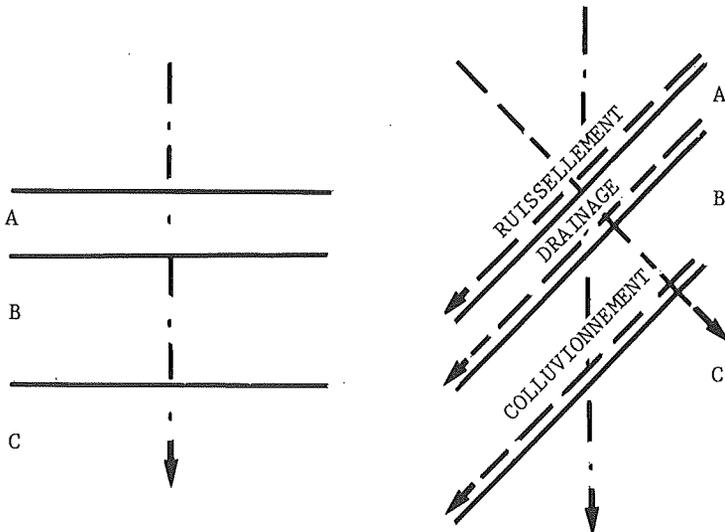


FIG. 1. — Les axes de la pédogénèse dans un sol horizontal et en cas de pente.

encore avoir été dégagées sauf en de rares cas et qui sert surtout à fournir une explication à tout phénomène pédologique anormal dans les sols de montagne. Enfin, suivant une direction parallèle à la surface, s'effectuent tous les transports correspondants au colluvionnement et affectant des matériaux fins à grossiers, la stabilisation étant assurée ou non. En général, sur fortes pentes, le colluvionnement est constant, il s'agit donc toujours de sols peu évolués dont les propriétés se trouvent sous l'étroite dépendance de la roche-mère. En bas de pente, les colluviums stabilisés peuvent commencer à évoluer.

En haute montagne, l'exposition paraît jouer un rôle fondamental. Elle intervient principalement par l'intermédiaire des températures; en effet, au niveau des horizons superficiels du sol, on peut relever des différences considérables entre adret et ubac. Alors qu'en plein été, les températures des 5 premiers cm en exposition nord à 2 200 m ne dépassent guère 15 °C lors de plein ensoleillement, en exposition sud, nous avons relevé des températures supérieures à 25 °C. L'humidité est également très différente, humidité longuement entretenue par l'enneigement sur les versants nord, sécheresse sur les versants sud rapidement dégagés. Les conditions de la minéralisation et de l'humification sont donc opposées d'un versant à l'autre et, comme la nature des groupements végétaux diffère, elles ne peuvent manquer d'induire des processus de pédogenèse variés.

En montagne, les pentes nulles ou faibles sont peu fréquentes et correspondent à deux types de conditions stationnelles : formes en creux, combes à neige liées à une hydromorphie dominante, formes en relief, croupes fortement ventées avec forte intervention de la déflation éolienne ainsi que de conditions thermiques hivernales extrêmes liées à l'absence de couverture neigeuse.

Le rôle primordial que peut jouer la pente oblige à ce que soient relevés avec précision trois paramètres :

- la valeur de la pente, mesurée facilement au clisimètre suivant la ligne de plus grande pente. Nous préconisons, comme unité, le pourcentage : une pente de 100 % (45°) correspondant à la valeur limite où la végétation peut s'installer et où un sol peut par conséquent se constituer. Le système décimal peut alors être adopté de 10 en 10 %, la mesure étant effectuée à 5 % près;
- l'exposition, mesurée à la boussole. Il semble absolument inutile de descendre en précision en dessous de l'échelle N, NE, E, SE, S, SW, W, NW;
- l'épaisseur des horizons doit être mesurée suivant la verticale, seule direction de référence possible en pays accidenté. Dans ce but, le profil est creusé perpendiculairement à la ligne de plus grande pente.

Malgré l'importance que semble revêtir la pente en tant que facteur de l'environnement pour les sols en pays de montagne, il faut souligner le résultat assez paradoxal de BONNERIC et LEGROS (1978 et 1979) qui concluent à l'absence apparente de tout déterminisme pédogénétique lié à la pente, du moins dans le cas de l'étude des sols dans le Parc Naturel Régional du Pilat.

B) L'ALTITUDE

Elle n'intervient pas directement, mais par l'intermédiaire de la température qui commande en grande partie l'activité microbienne et la composition des groupements végétaux.

L'étude de la microflore des sols d'altitude a déjà fait l'objet de nombreux travaux. Si au point de vue fondamental, elle apporte des renseignements sur le fonctionnement des écosystèmes sols, ses relations avec la pédogenèse semblent encore assez floues. Les tests respiratoires et d'activité dans le cycle de l'azote, faciles à mettre en œuvre paraissent susceptibles d'apporter des précisions quant à la caractérisation des types d'humus.

Pour les groupements végétaux en montagne, on ne saurait trop insister sur le rôle joué par l'abaissement altitudinal de la température dans l'étagement de la végétation et principalement pour les hautes altitudes sur le passage des étages à climax ligneux à l'étage alpin dont le climax est herbacé. On se trouve là en présence d'un changement capital de matériel végétal devant se traduire obligatoirement dans la pédogenèse par l'intermédiaire de la matière organique. Il convient donc dans un inventaire sur les sols de montagne d'être très attentif quant à l'analyse de l'environnement végétal, celui-ci induisant, d'une part, un dynamisme propre au compartiment pédosphérique, et d'autre part, intégrant en retour, un grand nombre des propriétés édaphiques. L'étude d'un profil doit être accompagnée d'un relevé phytosociologique aussi complet que possible dont il n'est plus besoin d'exposer les principes. Il conviendra d'insister particulièrement sur la hauteur et le degré de recouvrement des différentes strates ainsi que sur leur nature (ligneuse, sous-ligneuse, caducifoliée, sempervirente, herbacée) précisant l'importance relative des différentes familles principales (Graminées, Cypéracées, Légumineuses, etc.). Une mesure des biomasses paraît souhaitable; elle semble facilement réalisable pour les groupements de pelouse par prélèvements à l'aide d'un fort couteau, de plusieurs échantillons par stations sous forme de mottes dont la surface est connue (carré de 20 cm de côté). Ramenés au laboratoire, séchés à l'air puis à l'étuve à 110° pendant 24 heures, ils peuvent servir à mesurer les biomasses aériennes et souterraines suivant les différents horizons.

C) LA NEIGE

Les grandes quantités de précipitation sous forme neigeuse sont caractéristiques des pays de montagne. Si leur rôle direct n'a pu être mis en évidence, tassement sous l'action du poids par exemple, elles agissent principalement sur le sol par leur permanence et l'action des eaux de fusion.

La permanence de la neige entretient au niveau du sol des températures très légèrement négatives (GENSAC, 1978) interdisant pratiquement toute évolution de la matière organique et protégeant le sol des alternances gel-dégel, principal moteur de la cryopédologie (TRICART, 1967). De ce fait, les surfaces soumises à des enneigements prolongés correspondent obligatoirement à des

sols peu évolués. Indirectement, la permanence de la neige agit sur le sol par l'intermédiaire de la végétation. En effet, la productivité des combes à neige est faible et elle correspond à des débris facilement minéralisables. Par ailleurs, les zones à faible enneigement sont l'objet de phénomènes périglaciaires intenses.

Les eaux de fusion interviennent physiquement en entraînant une partie de la litière et les particules fines de l'horizon superficiel, il en résulte un appauvrissement en ces éléments des zones soumises à un tel ruissellement et, au contraire, à une accumulation dans les zones en creux ou en bas de pente. Les eaux de fusion, par suite de leur percolation très progressive et de leur lente circulation se chargent facilement en acide carbonique d'autant plus qu'elles sont froides. On peut donc en déduire une action pédogénétique intense sur les sols calcimorphes. Ces eaux en imprégnant longuement les sols y provoquent une hydromorphie d'où la présence, dans les combes à neige, d'un stagnogley initial et la fréquence des stagnogleys podzoliques dans les forêts résineuses subalpines. La circulation des eaux de fonte provoque le maintien d'une humidité pratiquement constante durant la belle saison sur les versants en contrebas des névés, ubacs subalpins, d'où leur colonisation par la mégaphorbiée et les aunes verts dont le rôle améliorant des litières est bien connu.

Bien que très localisé, il faut signaler le rôle des avalanches qui décapent leurs couloirs d'une façon très régulière, interdisant ainsi, toute évolution du sol.

L'influence du manteau nival se révèle donc être un des éléments climatiques à prendre en compte dans un inventaire des sols de montagne. Or, son instabilité d'une année sur l'autre, d'un point à l'autre, n'a pas permis d'obtenir directement des renseignements précis sur sa durée et sa localisation en haute montagne. La télédétection (image Landstat) couplée à une cartographie automatique constitue vraisemblablement le moyen d'étude le plus moderne, mais sa mise en œuvre est encore délicate et coûteuse, aussi l'observation directe sur le terrain de la fonte de la couverture neigeuse et surtout celle de la végétation semblent être encore les formules actuellement les mieux adaptées.

D) LA GÉOMORPHOLOGIE

Jusqu'à présent les relations existant entre la végétation, le sol et la géomorphologie ont été très négligées. Cependant les répercussions des phénomènes nivaux, glaciaires et périglaciaires sont primordiales sur la pédogenèse soit directement, soit par l'intermédiaire de la végétation. Cela provient du fait que pédologie et géomorphologie sont des sciences récentes et interdisciplinaires. Au niveau de la haute montagne interviennent à la fois des phénomènes actuels et ceux d'un proche passé quaternaire dont les actions s'intriquent ce qui ne va pas sans compliquer les interprétations. Il s'agit donc d'un domaine complexe, aux concepts réclamant de nouvelles précisions, mais aussi d'un domaine de recherche dont l'exploitation ne peut qu'être riche en découvertes. Pour un inventaire des sols, il ne peut s'agir que d'observer les formes actuelles

en fonction des différents agents en distinguant formes d'ablation, défavorables à une évolution pédogénétique et formes d'accumulation qui au contraire la favorise.

La neige agit directement sur le sol lors des avalanches de fond qui raclent leur couloir et indirectement par l'intermédiaire des contraintes qu'elles impriment à la végétation le long de leur trajet. Les culots qui s'accumulent à leur extrémité aval sont constamment renouvelés. L'action principale des avalanches se situant entre 2 000 et 2 500 m, c'est essentiellement le domaine du subalpin supérieur et de l'alpin inférieur qui est alors concerné. L'action de la neige se manifeste de façon particulière en terrain calcaire par la constitution d'un karst haut-alpin avec lapiès nus et une complète absence des eaux courantes. Il est vraisemblable que d'une façon équivalente la neige agisse sur les gypses en provoquant la formation de dolines et cette topographie si tourmentée qui accompagne les affleurements triasiques correspondants.

Les névés provoquent la formation de niche de nivation qui se traduisent par une fragmentation de la paroi amont ainsi que par des transports des particules fines dus aux eaux de fonte. Il faut signaler la particulière agressivité de ces eaux de fusion vis à vis des roches carbonatées. Ces névés sont accompagnés de moraines présentant une morphologie propre.

Ce sont les grandes glaciations passées qui ont permis aux glaciers de marquer profondément de leur empreinte les paysages de montagne, les glaciers actuels n'ayant qu'un rôle réduit. Dans la constitution des sols, les glaciers quaternaires sont principalement intervenus par le décapage des formations superficielles préexistantes dans l'auge glaciaire. Le résultat de cette abrasion est la mise à nu des roches dures et compactes, roches moutonnées, polies, striées, point de départ possible pour une nouvelle pédogenèse, ainsi que l'accumulation dans les formes en creux des débris de ce rabotage très finement pulvérisés et constituant ainsi un matériel très différent du précédent. L'abrasion glaciaire est aussi intervenue fortement dans le modelé général : pentes plus ou moins accentuées des parois de l'auge, gradins de confluence avec vallées suspendues parfois occupées par une plaine d'obturation latérale, verrous où le substrat affleure largement, ombilics surcreusés dont le lac consécutif est très souvent comblé par des dépôts hétérométriques. Les glaciers quaternaires sont également intervenus par leurs accumulations souvent considérables qui se sont produites dès la base des massifs montagneux élevés, elles ont donc pu subir une évolution pédogénétique prolongée. Les glaciers actuels descendent rarement au-delà de l'étage subalpin, du moins dans les Alpes et leur dernière crue (1850) n'a laissé des dépôts importants qu'à partir de l'alpin. Ces derniers dépôts sont trop jeunes et les conditions qui les entourent trop rigoureuses pour qu'ils aient été le siège de la constitution d'un véritable sol, sauf rares exceptions. Les modelés d'accumulation sont principalement sous forme de moraines souvent grossières, vallums morainiques ayant pu retenir vers l'amont des lacs de cuvette aux dépôts beaucoup plus fins, moraines latérales avec terrasses de kame. En avant de la moraine frontale, le complexe fluvio-glaciaire externe donne naissance à une vaste plaine d'épandage proglaciaire. Tout le long de l'auge glaciaire les torrents alimentés par les accumulations marginales sont formés des cônes de déjection très développés. La variété

des interventions glaciaires, ablations et accumulations, induit donc une très grande diversité de voies pédogénétiques d'où la nécessité de les analyser le plus finement possible dans une recherche et une cartographie des sols en montagne.

Le domaine de la haute montagne est aussi le siège d'un phénomène climatique important pour l'évolution du sol : le gel qui constitue le principal moteur des modifications subies par les formations superficielles périglaciaires. La cryopédologie actuelle intéresse tous les territoires situés au-dessus de 1 800 m, donc en principe les étages subalpin, alpin et nival. Son action varie en fonction de la nature de la roche qui la subit. Les roches cohérentes subissent une gélifraction intense liée à la pente qui permet ou non l'accumulation de neige protectrice ainsi qu'à l'exposition, les températures très froides de l'ubac favorisant la formation d'une carapace de glace isolant le matériel des effets destructeurs des alternances gel-dégel. La gélifraction provoque la constitution d'escarpements, falaises et corniches, éléments dominants de l'étage nival, ainsi que d'éboulis plus ou moins grossiers présents dans tous les étages. Lorsque le substrat est meuble et hétérogène, il subit les effets de la géliturbation qui se manifeste principalement par la formation de pipkrakes, éléments très actifs dans le brassage des horizons les plus superficiels. Les pipkrakes sont en étroites relations avec la granulométrie et sont favorisés par des alternances sécheresse-humidité nombreuses. Enfin les substrats meubles et fins sont l'objet d'une reptation qui peut jouer sur tout un versant. La gélifluxion représente un mouvement en masse qui peut se réaliser même en forêt. Elle est liée à une forte humidité du sol et de ce fait s'exerce principalement en ubac. Le résultat global de tous ces phénomènes périglaciaires est de provoquer un constant remaniement du sol ce qui a pour effet d'apporter du matériel minéral frais en surface et donc de maintenir l'évolution pédogénétique à ses premiers stades. Les formations superficielles sont variées. Les sols polygonaux sont très rares dans les montagnes tempérées et le triage des éléments se traduit principalement par l'obtention de sols striés qui se cantonnent dans l'étage nival. Bien plus fréquentes sont les buttes gazonnées qui se localisent surtout dans les combes à neige. Sur les faibles pentes elles se déforment en mottureaux allongés. Sur de plus fortes pentes apparaissent les sols à gradins improprement nommés communément sentiers de vaches ; ils sont particulièrement nets sur roches carbonatées où *Sesleria varia* et *Carex sempervirens* entravent efficacement la solifluxion. La constitution des bourrelets de solifluxion et loupes de géliturbation s'effectuent sur des pentes variables en fonction de la roche-mère. Quand les matériaux fins abondent, la solifluxion laminaire généralisée peut se manifester. Dans l'étage nival les champs de pierres sont fréquents parfois accompagnés de champs de boue.

Pour être plus complet dans cet inventaire des conséquences pédologiques des phénomènes géomorphologiques en pays de montagne, il faut également signaler le rôle que peut jouer, dans un certain nombre de cas, l'ablation éolienne provoquant l'ouverture des groupements végétaux, sans négliger la possible intervention de dépôts éoliens. A ces différentes actions, il faut ajouter le rôle très important joué par les eaux courantes d'autant plus que les pentes sont généralement fortes, ainsi que l'érosion anthropique et pastorale.

Parallèlement aux étages de végétation, on peut définir pour les phéno-

mènes géomorphologiques actuels des étages morphoclimatiques :

- étage glaciaire correspondant à l'étage nival
- étage périglaciaire à l'alpin et au subalpin supraforestier
- étage forestier au subalpin et au montagnard

tout en signalant pour la pédogenèse le rôle primordial joué par les glaciations quaternaires.

L'analyse des caractères du milieu de haute montagne intervenant dans la pédogenèse montre que, dans la plupart des cas, ils s'opposent à une évolution intense sous l'action de la matière organique pourtant abondante. Les sols sous pelouse des étages supraforestiers diffèrent donc fondamentalement des sols de landes à Ericacées et de forêts résineuses subalpines et pour Ph. DUCHAUFOUR (comm. verb.) il convient d'insister particulièrement sur les différences portant sur :

- la nature du matériel végétal, riche en lignine pour le subalpin et donc beaucoup moins facilement dégradable que les débris végétaux fournis au sol au niveau des pelouses alpines où les plantes graminoides à biomasse racinaire plus abondante que la biomasse aérienne comportent des tissus beaucoup moins lignifiés;

- le renouvellement mécanique constant du matériel minéral en surface sur les pelouses de haute montagne, le colluvionnement et la géliturbation se chargeant de fournir les horizons superficiels en fragments minéraux plus ou moins grossiers alors que sous les landes et les forêts règnent une plus grande stabilité;

- le climat radiatif aux alternances marquées au niveau des pelouses alpines et provoquant un pédoclimat contrasté alors que landes et forêts forment un écran atténuant l'amplitude des variations.

Les glaciations quaternaires ont également contribué au rajeunissement du substrat et depuis les conditions climatiques rigoureuses, bien que favorisant une dégradation mécanique intense entraînent un ralentissement considérable de l'activité biologique, moteur essentiel pour la pédogenèse.

Tous ces faits concourent à entraver l'évolution pédogénétique si bien que les sols de haute montagne appartiennent aux classes des « Sols peu évolués » de profil AC soit sur silice, soit sur calcaire. Il convient alors d'étudier plus particulièrement les horizons organiques pour en déterminer les principales caractéristiques et essayer de découvrir les indices susceptibles d'indiquer les tendances évolutives dans lesquelles le sol se trouve engagé. Parallèlement, l'horizon C doit fournir de nombreux renseignements aussi bien dans le domaine physique que dans le domaine minéralogique.

La végétation paraissant évoluer plus rapidement que le sol sous l'influence des conditions de milieu, il est absolument indispensable de se livrer à une analyse socio-écologique complète.

II. - CARACTÉRISATION ANALYTIQUE

A partir des résultats que nous avons obtenus sur les sols du massif de la Vanoise, nous avons recherché quels étaient ceux qui étaient les mieux adaptés à une caractérisation des sols de haute montagne du domaine supraforestier permettant de les classer et de les cartographier. Dans un premier temps, il s'agit d'appliquer aux sols de montagne les procédés de l'analyse de routine en ne retenant que les plus favorables aux buts recherchés et en évitant les redondances. Des renseignements plus précis apparaissent néanmoins nécessaires dans le cas des sols de montagne. Nous les dégagerons au fur et à mesure de la critique des résultats de routine.

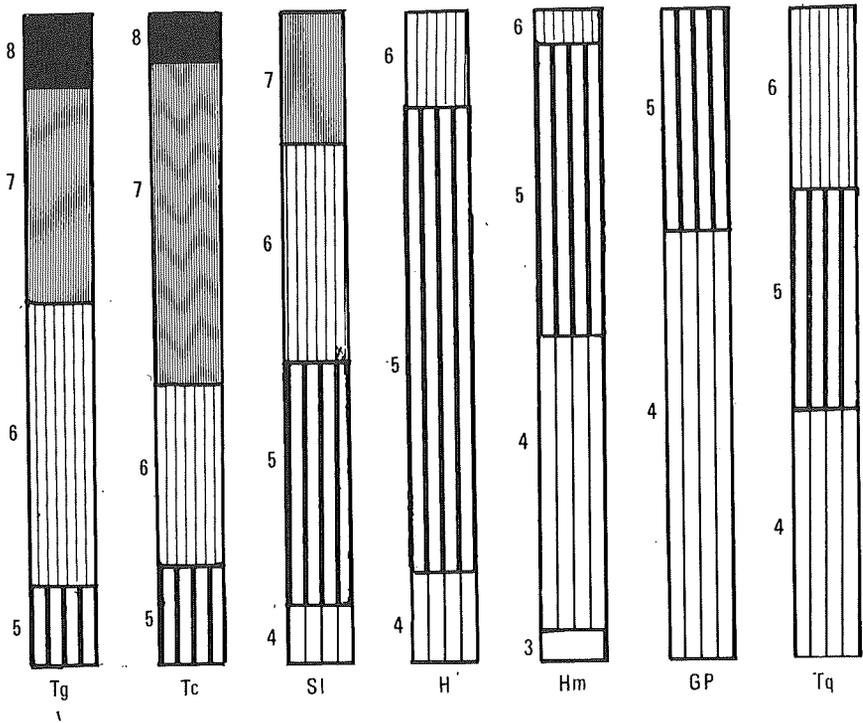


FIG. 2. - Le pH en A_1 suivant la nature de la roche-mère.

Tg gypse et cargneule; Tc calcaire dolomitique; Sl schistes lustrés; H houiller; Hm houiller métamorphique; GP gneiss du Gd Paradis; Tq quartzite.

A) LE pH (EAU)

C'est un des résultats des plus faciles à obtenir par la méthode électrométrique. Le pouvoir tampon du sol en assure une assez bonne stabilité et il paraît très raisonnable de fournir le résultat avec une décimale. En haute montagne, le pH se trouve être sous l'étroite dépendance de la roche-mère comme le montre la figure 2 où les roches sont classées en ordre décroissant de la richesse en calcium (et inversement en ordre croissant de la richesse en silice). Les deux extrêmes présentent cependant des particularités. Sur gypse et cargneule, l'accumulation de la matière organique fraîche est fréquente, ce qui favorise l'abaissement du pH. Sur les quartzites, au contraire, la matière organique d'origine herbacée semble neutraliser en partie l'acidité du substrat.

Par sa stabilité, le pH KCl est un paramètre plus significatif, d'autant plus que le $\Delta \text{pH} = \text{pH}(\text{KCl}) - \text{pH}(\text{eau})$ fournit de nombreux renseignements sur les propriétés de surface des particules organo-minérales.

B) LA GRANULOMÉTRIE

Dans les sols peu évolués, le squelette prend une grande importance et nombre de propriétés en découlent. La figure 3 fournit les résultats obtenus sur des prélèvements à 5 cm de profondeur, ils sont exprimés en fonction du taux de terre fine tamisée à 2 mm, les roches étant classées dans le même ordre que dans la figure 2. Les roches carbonatées se révèlent particulièrement aptes à

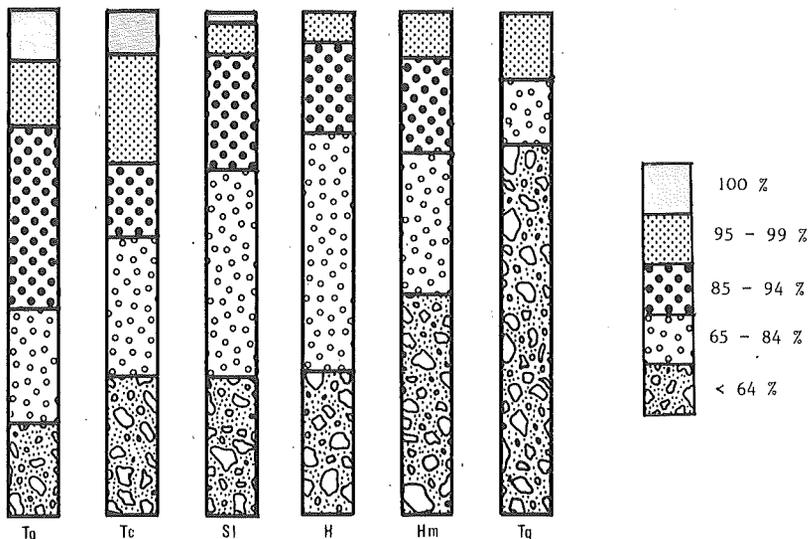


FIG. 3. - Le taux de terre fine à 5 cm de profondeur suivant la nature de la roche-mère.

fournir des sols fins en surface alors que cette capacité décroît progressivement quand on passe aux sols très grossiers. Cette mesure traduit donc encore les rapports étroits existant entre sols et substrats. Elle doit être complétée par une mesure appropriée de la profondeur du sol.

Les résultats de l'analyse de la composition élémentaire en particules sont intéressants à connaître pour déterminer la classe de texture et la richesse en argile des différents horizons. La figure 4 fournit les résultats obtenus suivant un diagramme rectangulaire plus facile à établir que le diagramme triangulaire habituellement utilisé. Les limons apparaissent comme toujours inférieurs à 50 % en quantité, cela étant dû en partie, à la méthode de mesure par filtration entre 50 et 5 μ m qui avantage les argiles à leurs dépens. Les schistes lustrés se désagrègent en fournissant principalement des sables, alors que les calcaires et les schistes métamorphiques libèrent davantage de limons.

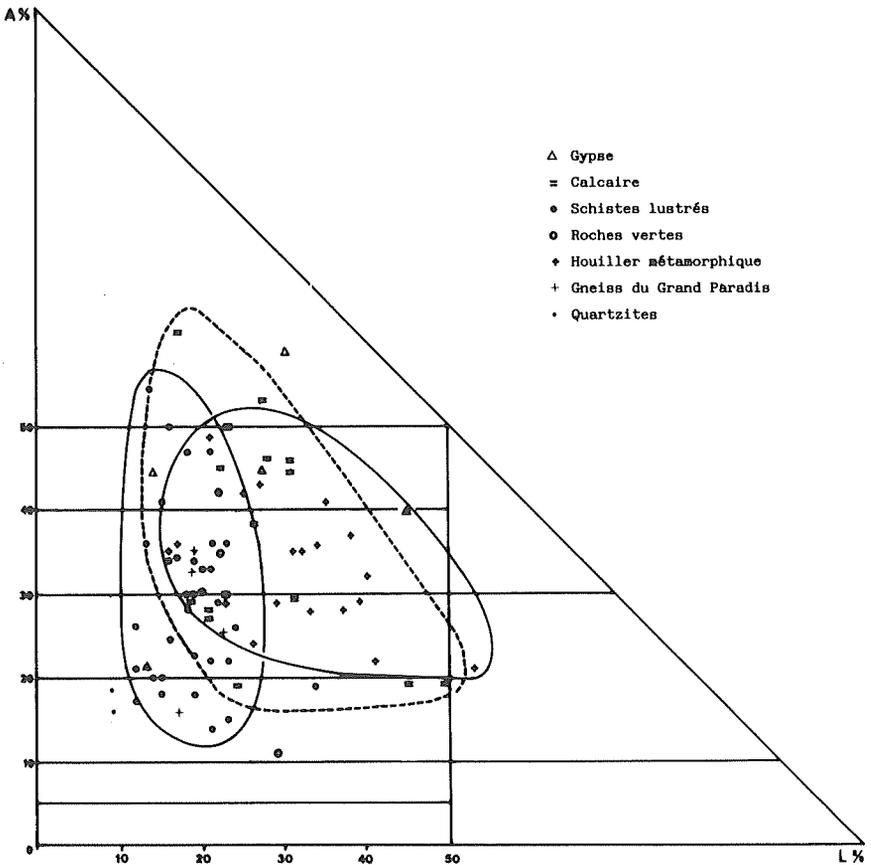


FIG. 4. - Texture à 5 cm.

Les roches carbonatées fournissent davantage d'argiles que les roches silicatées. L'abondance de la matière organique dans les horizons les plus superficiels rend moins utile une analyse granulométrique fine pour ceux-ci.

C) LA MATIÈRE ORGANIQUE

Les sols de haute montagne sont humifères, la matière organique dépassant très souvent des taux de 15 %. Il convient donc d'étudier en détail la répartition verticale du carbone organique et les composés auxquels il participe.

Pour la répartition verticale, les faits fondamentaux sont les suivants :

- absence d'une litière permanente due à la médiocrité de la biomasse aérienne végétale, du reste constituée, la plupart du temps, de débris facilement décomposables ;
- imprégnation des horizons supérieurs à partir des exsudats racinaires et des débris provenant de l'appareil racinaire, celui-ci représentant plus des 2/3 de la phytomasse.

La partie supérieure du profil comprend donc :

- un horizon A_0 ou 0 nul,
- un horizon A_{11} de couleur foncée correspondant au développement maximum de l'appareil racinaire, horizon toujours très développé dans l'étage alpin. Il atteint 5 cm d'épaisseur en général et peut prendre un plus ample développement sur roche-mère calcaire. Sa structure est particulière, la matière minérale étant indépendante de la matière organique en général. Il correspond donc morphologiquement à un moder, mais les caractéristiques chimiques sont en contradiction avec cette dénomination,
- un horizon A_{12} ou A/C, suivant la plus ou moins grande richesse en matière organique ou en squelette, de couleur plus claire et ne comportant que très peu de racines.

Les quantités mises en jeu sont également très importantes et il s'agit de les évaluer le plus précisément possible. Aussi, plutôt que d'employer une extrapolation nous avons préféré utiliser une méthode directe par prélèvement d'échantillons de surface connue et mesure du carbone par unité de poids, le stock de matière organique étant obtenu par multiplication par 1,7 du C, tout en remarquant que ce chiffre habituellement retenu par les agronomes pour les sols de culture est faible et que pour les sols supraforestiers, le coefficient 2 semblerait davantage convenir. Les résultats ainsi obtenus sont nettement inférieurs à ceux calculés par CABIDOCHÉ (1979). Cet auteur trouve en effet pour les pelouses sur roches cristallines des chiffres compris entre 15 et 23 kg/m² et sur roches carbonatées des chiffres compris entre 9 et 25 kg/m². En Vanoise, nous avons seulement trouvé entre 4 et 12 kg/m² et 1 et 10 kg/m² respectivement pour ces deux types de roche-mère. La figure 5 fournit par ailleurs la répartition de stock de C suivant la nature du substrat. Pour les roches

cristallines la plupart des résultats sont compris entre 3,4 et 6,8 kg, alors que pour les roches carbonatées la moitié des résultats sont inférieurs à 5 kg et ils ne dépassent que rarement 9 kg.

L'état de fragmentation de la roche-mère peut paraître déterminant sur l'accumulation de la matière organique. Nous avons donc essayé de mettre en relation le taux de carbone et la richesse en squelette, la figure 6 donne les histogrammes correspondant aux principaux types de substrat. Sur calcaire, on peut noter l'abondance des sols riches en matière organique en absence de tout squelette en surface. C'est le cas des sols humo-calcaïques où l'on passe brutalement en profondeur au substrat non désintégré. Ce fait est d'ailleurs corroboré par la fréquence des sols squelettiques riches en carbone sur ce type de roche-mère. Sur schistes lustrés, la matière organique n'est que peu abondante en général, les taux les plus forts se trouvant pour des pourcentages de terre fine compris entre 65 et 94 %. Pour les roches cristallines, schistes métamorphiques du Houiller en l'occurrence, les faibles teneurs sont rares ainsi que les abondances extrêmes, les sols grossiers étant habituellement riches en matière organique, car plus des 3/4 des sols à squelette développé (terre fine inférieure à 85 %) présentent plus de 10 % de C.

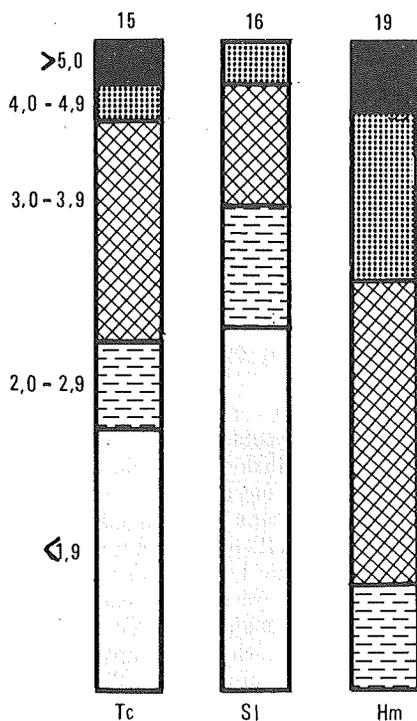


FIG. 5. - Stock de C/kg/m² suivant les roches-mères.

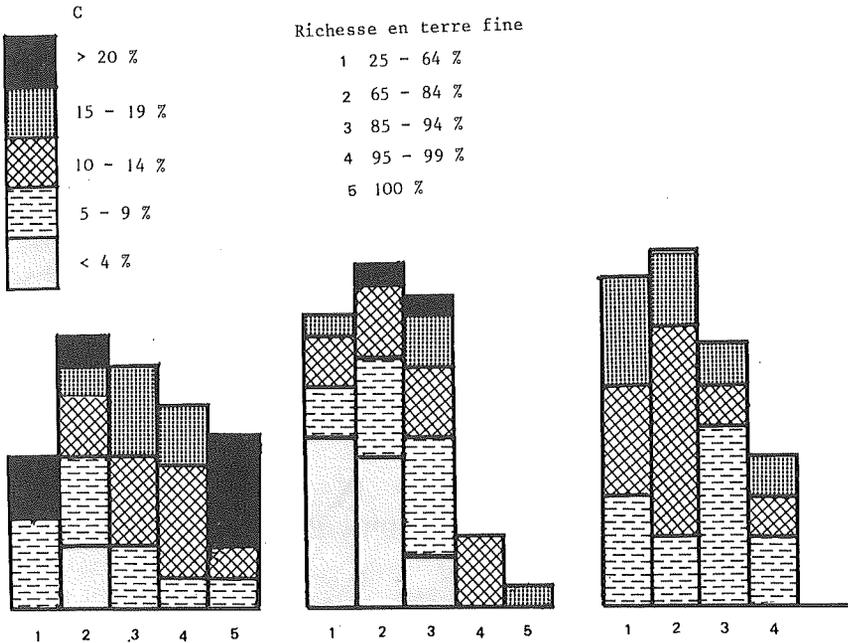


FIG. 6. - Relation richesse en C/terre fine.

Quant à la nature de cette matière organique, nous manquons à l'heure actuelle de renseignements précis. LABROUE (1977) souligne l'abondance de l'humine héritée, mais la nature de la végétation semble intervenir et les caractéristiques de cette humine différer nettement de celle obtenue sous formation de résineux ou d'Ericacées.

L'étude des horizons superficiels dans le cas des sols de haute montagne est encore pratiquement à faire. Il faut dégager le plus précisément possible les caractères morphologiques, physico-chimiques, biologiques de ces horizons afin d'en tirer une classification qui tienne compte des conditions du milieu et des transformations qui leur ont donné naissance.

D) L'AZOTE ET LE C/N

L'azote est généralement abondant dans les sols de montagne et ceci en relation avec l'abondance de la matière organique et son origine. Les débris végétaux aériens herbacés et les résidus racinaires sont en effet riches en azote et leur C/N bas. Il en résulte pour le sol des rapports compris entre les valeurs extrêmes de 9 et 22 mais, la plupart du temps, compris entre 12,5 et 16,5 sur les roches cristallines et entre 10 et 15 sur roches carbonatées.

E) LA CAPACITÉ TOTALE D'ÉCHANGE ET LES CATIONS ÉCHANGEABLES

Les mesures ont été effectuées suivant la méthode classique par percolation à l'acétate d'ammonium à pH 7. Les sols cristallins très acides possèdent alors une capacité d'échange faible, inférieure à 10 meq pour 100 g de sol sec, alors qu'au contraire sur roches carbonatées, les valeurs obtenues sont beaucoup plus élevées. Il semble absolument indispensable d'opérer dorénavant au pH du sol afin de dégager le rôle des ions Al^{3+} et H^+ .

Nous ne possédons pas en nombre suffisant les résultats d'analyse portant sur les cations lourds Fe^{3+} et Al^{3+} , mais les travaux de LABROUE (1977) et de CABIDOCHÉ (1979) ont bien montré l'importance du dosage de ces deux éléments dans la détermination du type de pédogenèse.

III. - TECHNIQUE D'INVENTAIRE

L'adaptation des techniques habituelles d'inventaire et de cartographie des sols établies dans le cas des sols de plaine par JAMAGNE (1967) peut s'effectuer à partir des considérations précédentes. Plusieurs étapes sont à prévoir.

A) PHASE PRÉLIMINAIRE

Elle consiste à recueillir les données existantes sur la zone à inventorier. Les documents préliminaires à réunir sont les cartes topographiques I.G.N., les cartes géologiques et géomorphologiques, les cartes de végétation, les photographies aériennes ainsi que les données climatiques.

A partir de ces documents, le territoire à étudier est découpé en secteurs d'analyse paraissant homogènes à première vue et un plan de prospection peut être élaboré, itinéraires à parcourir, densité des profils et leur localisation. Dans le cas d'utilisation des procédés informatiques, banque de données et cartographie assistée, chacune des « mailles » pourra être renseignée à partir des documents rassemblés plus haut et les « mailles témoins » choisies.

B) TRAVAIL DE TERRAIN

Le milieu montagnard présente un certain nombre de contraintes pour le chercheur en pédologie. Les difficultés d'accès constituent l'obstacle le plus important. Le relief accentué oblige à de longues marches d'approche pour

atteindre le territoire à étudier. Il sera donc très difficile d'employer des instruments lourds comme les tarières pour le sondage et l'échantillonnage. L'efficacité de tels engins est d'ailleurs considérablement réduite du fait de la riche pierrosité proche de la surface. L'équipement sera réduit au minimum indispensable : pelle-bêche pliante, fort couteau, sacs plastiques.

Ces mêmes difficultés obligent à ce que le maximum de données soient recueillies en une seule fois. C'est pourquoi nous avons été conduit à élaborer une fiche de terrain la plus complète possible. Compte tenu des rigueurs climatiques qui interdisent le plus souvent de fournir un bordereau définitif, utilisable directement pour la perforation, nous avons préféré l'établissement d'une fiche en clair d'après glossaire correspondant aux différents éléments à prendre en considération (voir annexe). La première face de la fiche est constituée par une analyse des facteurs du milieu, elle a été élaborée à partir du « Glossaire de pédologie, description de l'environnement en vue du traitement informatique » (Informatique et biosphère, 1971). La deuxième face est destinée à l'étude du profil sur le terrain, elle est tirée du « Dossier de description du profil pédologique en vue du traitement informatique » (STIPA, 1979) dont on a retenu que les éléments intéressants les sols de montagne. Enfin, pour classer provisoirement les sols, nous avons isolé à partir de la « Classification des sols » (CPCS, 1967), ceux qui étaient susceptibles d'être rencontrés en montagne.

C) ANALYSES DE LABORATOIRE

Elles doivent permettre de confirmer et de préciser les travaux de terrain. Elles comportent des analyses de routine effectuées sur tous les échantillons recueillis et des analyses particulières spécialement destinées à fournir des renseignements sur la pédogenèse. La liste est pratiquement identique à celle préconisée dans les « Bases et techniques d'une cartographie des sols » (JAMAGNE, 1967). Les techniques, sommairement précisées en annexe sont celles pratiquées au Centre de Pédologie biologique de Nancy.

Une fois rassemblés tous ces résultats, une fiche de synthèse est dressée pour chacun des sols étudiés.

D) CARTOGRAPHIE

Un inventaire ne serait pas complet s'il ne débouchait sur une synthèse. Dans le domaine de la pédologie, comme dans celui de la géologie ou de la géobotanique, par exemple, la cartographie représente la meilleure méthode pour exprimer objectivement les résultats. En dehors des intérêts appliqués de la carte des sols dans le secteur de leur utilisation, l'élaboration de cette carte oblige à tenir compte de toutes les surfaces, des sols typiques comme de ceux qui ne le sont pas. Elle oblige également à préciser les classifications tant au

niveau des sols qu'à celui des types d'humus. Pour les sols de montagne, elle force à rechercher les premiers indices d'une évolution, à définir les premiers stades de celle-ci, c'est une « embryologie » des sols qu'elle permet d'établir.

La cartographie pédologique s'appuie sur la notion de série de sol, « ensemble présentant la même succession d'horizons génétiques développés dans un matériau originel de même nature et présentant une économie hydrique analogue ». Il faut de suite remarquer que ce concept est très différent de celui de série de végétation dont on retrouve les principes en pédologie sous le terme de chaîne de sols ou de catena. Les séries de sols correspondent sur le terrain à des unités-sol qui sont l'objet de la cartographie pédologique. Les principes de la méthode de cartographie des sols (JAMAGNE, 1967) qui ont été utilisés jusqu'à présent pour des zones de plaine ou de moyenne montagne sont en grande partie transposables pour les sols de haute montagne. Ils peuvent être complétés par l'emploi de profils pédogéographiques d'ensemble et l'établissement de catena-type complexe, définis récemment par DESAULES (1979). Il faut également signaler les possibilités actuelles de la cartographie automatique par ordinateur et dont LEGROS et BONNERIC ont exposé les principes (1979).

CONCLUSIONS

Les sols de montagne présentent un vaste domaine d'études qu'il semble possible d'aborder actuellement par des méthodes d'inventaire précises et une cartographie assistée ou non. En montagne la végétation naturelle couvre encore de vastes surfaces, aussi nous avons montré combien était intimement liées recherches phytogéographiques et pédologiques sur ces territoires. Aux séries de végétation dont la cartographie est considérablement avancée dans les Alpes françaises grâce aux travaux de l'école de Grenoble correspondent des chaînes dynamiques de sols. Quand on étudie les deux éléments parallèlement comme cela a été fait dans le cas des moraines glaciaires (J.L. RICHARD, 1973) on constate un retard considérable de l'évolution du sol par rapport à celle de la végétation, cela tient à la relative inertie des éléments minéraux à réagir aux conditions de milieu alors que les végétaux obéissent plus rapidement à leurs contraintes. La cartographie pédologique peut donc être fortement aidée par la cartographie des groupements végétaux. En généralisant à une écologie montagnarde globale, le milieu pourrait être découpé en « séries biogécénétiques » dont la reconnaissance s'appuierait sur l'étude de la végétation et du sol en incluant la faune et plus spécialement celle du sol. Les différents termes de ces séries correspondant au concept d'écosystème, conduiraient par transformations progressives à la réalisation d'un « biogéoclimax ». Les lois régissant les séries seraient alors à déterminer ce qui constituerait la finalité de l'écologie dynamique s'opposant à l'écologie descriptive actuellement pratiquée. Les pays de montagne représentent un des lieux où la diversité des conditions de milieu favorise ces études à condition de ne pas les figer en une comparaison trop hâtive avec les zones bioclimatiques qui ont servi trop souvent de référence.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Anonyme, 1979. - Les sols de montagne, aspects biologiques. *Annales de l'Université de Savoie*, IV, 70 p.
- BARTOLI (F.) et BURTIN (G.) 1979. - Étude de quatre séquences sol - végétation à l'étage alpin. *Doc. Cartogr. Ecol.*, XXI, 79-93.
- BONNERIC (Ph.) 1979. - *Conception et réalisation d'un système cartographique appliquée à la pédologie*. Mémoire Ingénieur CNAM, Montpellier, 108 p. et annexes.
- CABIDOCHÉ (Y.M.) 1979. - *Contribution à l'étude des sols de haute-montagne*. Thèse de spécialité, Montpellier, 152 p. avec bibliographie et annexes.
- Commission de Pédologie et de Cartographie des sols, 1967. - Classification des sols. 96 p.
- DESAULES (A.) 1979. - Zur Methodik der Bodenkartierung im mittleren Masstabsbereich am Beispiel der Region Bautiger (BE). *Bull. Soc. Suisse Pédologie*, 3, 3-16.
- DUCHAUFOUR (Ph.) 1976. - *Atlas écologique des sols du monde*. Paris, Masson, 178 p.
- GENSAC (P.) 1977. - Sols et séries de végétation dans les Alpes Nord-Occidentales (partie française). *Doc. Cartogr. Ecol.*, XIX, 21-44.
- GENSAC (P.) 1978. - Observations thermométriques de 1973 à 1976 dans le Parc National de la Vanoise. Conséquences biologiques. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, IX, 9-24.
- GENSAC (P.) 1979. - Les pelouses supraforestières du massif de la Vanoise. Contribution à l'inventaire et à l'étude écologique des groupements végétaux du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, X, 111-243.
- Informatique et Biosphère, 1971. - Glossaire de pédologie, description de l'environnement en vue du traitement informatique. Paris, 172 p.
- JAMAGNE (M.) 1967. - Bases et techniques d'une cartographie des sols. *Ann. agronomiques*, 18, hors série, 142 p. et cartes.
- LABROUE (L.) et TOSCA (C.) 1977. - Dynamique de la matière organique dans les sols alpins. *Bull. d'Ecologie*, 8, 3, 289-298.
- LEGROS (J.P.) et CABIDOCHÉ (Y.M.) 1977. - Les types de sols et leur répartition dans les Alpes et les Pyrénées cristallines. *Doc. Cartogr. Ecol.*, XIX, 1-19.
- LEGROS (J.P.) et BONNERIC (Ph.) 1979. - Modélisation informatique de la répartition des sols dans le Parc Naturel, Régional du Pilat. *Ann. Univ. Savoie*, IV, 63-68.
- Système de Transfert de l'Information pédologique et agronomique, 1979. - Dossier de description du profil pédologique en vue du traitement informatique. INRA, INRAT, 9 p.
- RICHARD (J.L.) 1973. - Dynamique de la végétation au bord du grand glacier d'Aletsch (Alpes suisses). *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 83, 3, 159-174.
- TRICART (J.) 1967. - *Le modelé des régions périglaciaires*. Traité de géomorphologie, II, 512 p.
- TRICART (J.) et CAILLEUX (A.) 1962. - *Le modelé glaciaire et nival*. Traité de géomorphologie, III, 508 p.

ANNEXES

**Annexe 1
Fiche de terrain**

ENVIRONNEMENT

N° station	Observateur		
Commune	Lieu dit		
Localisation	Altitude	Pente	Exp.
LITHOLOGIE	Surface affleurement	% blocs	% graviers
	Profondeur	Substrat	% terre fine
	Transformation		%
GEOMORPHOLOGIE	Forme	M. longitudinale	
	Dynamique	type d'action	
	Détails		
	Activités	Emplacement	
HYDROLOGIE	Humidité apparente		Caractère régime
	type régime		
	Accumulation	durée	cause
			forme
ENVIRONNEMENT HUMAIN			
	Utilisation	temps	Equipement
	Modification phytologique	Mod. hydrique	
	Détails		
	Tourisme		
RELEVÉ PHYTOSOCIOLOGIQUE			

INVENTAIRE DES SOLS DE MONTAGNE

Ident.	Profond.	Transition	Humidité	Couleur	Mat. Org.	efferv.	éléments grossiers		
							%	dimensions	nature

Mécanique						
Structure	Mobilité	Plasticité	friabilité	Racines	act. anim.	Remarques par horizon

Remarques

Type provisoire

Annexe 2 Glossaire LITHOLOGIE (Vanoise)

- Roches cristallines
Granite
- Roches métamorphiques
Quartzite, quartzo-phyllade, micaschiste, gneiss, migmatite, amphibolite, pyroxène.
- Roches sédimentaires cohérentes
Conglomérat, poudingue, calcaire pur, calcaire dolomitique, schiste, schiste calcaire, calcschiste, grès, grès calcaire, roche gypseuse, tourbe.
- Roches sédimentaires meubles
taille du constituant : blocaille, cailloutis, graviers, sable, limon, argile.
nature : calcaire, non calcaire, mixte,
forme : arrondie, anguleuse, mixte,
stratification entrecroisée, hétérogène.
- État de la roche
non transformée, peu transformée, moyennement transformée, très transformée.

Annexe 3 Glossaire GEOMORPHOLOGIE

- Versants
Morphographie longitudinale : concave, convexe, rectiligne, à replats, à chicots rocheux, à corniches rocheuses, dominé par une corniche rocheuse, irrégulier;
Dynamique : éboulement, foirage, coulée boueuse, terrassette, solifluxion laminaire, reptation, ruissellement diffus, ravineau, ravin, colluvionnement, cône de ruissellement concentré.
- Glacis
colluvial, d'épandage.
- Action fluviatile
chenal simple, anastomosé, banc médian, latéral, cône de déjection chaotique, régulier, plaine alluviale, d'épandage de débordement, levée de berge, de débordement, bras mort.
- Action karstique
lapiès nu, demi-nu, couvert, doline, dépression gypsique.
- Action glaciaire
surface raclée, drumlin, cirque, ombilic, auge, moraine de fond, arc morainique, dépression de culots de glace morte, dépôt d'obturation glaciaire, kame, dépôt proglaciaire.
- Action périglaciaire
coulée de gélifluxion, lavée par ruissellement, replat de cryoplanation, figures géométriques périglaciaires, vallon à fond plat, en berceau, dissymétrique.
- Action nivale
couloir d'avalanche, cône d'avalanche, moraine de névé.

Activité : forme active, héritée se survivant, stabilisée.

Emplacement : profil au fond de la forme, en bas, au 1/3 inférieur, à mi-hauteur, au 1/3 supérieur, au centre, au sommet, près du bord, loin des bords, en raccordement avec forme voisine.

Annexe 4 Glossaire HYDROLOGIE

- Humidité apparente : très sec, sec, assez sec, moyen, assez humide, humide, saturé, sursaturé.
- Régime hydrologique
Caractère : unique, dominant, complexe;
Type : de submersion, phréatique, influencé, semi-influencé, profond, sécheresse relative, contrôlé.
- Accumulation
Durée : submersion temporaire, semi-permanente, permanente.
Causes : pluie, fonte des neiges, exhaussement de nappe, débordement.
Forme de la submersion : par suintement, mouillère, source, cours d'eau, dépression limnique.

Annexe 5 Glossaire ENVIRONNEMENT HUMAIN

- Utilisation
aucune, utilisation agricole, pastorale, forestière, mixte;
actuelle, récente, ancienne;
à proximité usine, route, digue, habitat permanent, transitoire.
- Modification phytologique
aucune, friches, déboisement, défrichement, brûlis, reboisement, bocage, incendie accidentel.
- Modification hydrique
aucune, assainissement, ralentissement du drainage naturel, submersion dirigée, irrigation.
- Utilisation agricole
nature : fauche, production fourragère, vivrière, arboriculture, horticulture;
préparation du terrain : sans travail du sol, labour, défoncement, sous-solage, épierreage;
mode d'intervention : travail manuel, attelé, motorisé, mixte;
fumure : aucune, restitution animale, fumier, lisier.
- Utilisation pastorale
nature bétail : vaches laitières, génisses, moutons, chèvres, mixte;
surveillance : berger, chiens seuls, parcage;
construction : chalet, bergerie, halle (proximité ?);
traces de pâturage : récentes, anciennes, déjections, piétinement, dégradation de versant, broutement seul.
- Utilisation forestière
Mode d'exploitation : aucune trace, anarchique, taillis, futaie régulière, futaie jardinée, pré-bois, plantation.
Stade d'exploitation : coupe récente, ancienne, rase, semis, fourré, gaulis, perchis futaie.
- Impact touristique
forme : ponctuel, linéaire, zonal;
saison : hiver, été, mixte;
équipement : télési, télésiège, télécabine;
travail des pistes : aucun, modelage manuel, motorisé (largeur);
traces d'engin : aucune, légères, importantes, pistes (largeur);

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

voies de communication : routes goudronnées, empierrées, non entretenues, sentier (largeur, fréquentation);
chalet d'accueil : proximité, importance (nombre de lits).

- Impact industriel

émissions : poussière, fumées, fluor (indices de pollution).

Annexe 6

Glossaire PROFIL

Sont notés par horizon (un maximum de 6 horizons est prévu)

Identification : L, F, A₁, (A₁₁, A₁₂...), A₂, AB, B, Bh, Bfe, A/C, B/C, C.

Profondeur : en cm, point 0 entre F et A₁.

Transition : régulière ondulée, irrégulière, interrompue, nette (inf. à 3 mm), peu nette (sup. à 3 mm).

Humidité : sec, frais, humide, très humide, noyé.

Couleur : à l'état humide, gris, ocre, brun, jaune olive, pâle, foncé, très foncé (combinaisons).

Matière organique : débris, résidus décomposés, débris et résidus, humus, non organique.

Effervescence : nulle, faible, moyenne, forte, généralisée, localisée (matrice, squelette, éléments secondaires).

Éléments grossiers : % en volume,

dimensions : graviers, cailloux, pierres, blocs;

nature : voir glossaire lithologie.

Structure : particulaire, lamellaire, polyédrique, grenue, grumeleuse (taille).

Mécanique : meuble, peu compact, compact, très compact,

non plastique, peu plastique, plastique, très plastique,

non friable, peu friable, friable, très friable.

Racines : absence, isolées, abondantes (1/4 du matériel), très abondantes (sup. à 1/2).

Traces d'activité animale : peu nombreuses, très nombreuses, saturé.

Annexe 7

Glossaire TYPE PROVISOIRE

I - SOLS MINÉRAUX BRUTS

Sols minéraux bruts non climatiques

Sols minéraux bruts d'érosion : lithosols - régosols.

Sols minéraux bruts d'apport alluvial.

Sols minéraux bruts d'apport colluvial.

Sols minéraux bruts climatiques des déserts froids (Cryosols froids)

Lithosols des déserts froids.

Cryosols bruts inorganisés { Cryosols brut plan uni
Cryosol brut à microrelief.

Cryosols bruts organisés à réseaux de fentes en coin
à polygones de terre
à polygones de pierres
à pustule de boue
striés.

II - SOLS PEU ÉVOLUÉS

- Sols peu évolués à permagel
- Sols peu évolués humifères
 - Rankers à mor
 - à moder
 - à moder altialpin (ranker alpin)
 - Sols humifères lithocalciques (sols humo-calciques)
- Sols peu évolués non climatiques
 - Sols d'érosion régosoliques
 - lithiques
 - Sols d'apport alluvial Sol alluvial brunifié
 - Gley alluvial
 - Sol alluvial rendzinique
 - Sols d'apport colluvial Sol colluvial brunifié
 - Sol colluvial humifère acide
 - Rendzine colluviale

III - SOLS CALCIMAGNÉSIQUES

- Sols carbonatés
 - Rendzines Rendzines très humifères
 - Rendzines à très forte effervescence
 - Rendzines modales
 - Rendzines pauvres en calcaire fin
 - Xérendzines
 - Sols bruns calcaires Sol brun calcaire modal
 - Sol brun calcaire colluvial
 - Cryptorendzines dolomitiques
- Sols saturés
 - Sols bruns calciques (eutrophes) Rendzines brunifiées humifères
 - Rendzines brunifiées modales
 - Sols bruns calciques épais
 - Sols bruns calciques colluviaux
 - Sols humifères lithocalciques modal
- Sols gypseux
 - Sols gypseux rendziniformes
 - Sols bruns gypseux modal
 - à encroûtement gypseux
 - Sols humifères lithogypsiques

IV - SOLS BRUNIFIÉS

- Sols brunifiés des climats tempérés humides
 - Sols bruns Sol brun modal (eut. et mésotr.)
 - Sol brun acide (oligot.)
 - Sol brun ocreux
 - Sol brun ocreux humifère
 - Sol brun faiblement lessivé
 - Sols lessivés Sol brun lessivé
 - Sol lessivé modal
 - Sol lessivé acide
 - Sol lessivé podzolique

Eau utile :

capacité de rétention à pF 2,5

point de flétrissement à pF 4,2 méthode RICHARDS

Capacité d'échange et cations métalliques échangeables

par macération et percolation à l'acétate d'ammonium

dosage par spectrophotométrie de flamme pour Ca^{2+} , K^+ , Na^+

spectrophotométrie d'absorption atomique pour Mg^{2+} .

percolation au chlorure de calcium et dosage de la capacité d'échange par la méthode Kjeldahl.

II - ANALYSES PARTICULIÈRES

Carbonates : calcimètre BERNARD et pyrolyse

Azote minéral : méthode DROUINEAU et GOUNY

Oxyhydroxydes amorphes et cristallins : extraction TAMM et MEHRA-JACKSON

Cations échangeables au pH du sol : par percolation à KCl N

Eléments totaux : méthode JEANROY

Matière organique : méthode C.P.B. Nancy

Microstructures : lames minces.

ESQUISSE DE QUELQUES PARTICULARITÉS PHYTOGÉOGRAPHIQUES DE LA FLORE DU SUD-EST DE LA SAVOIE

par André TROTTEREAU (1)

Introduction	92
I. - Le milieu	92
II. - Etude floristique et biogéographique	97
Conclusion	110
Bibliographie	110

Résumé. - Après l'analyse des facteurs du milieu prédominants dans la région considérée (climat et climats locaux, particularités édaphiques), l'auteur met en évidence le rôle biogéographique important joué par les cols et les dépressions altitudinales. Ces secteurs furent certainement des voies privilégiées de réimmigration, lors de la période post-glaciaire würmienne, pour des éléments de la flore qui provenaient de territoires de refuge situés dans le sud de l'arc alpin. Cette hypothèse se trouve corroborée par la position actuelle de nombreuses espèces de haut intérêt floristique et phytosociologique.

Mots-clés : *Vanoise - Climats, sols de montagne - Orophytes - Flore glaciaire - Endémisme.*

Summary. - OUTLINES OF SOME PHYTOGEOGRAPHIC PECULIARITIES OF THE SOUTHEASTERN SAVOY FLORA.

After an analysis of the environmental factors (general and local climates, edaphic peculiarities), which predominate in the territory under consideration, the author points out the important biogeographic role played by the passes and depressions with altitude. These areas were certainly privileged routes of reimmigration, at the wurmian post-glacial times, for the floristic elements coming from the refuge territories of the south side of the Alpine arch. This assumption is confirmed by the location, at the present time, of numerous species of high floristic and sociological interest.

Key words : *Vanoise - Mountain climates, soils - Orophytes - Glacial flora - Endemism.*

(1) 364, rue de Vaugirard, F - 75015 Paris.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à M. AYMONIN, Sous-directeur au Muséum National d'Histoire Naturelle et à M. le Professeur BONNOT pour leurs encouragements dans la réalisation de cet article.

INTRODUCTION

La composition du riche tapis végétal de la partie sud-est de la Savoie (Haute-Tarentaise et Vanoise, Haute-Maurienne et Mont-Cenis) a retenu l'attention de nombreux auteurs tant en ce qui concerne la floristique que la phytosociologie, mais certaines particularités botaniques intéressantes de cette région ne sont mises en relief que par la phytogéographie, en ce qui concerne la flore alpine. Il s'agit ici de la *flore alpine* au sens large et non de la flore de l'étage alpin seul. Y sont donc comprises les flores des étages subalpin, alpin et nival, à l'exclusion toutefois des forêts de l'étage subalpin.

Les œuvres les plus marquantes sur la phytogéographie du sud-est de la Savoie sont les travaux de J. BRIQUET qui a inclus cette région des Alpes dans son travail classique de 1906 sur « *Le développement des flores dans les Alpes Occidentales avec aperçu sur les Alpes en général* », ceux de PERRIER de la BATHIE et SONGEON et ceux de G. BEAUVERD.

D'autres auteurs l'ont étudiée par analogie et comparaison avec la flore d'une autre région des Alpes. C'est le cas pour R. CHODAT (1894) dans ses « *Remarques de géographie botanique relatives aux plantes récoltées dans les vallées de Bagnes, de la Viège et du Simplon* ».

On pourrait citer d'autres travaux du plus grand intérêt comme ceux de CHRIST, CHABERT, MAGNIN, SAINT-LAGER, PETITMENGIN, VACCARI, R. CHODAT, PAMPANINI, WILCZECK, JACCARD, GUYOT, VIDAL et OFFNER, EVRARD et CHERMEZON, GAMS, BREISTROFFER, BRAUN-BLANQUET, OZENDA, AYMONIN, BONNOT, GEN-SAC. Enfin, certains auteurs tels que DE LITARDIÈRE, GUINIER, FOURCHY, etc., en s'attachant à l'étude de la répartition géographique de certaines espèces dans l'Arc alpin, ont été amenés à s'intéresser à leur répartition dans le sud-est de la Savoie. Il semble que la Haute-Tarentaise et la Vanoise aient été autrefois plus méconnues par nombre d'auteurs que la Haute-Maurienne et le Mont-Cenis. Mais la création du *Parc National de la Vanoise* et la publication des *Travaux scientifiques* édités par celui-ci ont permis de combler le retard pris dans la connaissance botanique de ces régions.

I. - LE MILIEU

1) LES INFLUENCES COMMUNES

Si les différentes régions naturelles qui forment le sud-est de la Savoie ou Savoie sud-orientale possèdent, chacune, quelques espèces qui leurs sont propres et dont nous verrons la répartition sur le terrain, il est cependant possible

de réunir, dans une même esquisse générale, leur flore alpine. En effet, les principaux facteurs qui ont influé sur cette flore, leur position géographique qui a permis la pénétration d'orophytes par diverses voies de migration, les facteurs climatiques, édaphiques et historiques (action des glaciations, migrations et réimmigrations des flores) ont exercé sensiblement les mêmes influences sur l'ensemble de ce territoire d'ailleurs relativement restreint.

Indépendamment de la diversité habituelle des climats locaux et des microclimats, on peut dire, qu'en gros, ces régions naturelles possèdent les composantes d'un climat de transition entre le climat nettement plus humide et plus froid des Alpes françaises du nord et celui plus chaud et plus sec du Briançonnais, bien que plus proche de ce dernier : pluviosité modérée et bonne insolation le caractérisent. C'est le climat de la zone intra-alpine avec ses variantes locales, étudié par de nombreux auteurs.

Toujours à l'actif des influences communes, on peut noter des conditions édaphiques caractérisées, pour l'ensemble du territoire considéré ici, par la grande diversité des terrains. Cette diversité est telle qu'on pourrait, comme PAMPANINI l'a fait pour une autre région des Alpes, parler de la « bigarrure du substratum » due à l'intrication et au morcellement des grandes unités géologiques qui composent cette partie de la zone intra-alpine.

Enfin, les facteurs historiques ont eu un rôle prépondérant dans la composition et la répartition de la flore alpine de la diton concernée ici. On peut remarquer à ce sujet que l'action destructrice de la période glaciaire würmienne a été assez diversement évaluée par les phytogéographes. Pour certains, cette destruction a dû être totale. Pour d'autres, une partie des espèces a pu se maintenir *in situ*. Mais la plupart des auteurs sont d'accord en ce qui concerne l'importance de la réimmigration post-glaciaire d'un grand nombre d'espèces en provenance de territoires-refuges, phénomène commun à l'ensemble du sud-est de la Savoie.

B) LES PARTICULARITÉS CLIMATIQUES

Les particularités climatiques des vallées de l'Arc et de l'Isère sont connues. Plusieurs auteurs ont publié des données climatologiques chiffrées qui permettent de comparer les principaux facteurs (températures, précipitations) du climat de ces deux vallées. La Maurienne, protégée des vents du nord (sauf la partie en aval de Saint-Jean-de-M.), est un peu moins froide et plus sèche que la Tarentaise. Sans entrer dans une étude détaillée du climat, qui n'aurait pas sa place dans cette esquisse, nous donnerons seulement ces quelques chiffres très significatifs (FOURCHY, 1952). Hauteurs annuelles de pluies (mm) d'après les données de l'O.N.M., 1941 :

Sainte-Foy-Tarentaise : altitude 1 057 m, moyenne annuelle 859 mm,

Modane : altitude 1 060 m, moyenne annuelle 641 mm.

Nous sommes loin des chiffres des Préalpes françaises du nord pour lesquelles R. BLANCHARD (1943) a pu noter dans le massif du Giffre, il est vrai

un des plus arrosés des Alpes Occidentales, et à Samoëns bien que seulement à 710 m, un total annuel de 1 521 mm. Dans les Alpes du nord appartenant aux massifs centraux, cet auteur donne pour Chamonix (1 030 m) : 1 324 mm, bien que cette localité soit abritée derrière la première rangée de ces massifs. Quant aux températures, la rigueur moindre des hivers dans la zone intra-alpine est bien connue, si l'on excepte quelques localités particulièrement mal exposées aux rayons solaires du fait de la topographie locale.

BRAUN-BLANQUET (1961) a noté pour les vallées substeppiques des Alpes internes et entre autres pour la Maurienne et la Tarentaise le déplacement vers le haut des isothermes et de la température qui entraîne une élévation des limites altitudinales de la végétation. Nous verrons plus loin que de nombreuses espèces atteignent en effet dans le sud-est de la Savoie leur altitude maximale. Toutefois il est probable que, pour cette partie de la zone interne des Alpes françaises, ce déplacement des isothermes vers le haut soit relativement modéré, de même que la diminution des précipitations aux altitudes élevées, ainsi qu'en témoigne l'importante surface de glaciers répartie sur l'ensemble de la dition. On commence à mieux connaître les températures en altitude pour la région. L'installation de plusieurs stations climatologiques entre 1 900 et 2 500 m a pu s'effectuer en 1973 grâce au *Parc National de la Vanoise* et récemment P. GENSAC (1979) a publié, en les commentant, les observations recueillies en 1974, 1975 et 1976.

Bien que la Maurienne soit une vallée plus sèche que la Tarentaise, la flore des massifs qui bordent ces deux vallées, de même que celle des montagnes du Pays de Vanoise, présente une relative analogie due, pour une part, à des caractéristiques climatiques voisines en altitude. Analysant et comparant ces flores, BEAUVERD remarque qu'elles « se distinguent moins par une composition floristique différente de ses éléments que par une combinaison autre de ses indices de fréquence ».

C) LES PARTICULARITÉS ÉDAPHIQUES

Nous avons évoqué « la bigarrure du substratum » en ce qui concerne les conditions de terrain. On peut dire à ce sujet que tous les géologues qui ont étudié la zone intra-alpine française du nord et plus spécialement la Maurienne et la Tarentaise ont noté la variété lithologique du substrat. Celle-ci tenant elle-même à la complexité de la structure géologique due aux charriages de diverses nappes qui sont venues envahir les éléments autochtones constituant les assises; le tout forme un ensemble bouleversé, morcelé, enchevêtré, dans un désordre parfois complet où l'érosion a joué un rôle des plus actifs.

Nous ne pouvons nous étendre sur ces faits. Remarquons toutefois, que malgré la relative simplicité apparente de certains secteurs de la carte géologique, il n'est guère de sommets, même parmi ceux qui semblent avoir la constitution géologique la plus homogène, qui ne comportent par places des roches de nature différente. Nous ne nommerons que quelques-unes parmi les plus fréquentes : gneiss, quartzites, schistes lustrés, schistes houillers, calcaires

compacts, cargneules, micaschistes, gypse, roches vertes, serpentine. Cette variété lithologique, en combinaison avec d'autres facteurs du milieu, trouve son expression botanique dans des contrastes entre paysages végétaux différents bien que souvent très voisins.

Nous retiendrons comme particulièrement intéressante la richesse et l'hétérogénéité de la flore en certains points de la nappe des schistes lustrés, d'une étendue importante en Savoie sud-orientale. Il s'agit des calcschistes sériciteux ophiolitifères en général de couleur grise ou parfois noirâtre, comme sur le versant sud de la Grande Sassièrè. Sur ces schistes lustrés on trouve parfois en mélange des espèces calciphiles et acidiphiles. Cela peut s'observer surtout sur la roche-mère presque nue recouverte d'une couche de terre humifère des plus minces. Il est possible aussi que dans ce cas, les phénomènes de concurrence très limités par un faible recouvrement favorise le mélange d'espèces habituellement séparées. Le fait important est la nature double des schistes lustrés dont les éléments quartzeux et calcaires (calcite) se présentent en lits séparés. Ainsi que l'a fait remarquer GENSAC (1970) « la faible compacité de la roche favorise la décarbonatation de surface » et les phénomènes périglaciaires (cryoturbation) en s'exerçant pleinement dans certaines zones renouvellent cette surface et permettent le développement de micro-groupements calciphiles ou acidiphiles. Ces faits sont surtout bien marqués dans les parties plates ou en faible pente aux altitudes élevées où la roche-mère possède une texture assez fine. C'est le cas pour certains points de l'Iseran et du Pays Désert. Nous n'avons pu noter comme ZOLLITSCH (1968 et 1969) l'a fait sur les schistes lustrés dans d'autres régions de l'Arc alpin, d'associations particulières appartenant à l'alliance *Drabion happeanae*, mais plus simplement une micromosaïque d'associations qui s'interpénètrent.

A propos de phénomènes périglaciaires, on sait qu'il existe dans la dition plusieurs zones à sol structuré. Une des plus caractéristiques et d'observation facile est au col de la Leisse, où à la limite des schistes lustrés et du trias on peut remarquer un sol à tendance polygonal sur terrain humide presque plat avec végétation de toundra particulièrement pauvre. Ce type de sol arctique, déjà étudié en Vanoise par GIGNOUX (1931), est rare dans les Alpes françaises et nous a paru intéressant à noter comme marquant dans certaines localités du sud-est de la Savoie l'intensité des phénomènes périglaciaires, lesquels jouent par places un rôle important dans la composition de la flore d'altitude.

D) PARTICULARITÉS HISTORIQUES

Réimmigration post-glaciaire de la flore orophile

Dans le compte-rendu de la Session extraordinaire de la *Société botanique de France* au Mont-Cenis en 1920, OFFNER a déjà esquissé ce qu'a dû être la réimmigration de la flore du sud-est de la Savoie à la période post-glaciaire würmienne. Divers auteurs avaient déjà reconnu l'importance qu'on pu avoir comme territoires de refuge les versants est et sud des Alpes Graies et les zones montagneuses du Piémont épargnées par les glaciations. La réimmigration en

provenance de ces territoires de refuge se serait faite par les cols et dépressions altitudinales entre le versant piémontais et les hautes vallées de l'Arc et de l'Isère et les massifs qui les bordent, à des périodes d'oscillations climatiques favorables. A cette réimmigration locale ont pu s'ajouter des courants migratoires d'origine orientale plus ou moins lointaine qui, trouvant des conditions favorables à certaines périodes post-glaciaires, implantèrent quelques espèces sarmatiques dans des niches écologiques conformes à leurs exigences climatiques et édaphiques (*Dracocephalum austriacum* en Vanoise, *Poa concinna* au Mont-Cenis et dans la vallée de la Maurienne, *Stipa pennata* en de nombreuses localités, divers *Astragalus*, etc.). Il est possible que des espèces sarmatiques provenant de migrations plus anciennes aient déjà été présentes dans les Alpes Occidentales lors de la glaciation würmienne et se sont trouvées aussi parmi la flore réimmigrée des territoires de refuge. Les deux possibilités ne paraissent pas s'exclure.

En ce qui concerne les oscillations climatiques favorables, d'après LE ROY LADURIE (1967), « le quatrième millénaire avant notre ère (entre - 4 000 et - 3 000) apparaît par excellence comme le millénaire ensoleillé, avec végétation optimale et glaciers très réduits ». Cette pulsion chaude maximale post-glaciaire a très probablement eu comme conséquence le dégagement temporaire de nombreux cols aujourd'hui recouverts par les glaces. Il est vraisemblable que c'est cette phase « optimale » au cours de la période dite « atlantique » qui dû être la plus favorable à la réimmigration des orophytes provenant des massifs de refuge ainsi qu'à l'expansion des plantes méridionales qui nous intéressent puisqu'elles pénètrent dans l'étage subalpin.

La phase dite « optimale » pourrait correspondre à la « période xéothermique » de BRIQUET, bien que celui-ci ait placé cette période plus près de la fin de la glaciation würmienne. Mais l'éminent botaniste genevois ne disposait pas, contrairement aux climatologistes modernes, des datations assez précises par le carbone 14. On peut noter que cette phase optimale n'exclut pas la possibilité d'autres phases déjà relativement chaudes au cours de la période « boréale » précédant la période « atlantique ». Elles auraient déjà permis le passage d'une partie des espèces venant des territoires de refuge. Ainsi que le remarque GUYOT (1934) à propos de la réimmigration transpennine entre la vallée d'Aoste et le Valais, il ne semble pas nécessaire de faire intervenir, comme l'a fait BRIQUET, une période « xéothermique ». Il est très probable qu'une légère différence de la moyenne annuelle des températures du Valais, du sud-est de la Savoie et de la zone intra-alpine dauphinoise a suffi pour faciliter le passage de certaines orophytes par les dépressions de la crête dorsale de l'arc alpin.

Quant aux courants migratoires sarmatiques, certains auteurs pensent que la fin de la période würmienne appelée parfois « subarctique », en tant que période sèche et froide, fut favorable à l'extension vers l'ouest des végétaux steppiques. Pour d'autres, la flore des steppes de l'Europe Orientale et des régions proches de l'Asie fut favorisée dans son extension dans les Alpes par le réchauffement progressif du climat. Il paraît logique de penser que, si certaines espèces sarmatiques furent en extension dès la fin de la période würmienne, d'autres, plus thermophiles, ne purent émigrer qu'avec le début d'une période moins froide. En ce qui concerne la réimmigration d'orophytes en provenance des massifs qui furent peu ou pas glacés situés à l'ouest et au sud-ouest, tels

que les bordures des Préalpes du Dauphiné, celle-ci ne peut être exclue entièrement, mais cette réimmigration ne paraît pas avoir eu pour la flore orophile un rôle comparable à la réimmigration en provenance des massifs de refuge piémontais. La distance, la topographie, le fait de ne trouver aucune localité intermédiaire qui devrait jalonner la réimmigration par cette voie d'assez nombreuses espèces et sous-espèces d'orophytes parmi les plus caractéristiques du sud-est de la Savoie, tout cela rend peu probable une telle voie de réimmigration. On peut noter pourtant que certaines subméditerranéo-montagnardes provenant vraisemblablement d'une réimmigration par le sud-ouest (voie rhodanienne) et possédant une certaine plasticité écologique, montent ici dans l'étage subalpin et certaines même à la limite inférieure de l'étage alpin. Citons en Haute-Maurienne, aux environs de Lanslebourg et de Termignon : *Scrophularia hoppei*, *Centranthus angustifolius*, *Arenaria grandiflora*, etc. En Haute-Tarentaise on peut trouver à l'adret de Val d'Isère, malgré un climat local rigoureux et la fréquence des gelées nocturnes estivales, *Minuartia rostrata* dans les éboulis calcaires exposés au sud. Enfin quelques espèces ont pu venir des Préalpes du nord, telles que *Gentiana clusii* qui essaime quelques localités de plus en plus rares en s'enfonçant vers le sud dans la zone intra-alpine, par l'axe de la vallée de l'Isère et ses ramifications.

II. - ÉTUDE FLORISTIQUE ET BIOGÉOGRAPHIQUE

A) L'ENDÉMISME DANS LE SUD-EST DE LA SAVOIE

On ne trouve pas, dans la dition concernée ici, de méga-endémiques, c'est-à-dire d'espèces à la fois isolées d'autres espèces du même genre et occupant une aire restreinte à l'exemple de certaines espèces des Alpes du sud, mais ces dernières furent en grand partie épargnées par les glaciations. Dans le sud-est de la Savoie, les migrations des flores dans les territoires de refuge auraient favorisé la dispersion des méga-endémiques qui auraient pu antérieurement exister dans cette région. Mais l'endémisme relatif est ici bien représenté par un certain nombre d'espèces à aire plus vaste, mais propres aux Alpes Occidentales. Parmi les plus notables de ces espèces, il convient de citer : *Avena sempervirens*, *Koeleria reuteri*, *Silene vallesia*, *Saponaria lutea*, *Viola heterophylla*, *Saxifraga valdensis*, *S. diapensioides*, *Primula pedemontana*, *Pedicularis cenisia*, *Gentiana schleicheri*, *Campanula cenisia*, *C. alpestris*, *Artemisia glacialis*, *Senecio uniflorus*, *Centaurea uniflora*, etc. Plusieurs de ces endémiques sont parmi les plus expressives de ce qu'on a pu appeler « l'alliance floristique Graies-Pennines », grâce à la similitude des flores de ces deux tronçons de l'Arc alpin, due pour une grande part aux mêmes vicissitudes historiques et en particulier à la réimmigration, au post-glaciaire, des flores venant des mêmes

territoires de refuge. En outre, les conditions climatiques et édaphiques sont presque identiques. On peut noter que certaines des espèces citées plus haut existent uniquement en France en Savoie sud-orientale.

Enfin, en ce qui concerne le micro-endémisme (variétés ou races locales dont beaucoup sont probablement d'origine écotypique), le sud-est de la Savoie apparaît comme particulièrement favorisé par nombre de taxons intéressants qui ont été trouvés depuis le début du siècle. Mentionnons plus spécialement les recherches de BEAUVERD, surtout celles publiées en 1927 et 1928. Plus récemment, d'autres variétés ont été découvertes, l'ensemble formant un contingent assez important dont l'étude complète, menée avec les moyens de la taxonomie expérimentale, permettrait souvent de vérifier la valeur. Ici, ces variétés ou races locales se trouvent fréquemment à peu de distance de populations de type normal, mais dans des niches écologiques différentes, ce qui rend possible des comparaisons pleines d'intérêt.

B) LES HYGROPHYTES NORDIQUES

Les nombreuses localités d'hygrophytes nordiques constituent une partie importante et originale des particularités phytogéographiques de la flore d'altitude de la région, et pour cette raison nous croyons nécessaire de nous étendre davantage sur ce sujet. Les espèces arctiques ou arcto-alpines des lieux humides existent dans d'autres localités des régions montagneuses de notre pays et notamment en Dauphiné. Cependant, les localités de la Savoie sud-orientale nous paraissent d'assez loin les plus nombreuses et les plus riches de France. On peut dire que ces espèces de l'élément boréal composent ici des groupements du plus haut intérêt phytogéographique et phytohistorique, et quelques localités comptent parmi les plus remarquables de tout l'Arc alpin.

L'élément boréal des lieux humides forme dans la Savoie sud-orientale des groupements glaciaires de marécages et de lacs d'altitude qui appartiennent pour la presque totalité aux groupements baso-neutrophiles de l'ordre *Caricetalia davallianae* Br. Bl. 1949. Les groupements acidiphiles du *Caricetalia fuscae* Koch 1926 sont très rares en raison de la présence presque constante, dans les hydroséries de la dition, d'un substrat plus ou moins carbonaté. L'ordre *Caricetalia davallianae* se divise, comme l'on sait, en deux alliances : *Caricion davallianae* Klika 1934 et *Caricion bicoloris-atrofuscae* défini par NORDHAGEN (1936). Cette dernière alliance, la plus significative quant à ses affinités nordiques par sa composition floristique, existe dans plusieurs localités aux abords immédiats des glaciers ou des torrents qui descendent de la crête dorsale de la chaîne sur le versant savoyard ou dans des localités situées sur les pentes des cols de ce versant. C'est le cas pour le vallon de la Sassièrre de Tignes dominé par le glacier et le col de Rhème-Golette, pour le vallon du Prarion dominé par le glacier des Sources de l'Isère et le col de la Galise, pour les localités de l'Arc supérieur avec les glaciers des Sources de l'Arc, des Evettes, du Vallonnet de Bonneval et plusieurs cols donnant sur le versant piémontais, pour le vallon de la Lombarde avec ses glaciers et le col de l'Autaret, etc. Si l'on

s'éloigne de la ligne de crête vers l'intérieur du pays de Vanoise on trouve d'autres localités de l'alliance mais très nettement appauvries, où manquent une partie des espèces caractéristiques.

Pour l'ensemble des hygrophytes nordiques, le rôle des territoires de refuge, au plus fort de la période glaciaire a dû être aussi prépondérant. Il paraît peu probable qu'elles aient pu se maintenir à l'intérieur de la chaîne sur des nunataks libres de glace. C'est peut-être possible, comme le pensent quelques auteurs pour certaines parties des Alpes, mais pour le sud-est de la Savoie cette thèse n'est pas satisfaisante. Les associations du *Caricion bicoloris-atrofuscae* sont situées (Pays de Vanoise, Alpes de Tignes et de Val d'Isère, Arc supérieur, Evettes, Lombarde, Mont-Cenis) sur des ombilics, des marges glaciaires, des terrasses fluvio-glaciaires qui ont dû être très tôt recouverts et tardivement libérés par les glaces, indépendamment d'un enneigement qui fut sans doute permanent aux périodes froides et humides telles que la phase I du Würm II (FURON, 1972), ceci aux altitudes relativement élevées où l'on peut les trouver actuellement. Certains quaternaristes admettent que la zone nivale permanente était très nettement plus basse qu'à notre époque. DE MARTONNE (1928) cite le chiffre de 1 200 m plus bas pour le système alpin dans la partie occidentale la plus englacée. Pour certaines espèces liées à d'autres habitats, telles que les Chasmophytes préférentielles ou obligatoires, leur survivance peut être envisagée dans des parois rocheuses entre la limite inférieure des neiges et les vallées remplies par les puissants glaciers dont nous voyons aujourd'hui si nettement les auges importantes qu'ils ont creusées.

Mais comment expliquer que les hygrophytes nordiques, dont nous savons les strictes exigences écologiques de certaines d'entre elles, aient pu trouver refuge dans des marécages nécessitant des creux de la topographie ou de faibles pentes en humidité permanente au-dessus de la chappe glaciaire ? Même dans les conditions actuelles offrant beaucoup d'emplacements possibles pour leur implantation, les hydroséries possédant les facteurs écologiques nécessaires sont rares. Rappelons que *Carex atrofuscae* Schkuhr, espèce peut-être la plus significative du *Caricion bicoloris-atrofuscae*, n'est connu que de sept localités dans les Alpes françaises dont deux que nous avons découvertes récemment dans la région Tignes-Val d'Isère. Toutes ces localités sont situées aux abords immédiats de la ligne de crête qui constitue aussi la limite entre les versants savoyards et piémontais. On trouve la même rareté pour cette espèce dans toutes les Alpes Occidentales ainsi que dans les Alpes Centrales et Orientales. Cette rareté n'est pas le fait du hasard, mais plus sûrement de la nécessité pour cette arcto-alpine de trouver des biotopes possédant une combinaison de facteurs rarement réunis, nécessaires à ses besoins écologiques.

La réimplantation au post-glaciaire des hygrophytes nordiques apparaît donc pour elles comme pour nombre d'espèces orophiles comme le résultat d'une réimmigration. Ces espèces ont dû trouver, pendant la dernière glaciation, aux faibles altitudes des étages collinéens ou montagnards des régions de piémont situées à l'est et au sud de la Savoie des hydroséries de diverses sortes convenant à leur implantation. Dans ces localités plus basses mais soumises au climat rigoureux du Würm, les conditions climatiques austères devaient se rapprocher de celles de leurs localités actuelles nordiques ou d'altitude.

On conçoit qu'elles n'aient pu, comme on peut le supposer pour d'autres Phanérogames, réimmigrer progressivement pour franchir les dépressions de la chaîne à des périodes d'oscillations climatiques favorables. On peut émettre l'hypothèse que l'émigration et la réimmigration ont pu être pour certaines espèces, et en particulier celles de l'élément boréal des lieux humides, facilitées par les déplacements de la faune et plus spécialement de l'avifaune, vecteur important parmi d'autres de dispersion des diaspores. Remarquons à ce sujet que BEAUVERD (1933), étudiant la flore de Val d'Isère, avait émis l'hypothèse qu'un certain nombre d'espèces appartenant à l'élément boréal ou scandinave surtout lacustre, pourraient devoir, la plupart étant ornithochores, leur réintroduction dans la région à des oiseaux migrateurs aquatiques.

En ce qui concerne les localités actuelles du *Caricion bicoloris-atrofuscae*, le bassin glaciaire des Evettes présente un cas intéressant. En raison de la topographie des lieux et en particulier la faible pente en aval du front du glacier, les difficultés du drainage alluvionnaire ont permis au limon de s'accumuler par places sans être emporté par les eaux de fonte et la végétation s'y est implantée, formant une toundra de type humide. Dans cette localité, certaines espèces appartenant aux deux associations de l'alliance *Caricion bicoloris-atrofuscae* ont été découvertes. Il s'agit notamment de *Carex atrofusca*, *C. microglochis*, *C. bicolor*, *Tofieldia pusilla*, *Juncus triglumis*. Il est certain que cette localité, sur une marge glaciaire à proximité du front du glacier, a été plusieurs fois depuis la fin de la glaciation würmienne recouverte par les crues glaciaires, notamment à une époque relativement récente, dans cette période du début du XVII^e siècle appelée par les climatologues « petit âge glaciaire » ou plus rigoureusement « stade de Fernau ». Rappelons que c'est à cette époque de climat très froid que plusieurs hameaux furent détruits dans la vallée de Chamonix par l'avancée de la Mer de Glace, dénommée à cette époque « Glacier des Bois », et par l'avancée du glacier d'Argentière jusque dans la vallée. Plus près de nous encore, la carte sarde levée en 1738 montre le bassin des Evettes rempli par les glaces.

On sait, par de nombreuses observations poursuivies sur d'assez longues périodes, que la végétation se réimplante rapidement sur les marges glaciaires récemment libérées par les glaces. Certaines espèces, telles que *Linaria alpina*, *Saxifraga oppositifolia*, *Poa alpina*, *Leucanthemum alpinum* entre autres, sont connues à ce sujet pour la promptitude de leur action pionnière. Mais les hygrophytes nordiques, par les difficultés de dispersion de leurs diaspores et leurs besoins écologiques complexes ont une dynamique de végétation tout à fait différente et sont certainement longues à pouvoir se réimplanter dans les emplacements paraissant favorables. Remarquons, de plus, que les espèces colonisatrices citées plus haut, existent dans presque tous les cas dans les environs immédiats, mais s'il s'agit, comme aux Evettes, d'espèces rares qui ne se trouvent pas dans le très proche voisinage, leur retour dans les hydroséries qui peuvent se former sur les marges glaciaires devrait être alors encore beaucoup plus long. Cependant, aux Evettes, cette période a été relativement courte et GAMS (1951) a pu noter des parvocariçales à espèces arctiques entre les moraines des années 1850 et 1920. Comment expliquer cette relative rapidité de réimplantation de l'élément boréal des marécages d'altitude ? Bien que sur une plus petite échelle dans l'espace et le temps on peut envisager

l'hypothèse d'une réintroduction zoogène et ceci nous donne une réponse plausible à cette question.

On notera qu'en Savoie sud-orientale, comme en bien d'autres régions de l'Arc alpin, ces phytocénoses si intéressantes à bien des égards sont menacées de disparition par la dégradation des milieux naturels. Le barrage de la Sassièrè a fait disparaître *Juncus arcticus* et *Eriophorum scheuchzeri*; le marécage de la Daille, bien connu des botanistes alpins, n'est plus qu'un souvenir. Celui, si riche de la Grande Croix au Mont-Cenis, où l'on pouvait observer l'évolution des associations du *Caricion bicoloris-atrofuscae* vers le *Salicetum caesio-arbusculae*, est sous les eaux du nouveau lac de barrage. Le bassin glaciaire des Evettes est menacé d'immersion par l'E.D.F. et récemment, GENSAC (1978) a dit son inquiétude pour les stations du Vallonnet de Bonneval. Les stations du lac naturel de Tignes sont en voie de disparition complète et celles du bord de l'Arc à Bessans subissent le même sort. On pourrait citer d'autres cas semblables dans toute la Savoie et les autres régions montagneuses de France.

C) POSITION GÉOGRAPHIQUE DE CERTAINES ESPÈCES DE HAUT INTÉRÊT FLORISTIQUE

Un très grand nombre d'espèces de la flore orophile sont répandues sur l'ensemble du sud-est de la Savoie, ce qui ne permet pas de distinguer plusieurs régions ou petites provinces floristiques différentes. Pour la plupart de ces espèces, les vicissitudes historiques resteront impossibles à préciser, les chemins de leur pénétration étant maintenant hypothétiques. Il est d'ailleurs possible, comme nous l'avons dit plus haut, que certaines aient pu se maintenir sur place dans des biotopes libres de glace.

Mais déjà au siècle dernier, quelques auteurs étudiant la flore de la Savoie, avaient remarqué que la richesse de la flore orophile augmentait notablement aux abords de la ligne de faite dorsale de l'Arc alpin, ce que depuis, les études des phytogéographes sur les massifs de refuge et sur le rôle biogéographique des cols ont pu expliquer. Ainsi, un certain nombre d'espèces sont restées cantonnées aux abords des cols qui ont constitué avec leurs versants autant de passages naturels, d'une part pour la réimmigration des espèces en provenance des massifs de refuge, et d'autre part pour l'avance des migrations sarmatiques. Notons que dans quelques rares cas il est possible de suivre depuis les cols de passage l'avance de certaines espèces vers l'intérieur de la Savoie sud-orientale.

Les espèces réimmigrées restées localisées aux abords des cols sont des plus intéressantes à divers égards pour la phytogéographie. Certaines sont à la limite absolue de leur aire dont le centre est situé dans les Alpes Centrales ou Orientales. D'autres forment des colonies très disjointes de leur aire principale. Enfin on remarque des endémiques des Alpes Occidentales ici à leur limite ouest ou nord. Toutes ces espèces sont souvent beaucoup moins rares au sud de l'Arc alpin ou certaines, telles que *Anemone halleri* ou *Saponaria lutea*, y sont

même abondantes. Pour *Saponaria lutea* par exemple, les montagnes voisines de notre dition situées dans le massif du Grand Paradis possèdent plus de vingt localités de cette saponaire peu commune (TOSCO, 1976).

Pour une recension succincte de ces espèces (sans l'élément boréal des lieux humides dont il a déjà été en partie question), nous prendrons comme limites : au nord le col du Petit-Saint-Bernard, au sud le col d'Ambin dans les montagnes de la rive gauche de l'Arc.

Les listes que nous donnons ne sauraient être exhaustives, certains cols et leurs abords n'ayant pas encore été visités par les botanistes et d'autres très sommairement. C'est le cas pour le col du Petit-Saint-Bernard. Ses abords sont peu connus et devraient faire l'objet de nouvelles recherches (2). Sur cette localité nous possédons pourtant les résultats des visites de PERRIER de la BATHIE et de VACCARI. C'est ce dernier, croyons-nous, qui découvrit aux environs du col *Saxifraga seguieri* Spreng., endémique des Alpes Centrales ici à l'extrême limite occidentale de son aire. En descendant vers le sud, sur 30 km environ de ligne de faite principale de la chaîne, nous trouvons toute une série de dépressions dont les principales sont les cols suivants : cols de Serre, de la Loui Blanche, de Tachuy, de la Sassièrre (de Sainte-Foy), du Mont, du Lac Noir, du Rocher Blanc. Nous n'avons trouvé que très peu de chose dans la littérature sur ces cols et leurs versants, seulement un compte-rendu succinct de PERRIER de la BATHIE sur une herborisation à l'est de Sainte-Foy - Tarentaise, et les résultats d'une visite de VACCARI au col de la Sassièrre. C'est dire que la flore de cette partie des Alpes Graies bordée à l'ouest par l'Isère, à l'est par la ligne de crête franco-italienne, est entièrement à reconnaître. Nous arrivons au col de Rhône-Golette à l'est de Tignes. Sur le versant savoyard, le glacier de Rhêmes-Golette donne naissance au torrent de la Sassièrre de Tignes, affluent de l'Isère. Le vallon de la Sassièrre est intéressant. EVRARD et CHERMEZON (1917 et 1918) ont donné un aperçu de sa végétation. Nous trouvons ici quelques espèces de grand intérêt :

- *Astragalus leontinus*, rare orophyte des Alpes Centrales à aire morcelée existant en diverses localités des Alpes Graies italiennes et remontant jusqu'à Courmayeur. Elle est à sa limite ouest non loin de là en Maurienne dans le secteur Leisse-Rocheure où elle pourrait avoir pénétré par le col de la Rocheure où PERRIER de la BATHIE la découvrit en 1856 ;

- *Sesleria ovata*, orophyte des Alpes Orientales, rarissime dans les Alpes Occidentales. Cette espèce a probablement disparue de sa station classique du col de l'Iseran (3), mais depuis quelques années, on en connaît une belle localité sur les pentes de la Tsanteleina ;

- *Crepis rhaetica* s'avance jusque dans la partie est de la Vanoise par les cols du Palet, de la Leisse, de la Vanoise et de la Rocheure. Plusieurs localités nouvelles ont été découvertes assez récemment dans la région de Tignes-Val

(2) Ces recherches devraient être favorisées par la reconstruction de la Chanousia entreprise en 1978 (note de la rédaction).

(3) GENSAC a retrouvé cette station en 1973 et y a effectué un relevé phytosociologique, *Sesleria ovata* était alors encore très développé (note de la rédaction).

d'Isère, notamment sur les pentes ouest de la Grande Sassièrè, de la Tsanteleina, du Pays Désert, ainsi que dans le vallon de la Rocheure;

- *Achillea moschata*, ici comme plus au nord dans le massif du Mont-Blanc, ne s'écarte guère de la ligne de faite entre Piémont et Savoie. Toutefois, depuis le vallon de la Sassièrè de Tignes, elle a franchi la dépression de la vallée de l'Isère et s'est implantée dans les massifs voisins de Bellecôte et du Mont-Pourri;

- *Artemisia borealis* est plus abondant depuis la mise en défens en 1973 du vallon de la Sassièrè vis-à-vis du pâturage des moutons transhumants;

- *Campanula alpestris* est ici dans une de ses localités les plus septentrionales connues actuellement en France. Cette campanule est assez commune non loin de là, sur le versant piémontais, en particulier dans la vallée de Cogne. Elle a, comme l'espèce précédente, quelques localités plus à l'ouest : Mont-Pourri, vallon de la Rocheure, Balmes d'Aussois;

- *Saxifraga diapensioides*, *Primula pedemontana*, *Gentiana utriculosa*, *Potentilla nivea*, sont encore à porter au crédit du col de Rhême-Golette en tant que voie de réimmigration.

Un peu plus au sud, les cols de la Galise, de la Louze, de la Vache, d'Oin, dominent les sources de l'Isère et le vallon de Prarion. Les espèces les plus remarquables ici sont :

- *Cortusa matthioli*, orophyte eurasiennè à aire très étendue bien que morcelée, ici à son extrême limite occidentale. Sa localité la plus proche des cols est presque aux sources de l'Isère, aux abords du sentier des Revers de Prarion. Descendant la vallée de l'Isère sur 24 km environ, ses localités assez nombreuses s'échelonnent jusqu'aux abords de Sainte-Foy-Tarentaise (plusieurs localités ont été découvertes récemment sur ce parcours);

- *Viola pinnata*, également espèce de l'Eurasie qui paraît s'être rarifiée depuis quelques années bien qu'on en ait découvert deux petites localités nouvelles dans la dition. Elle suit le cours de l'Isère mais ne descend que jusqu' autour de Tignes. Cette violette a plusieurs localités en Vanoise autour de Pralognan;

- *Potentilla frigida*, rare espèce présente à l'Iseran, au glacier des Fours et sur plusieurs cols élevés de la Vanoise;

- *Pedicularis recutita*, orophyte des Alpes Centrales et Orientales existant en plusieurs localités piémontaises, en particulier dans le Val de Rhêmes et remontant sur le versant sud de l'Arc alpin jusqu'au Val Vèni. Cette espèce pénètre un peu vers l'ouest jusqu'aux abords de la Vanoise. Notons que plus au nord dans les montagnes du Beaufortin, comme plus au sud en Dauphiné dans la vallée de Névache, elle reste localisée non loin des dépressions de la ligne de faite;

- *Gentiana schleicheri*, remarquable endémique des Alpes Occidentales qui paraît être une pseudo-vicariante géographique de *Gentiana terglouensis* des Alpes Orientales. Elle s'écarte peu vers l'ouest et se rarifie en traversant les montagnes de Val d'Isère jusqu'au pays de Vanoise.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

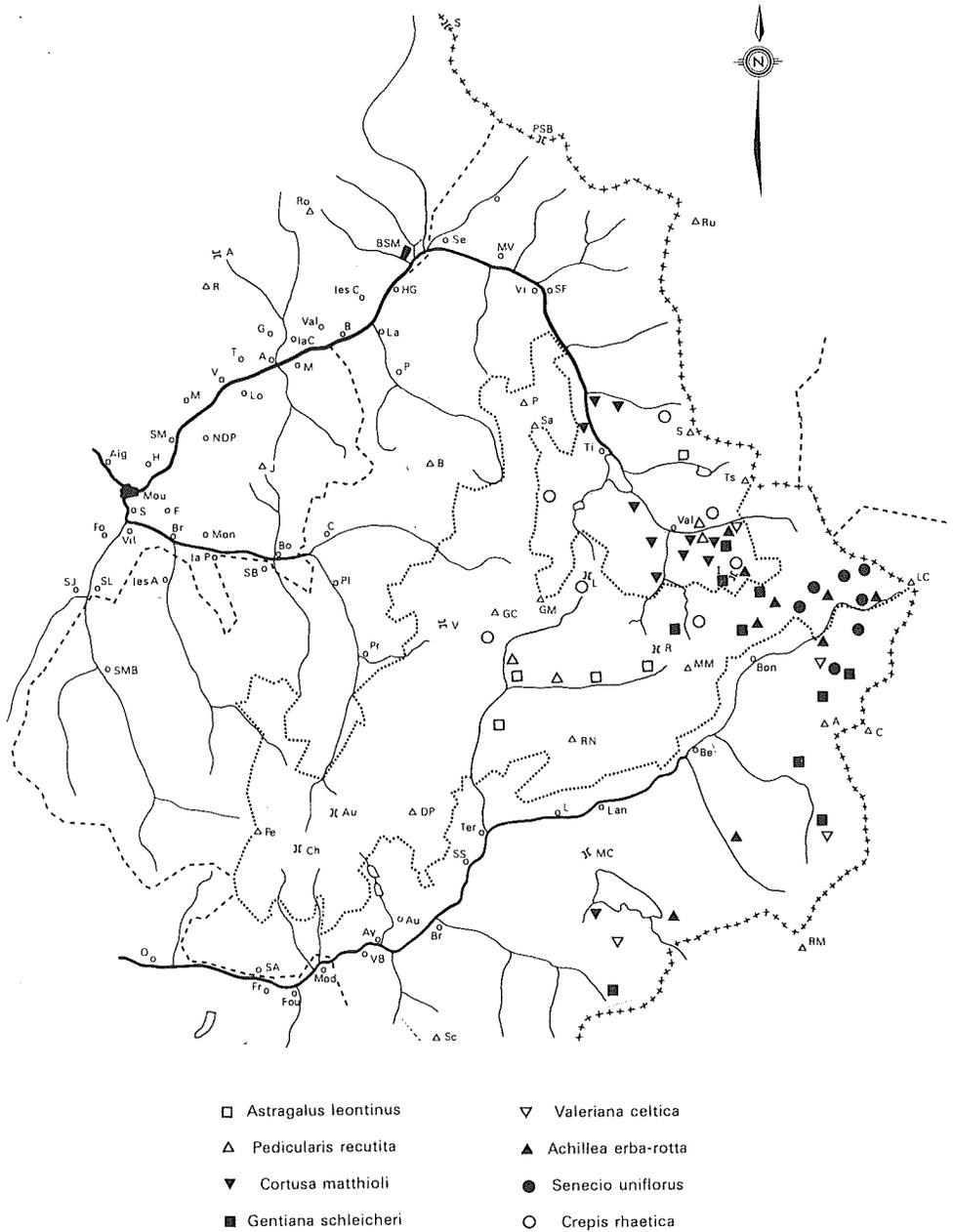


FIG. 1. - Localisation de certaines espèces caractéristiques de la Savoie sud-orientale.

Notons encore : *Sesleria ovata*, *Saxifraga dispensioides*, *Primula pedemontana*, *Gentiana utriculosa*, espèces déjà citées pour le vallon de la Sassièr, enfin *Astragalus foetidus*, espèce à nombreuses localités sur le versant piémontais.

En descendant vers le sud, nous rencontrons les cols qui dominent les glaciers de la haute vallée de l'Arc : Pas du Bouquetin, col du Carro, col Perdu, col Girard, col Martello. Nous trouvons aux abords de ceux-ci :

- *Senecio uniflorus*, endémique des Alpes Occidentales, ici l'espèce la plus insigne ayant franchi la crête frontière venant du Valsavaranche et de la vallée de Cogne. Pas plus qu'en Valais dans les vallées de Saas ou de Zermatt, où la réimmigration transpennine l'a ramenée, cette espèce ne s'écarte pas beaucoup des cols de faite ;

- *Valeriana celtica* ssp. *pennina* Vierh., comme au Mont-Cenis et dans le vallon de la Lombarde, ce rare taxon est tout à fait localisé ;

- *Gentiana ramosa*. Cette gentiane fut découverte il y a peu d'années aux Evettes et lors de la 91^e Session de la Société botanique de France au Mont Cenis en 1964 une localité a été trouvée au lieu dit « la Dhuis » par LEREDDE presque aux sources inférieures de l'Arc. BONNOT l'a trouvée récemment au Roc de Pareis. Enfin une localité très vaste, que nous avons découverte en 1974, existe vers le refuge du Carro (TROTEREAU, 1978) ;

- *Achillea herba-rota*, dans ses variétés *genuina* Heimerl. et *ambigua* Heim, reste ici comme en Dauphiné et dans les Alpes du Sud aux environs immédiats des cols.

Notons encore *Primula pedemontana* et *Saxifraga diapensioides* déjà cités.

Nous arrivons plus au sud au col de l'Autaret au fond de la vallée de la Lombarde. C'est ici que l'Arc alpin commence un changement de direction vers l'ouest avant de s'infléchir à nouveau vers le sud aux environs du Mont-Thabor. Comme pour bien d'autres, l'exploration botanique de cette haute vallée n'est pas complète. On y a déjà trouvé :

Potentilla multifida et *Cardamine asarifolia* ; cette dernière espèce, endémique des Alpes du Sud et des Apennins, se trouve ici dans sa seule localité connue en Savoie. *Gentiana schleicheri* et *Valeriana celtica* déjà cités ainsi que *Silene vallesia* sont présents à Avérole ou dans le vallon de la Lombarde.

Un peu au sud-ouest, les cols voisins de la Resta et de Novalèse sont au fond de la vallée du Ribon. Cette vallée abrite plusieurs espèces de haut intérêt :

- *Saxifraga valdensis*, endémique piémontaise qui a pénétré un peu sur le versant savoyard, est ici dans une de ses trois localités connues dans le sud-est de la Savoie. Cette espèce s'hybride dans cette station avec *S. diapensioides* déjà cité. *Campanula alpestris*, *Gentiana schleicheri*, *Astragalus foetidus* existent aussi dans cette vallée encore mal connue.

Nous arrivons au Mont-Cenis, passage capital pour les réimmigrations post-glaciaires en raison de sa faible altitude. Par cette brèche importante de nombreuses espèces ont dû réimmigrer des massifs de refuge piémontais. Notons d'abord à propos du Mont-Cenis qu'il n'y a nulle part dans toutes les Alpes, et peut-être ailleurs aussi, de localité où un si grand nombre d'espèces

ont été citées une fois et non revues depuis. Il conviendrait, avant de se prononcer sur la présence de toutes ces espèces, d'attendre que l'immense cirque que constitue le plateau du col et les montagnes qui l'entourent soient explorés plus à fond. Bien que visité depuis plus de deux siècles par les botanistes, il reste sans doute là encore des parties à voir ou à revoir. Remarquons que parmi les espèces citées autrefois et non revues, certaines existent sûrement très près du col sur le versant sud et dans les montagnes proches bordant la vallée de la Doire Ripaire, aux environs de Suse. Comme exemple, notons entre autres : *Saxifraga pedemontana* citée autrefois par plusieurs auteurs, dont la présence serait possible au Mont-Cenis. Bien qu'elle y soit très rare, cette espèce existe en Suisse, ayant franchi les cols de faite auprès desquels elle est restée localisée. Elle existe aussi sur le versant français de quelques cols des Alpes du Sud.

Les espèces les plus notables au Mont-Cenis sont :

- *Poa concinna*, rare espèce sarmatique présente aussi à basse altitude dans la vallée de l'Arc (une localité nouvelle au-dessus de Lanslevillard);
- *Saponaria lutea* : orophyte ouest-alpin, sa localité du bord du lac est maintenant sous les eaux du nouveau barrage;
- *Cortusa matthioli*, déjà citée pour la Haute-Tarentaise, localité en partie immergée;
- *Anemone halleri*, espèce à affinités sarmato-pontiques a eu sa localité en partie détruite par la construction de la nouvelle route du col;
- *Viola heterophylla*, endémique des Alpes Occidentales et des Apennins qui ne franchit la ligne de faite qu'ici et dans un seul point des Alpes du Sud.

Et parmi les espèces déjà citées rappelons :

- *Potentilla multifida*, *Saxifraga diapensioides*, *S. valdensis*, *Valeriana celtica* ssp. *pennina*, *Gentiana utriculosa*. Cette gentiane, bien que non trouvée au col même, existe sur les versants savoyard et piémontais. Parmi les localités mauriennaises de cette espèce, notons une localité récemment découverte au-dessus de Lanslevillard.

Plus à l'ouest, les cols du Clapier et d'Ambin ont été les points de passage pour :

- *Matthiola fruticulosa* ssp. *vallesiaca*, redescendu sur le versant savoyard jusque dans la vallée de l'Arc à Bramans, Aussois, Termignon, etc.;
- *Saponaria lutea*, dans le vallon de Savine descendant du col du Clapier;
- *Cardamine plumieri*, rare dans les vallons de Savine et d'Ambin;
- *Silene vallesia*, déjà cité à Avérole. Notons que *Sempervivum gaudini* aurait été trouvé autrefois sur le versant français du col du Clapier par PERRIER de la BATHIE, mais non revu, croyons-nous, depuis longtemps. Cette espèce existe sur le versant piémontais assez près du col pour que nous ayons cru devoir la mentionner.

Cette liste d'espèces réimmigrées appelle quelques commentaires. Remarquons qu'elles occupent, sur le versant savoyard, trois sortes de positions :

1) des localités situées tout à fait à proximité des cols de passage ; c'est le cas le plus fréquent avec *Sesleria ovata*, *Viola heterophylla*, *Valeriana celtica*, *Senecio uniflorus*, etc. ;

2) d'autres espèces ont formé *grosso modo* une petite aire aux sorties des thalwegs des cols. On peut citer : *Gentiana utriculosa*, *G. schleicheri*, *Viola pinnata*, *Crepis rhaetica*, etc. ;

3) enfin une espèce, *Saxifraga diapensioides*, dessine une aire en bande étroite mais presque continue longeant la ligne de faite sur le versant savoyard et paraissant être réimmigrée par de nombreuses dépressions altitudinales où les roches carbonatées existent.

Nous n'avons pu citer certaines espèces, connaissant mal leur aire de répartition au sud de l'Arc alpin. Il s'agit, entre autres, de *Calamagrostis villosa*, *Phyteuma halleri*, *Ligusticum adonidifolium*, *Gentiana orbicularis*, etc. D'autres encore, dont le statut taxonomique nous paraît moins assuré : *Astragalus gerardi*, *Pinguicula leptoceras*, *Achillea morisiana*, etc. Nous n'avons pas retenu non plus quelques espèces telles que *Gentiana purpurea* qui peuvent être, soit des espèces réimmigrées puisque existant sur le versant piémontais, soit venues, après la fin des glaciations, des Alpes du nord où elles trouvent leur maximum d'abondance.

On remarquera enfin que nous n'avons pas fait mention de trois espèces des plus intéressantes qui nous ont paru constituer des cas particuliers. Deux d'entre elles sont dans des localités situées à une certaine distance des cols de faite. Il s'agit de *Dracocephalum austriacum* et *Horminium pyrenaicum*. La troisième est *Linnaea borealis* qui, bien qu'existant dans les Alpes de Tignes non loin des cols, nous paraît bien un cas à part.

- *Dracocephalum austriacum* est une remarquable et très rare sarmatique trouvée voici peu d'années au cœur du pays de Vanoise (TROTEREAU, 1967), mais dont les voies de réimmigration sont effacées. Nous n'avons pu relever dans la bibliographie de localité de cette espèce dans les Alpes Occidentales sur le versant sud de l'Arc alpin. Nous ne pensons pas cependant que cette espèce sub-steppe relative thermophile, ainsi qu'en témoignent certaines de ses localités de l'Europe Orientale, ait pu se maintenir *in situ* pendant la période würmienne ; d'autres localités connues, telles que celles de l'auge glaciaire du Rhône, nous paraissent d'ailleurs assez indiquer sa venue, soit dans un courant migratoire sarmatique post-glaciaire, soit par une réimmigration en provenance d'un territoire de refuge, celui-ci restant inconnu.

- *Horminium pyrenaicum*, genre ancien monotypique dont l'aire de distribution dans les Alpes Occidentales est assez sporadique, est abondant en plusieurs points de la vallée des Allues, vallée plus éloignée dans l'intérieur du pays de Vanoise. Cette Lamiacée existe sur le versant méridional de l'Arc alpin d'où elle a pu réimmigrer sur le versant nord dans les Alpes Valaisannes où elle trouve son terminus septentrional. S'est-elle maintenue *in situ* dans sa localité savoyarde, reste peut-être d'une aire très anciennement plus homogène et étendue ? Ou a-t-elle réimmigré des massifs de refuge comme ce serait le cas en Suisse ? Toute réponse à ces questions reste problématique.

— *Linnaea borealis* existe avec certitude en quatre localités (4) dans le sud-est de la Savoie. Nous avons revu ces dernières années la Linnée dans ses localités de Pralognan, Champagny et Tignes (deux localités à Pralognan dont une découverte en 1971, dans le massif de la Portetta). Dans ses localités savoyardes, comme dans toutes celles des Alpes, la Linnée est implantée dans un type de phytocénose qui varie très peu d'une station à l'autre. Ses strictes exigences écologiques ôtent beaucoup de probabilité à l'hypothèse d'une réimmigration. Plante sylvatique dans les Alpes, elle rampe sur un tapis de mousses et de lichens sous la strate des Ericacées, dominée elle-même par les résineux. Dans ces conditions, le transport des graines par courant aérien paraît aussi très peu probable. Dans les Alpes, la Linnée semble d'ailleurs se reproduire uniquement par les ramifications de sa tige rampante. La possibilité d'une survie dans quelque niche écologique favorable, à l'abri des glaces, peut être envisagée. Plante très résistante au froid, elle aurait pu ainsi endurer une longue période glaciaire.

Pour terminer la question des réimmigrations, capitale pour la phytogéographie de la région, notons qu'il est possible que les phénomènes de ventilation aient pu jouer un certain rôle. Il est très probable que la lombarde, vent d'est venant de l'Adriatique, qui après avoir traversé la plaine du Pô déferle sur la Haute-Maurienne et la Haute-Tarentaise grâce à la minceur de la barrière montagneuse, ait pu transporter certaines diaspores en provenance du sud et du sud-est de l'Arc alpin.

D) POSITION ALTITUDINALE DE QUELQUES ESPÈCES

Nous avons cité BRAUN-BLANQUET à propos du déplacement vers le haut des isothermes et de l'élévation des limites de la végétation dans la zone intra-alpine savoyarde. D'autres auteurs et en particulier le climatologiste BENEVENT, les géographes ALLIX et ONDE ont aussi étudié le relèvement des limites d'altitude de la végétation dans la zone intra-alpine des Alpes françaises. BLANCHARD (1943), dans son grand ouvrage sur les Alpes Occidentales, a résumé les travaux de ces auteurs en y ajoutant un apport personnel.

Bien que la présente esquisse ait surtout pour but de rendre compte de quelques particularités phytogéographiques concernant les orophytes, il nous a paru intéressant de faire mention de plantes qui, hôtes habituels des plaines et des parties basses des montagnes, viennent se mêler aux espèces subalpines et alpines, grâce à ce que BLANCHARD (1943) a pu appeler « les faveurs du climat intra-alpin » et contribuent ainsi à l'enrichissement du tapis végétal des régions supérieures.

(4) Une cinquième localité très vaste a été découverte sur le versant sud du Plan de Tueda dans la vallée des Allues (note de la rédaction).

Voici quelques cas parmi les plus expressifs :

Cystopteris regia, 2 900 m aux environs de l'Iseran; *Carex rostrata*, 2 480 m à la Sassièrè de Tignes; *Lilium croceum*, 2 000 m aux environs de Bellecombe; *Convallaria maialis*, 2 100 m à Pralognan au-dessus de la forêt; *Epipactis latifolia*, 2 150 m sur le versant sud du Petit-Mont-Blanc; *Orchis sambucina*, 2 200 m au Mont-Cenis; *Chenopodium rubrum*, au-dessus de 2 000 m à Val d'Isère; *Cypripedium calceolus*, en Vanoise au-dessus de la limite de la forêt à plus de 2 000 m; *Caltha palustris* à la Lenta vers 2 450 m, à la Sassièrè à 2 300 m; *Minuartia rostrata*, à 2 150 m, sur les déclivités steppiques dominant à l'adret Val d'Isère; *Actea spicata*, à 2 150 m en Haute-Maurienne; *Corydalis solida*, à 2 200 m au nord du lac de Tignes; *Arabis pauciflora*, à plus de 2 100 m à Pralognan; *Lathyrus pratensis*, vers le col du Petit Mont-Cenis à 2 200 m; *Gentiana cruciata*, 1 750 m à Pralognan, etc.

Ces altitudes sont parmi les plus hautes relevées dans les Alpes françaises.

D'autre part, on peut remarquer ici, comme dans d'autres régions des Alpes internes, la montée de certaines subalpines vers l'étage alpin, ou encore d'espèces alpines vers la zone nivale. Ce qui est moins banal, ce sont les altitudes parfois extrêmes atteintes par certaines d'entre elles : *Botrychium lunaria*, 2 650 m à Pralognan, le record probable à Zermatt, au Riffelsee à 2 750 m; *Sparganium affine* à plus de 2 500 m, au lac de l'Ouillette à Val d'Isère; *Sesleria ovata*, 2 850 m sur le versant sud de la Tsanteleina; *Eriophorum scheuchzeri* à 2 760 m au plan des Nettes, versant sud de la Tsanteleina, station probablement la plus haute des Alpes françaises, le record à Zermatt dans un petit étang des Lychenbretter à 2 900 m; *Cortusa matthioli*, 2 200 m à Val d'Isère au lieu dit « les Sounières Derrière »; *Veronica allionii* et *Scutellaria alpina* à plus de 2 700 m à la Tsanteleina; *Gentiana tenella*, 2 850 m versant sud de la Tsanteleina; *Artemisia borealis*, 2 320 m dans les Alpes de Tignes.

Ces altitudes atteignent ou dépassent parfois les plus hautes connues dans les Alpes Occidentales.

En ce qui concerne la flore de l'étage nival, les altitudes relativement modestes des plus hauts sommets de la Savoie sud-orientale ne permettent aucune comparaison avec les maximums atteints par la végétation phanérogame sur les sommets de plus de 4 000 m de la zone intra-alpine des Alpes du Valais. On connaît pourtant de façon certaine la présence de *Saxifraga oppositifolia* à près de 3 700 m sous le sommet de la Tsanteleina. Nous ne doutons pas que des recherches à ce sujet feraient apparaître d'autres cas semblables dans la région et d'ailleurs à peu de distance, dans le massif du Grand Paradis italien, VACCARI (1911) a pu trouver une douzaine d'espèces montant jusqu'à près de 3 800 m sous le sommet de la Grivola (3 969 m).

CONCLUSION

Nous avons esquissé ce que les positions géographiques d'un certain nombre d'espèces remarquables du sud-est de la Savoie doivent aux phénomènes de réimmigration post-glaciaire, en liaison avec le rôle biogéographique des cols. Cette réimmigration d'espèces aux exigences écologiques les plus diverses fut très probablement facilitée par l'hétérogénéité des substrats, celle-ci étant commune aux deux versants de la ligne de faite de cette partie de l'Arc alpin.

Quant aux positions topographiques de certaines espèces, le climat général des Alpes internes en combinaison avec des microclimats favorables a permis aux altitudes élevées le peuplement de niches écologiques accueillant nombre d'entre elles dont l'habitat est normalement situé nettement plus bas.

En outre, bien que le cadre de cette esquisse ne nous ait permis de citer qu'un nombre restreint d'espèces, on aura cependant pu remarquer la diversité et la richesse de la flore de cette partie de la Savoie qui supporte la comparaison avec d'autres régions des Alpes réputées à cet égard.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANDIER (L.) et GASQUEZ (J.) 1978. - Contribution à l'étude phyto-écologique et floristique du vallon de la Rocheure (Parc National de la Vanoise). *Boissiera*, **27**, 153 p.
- AYMONIN (G.) et BONNOT (E.J.) 1973. - Tarentaise-Maurienne (itinéraire phyto-écologique et étude du milieu alpin). Itinéraires commentés et notices botaniques. Stage Biol. vég. alpine, Ecole Normale Supérieure, 49 p., 5 cartes.
- BEAUVERD (G.) 1927. - Résultats d'une campagne d'herborisation dans le massif de la Vanoise. *Bull. Soc. bot. Genève*, 2^e s., **19**, 355-358.
- BEAUVERD (G.) 1930. - Polymorphisme de quelques plantes du massif de la Vanoise. *Ibid.* 2^e s., **22**, 439-464.
- BEAUVERD (G.) 1931-1932. - Les Alpes de Val d'Isère et les particularités de leur flore. *Ibid.* 2^e s., **24**, 223-239.
- BLANCHARD (R.) 1938. - *Les Alpes Occidentales*. Tome I, *les Préalpes françaises du Nord*. 1943, tome III, *Les Grandes Alpes françaises du Nord*. Arthaud, Grenoble, Paris.
- BONNOT (E.J.) 1964. - Excursion botanique et phytogéographique Maurienne - Tarentaise - Mont-Cenis. *Lab. bot. Fac. Sc., Dijon*, 1 fasc.
- BONNOT (E.J.) et AYMOUNIN (G.) 1966. - Mont-Cenis, Haute-Maurienne. Itinéraires et notice botanique. Stage Biol. vég. alpine, École Normale Supérieure, 42 p.
- BRAUN-BLANQUET (J.) 1923. - *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de la France*. Lhomme, Paris. Berr. et Cie, Zurich.

- BRAUN-BLANQUET (J.) 1954. - La végétation alpine et nivale des Alpes Françaises, in Étude botanique de l'étage alpin. VIII^e Congr. Int. Bot. Paris, 26-96. Bayeux. R. Colas. et S.I.G.M.A., Montpellier, Comm. n° 125, 96 p.
- BRAUN-BLANQUET (J.) 1961. - Die inneralpine Trokenvegetation von der Provence bis zur Steiermark. G. Fischer, Stuttgart, 273 p.
- BREISTROFFER (M.) 1960. - Supplément sommaire au catalogue des plantes vasculaires de Savoie. 85^e Congr. Soc. sav., 359-376.
- BRIQUET (J.) 1906. - Le développement des flores dans les Alpes Occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. Congr. int. Bot. Vienne, 1905, 130-173.
- BRIQUET (J.) 1907. - Les réimmigrations post-glaciaires des flores en Suisse. Soc. helv. Sc. nat. 1, 112-113.
- CASTELLI (L.) 1952. - Stations nouvelles de *Sesleria ovata* et de *Crepis raetica* en Tarentaise. Bull. Soc. bot. France, 99, n° 4-6, p. 167.
- CHABERT (A.) 1859. - Étude sur la géographie botanique de la Savoie. *Ibid.* 6, 291-295.
- CHABERT (A.) 1860. - Esquisse de la végétation de la Savoie. *Ibid.* 7, 565-579.
- CHODAT (R.) 1894. - Remarques de géobotanique relatives aux plantes récoltées dans les vallées de Bagnes, de la Viège et du Simplon. *Ibid.* 41, CCLXXVIII-CCX.
- CHODAT (R.) 1923. - L'endémisme alpin et les réimmigrations post-glaciaires. *Verh. Naturforsch. - Ges. Basel* 35, 69-82.
- EVARD (F.) et CHERMEZON (H.) 1917. - Sur la flore de la Haute-Tarentaise. Bull. Soc. bot. France, 64, 163-202.
- EVARD (F.) et CHERMEZON (H.) 1918. - La végétation de la Haute-Tarentaise. *Ibid.* 65, 153-209.
- FIORI (A.) 1925-1929. - *Nuovo flora analitica d'Italia*. Firenze.
- FOURCHY (P.) 1952. - Écologie du mélèze, particulièrement dans les Alpes françaises. *Ann. Ecole Nat. Eaux et forêts, Nancy*, tome XIII, fasc. 1, 137 p.
- FOURNIER (P.) 1946. - *Les quatre flores de la France*. Lechevalier, Paris.
- FURON (R.) 1972. - *Éléments de paléoclimatologie*. Vuibert, Paris.
- GAMS (H.) 1925. - Remarques sur le développement post-glaciaire des Alpes et de l'avant pays alpin. Bull. Murithienne XLII, 164-168.
- GAMS (H.) 1951. - Note complémentaire sur les Evettes et de l'Ouille du Midi. Bull. Soc. bot. France, 98, 100-101.
- GAUSSEN (H.) 1951. - L'histoire des migrations des plantes depuis le tertiaire. *Ibid.* 98, 21-27.
- GENSAC (P.) 1974. - Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc National de la Vanoise et des régions limitrophes. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise*, IV, 232 p.
- GENSAC (P.) 1978. - Les marais baso-neutrophiles (*Caricetalia davallianae* Br.-Bl., 1949) du massif de la Vanoise. *Saussurea* 2, 143-158.
- GIGNOUX (M.) 1931. - Les sols polygonaux dans les Alpes et la genèse des sols polaires. *Ann. Géogr.*, 40, 610-619.
- GUYOT (H.) 1921. - Contribution phytogéographique sur le versant méridional des Alpes Pennines. Bull. Soc. bot. Genève, 13, 185-216.
- GUYOT (H.) 1934. - Phytogéographie du Valais et de la vallée d'Aoste. Bull. Murithienne LII, 16-35.
- JACCARD (P.) 1895. - Catalogue de la flore valaisanne. *Nouv. Mém. Soc. Helv. Sc. nat.* 34.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- JACCARD (P.) 1900. - L'immigration post-glaciaire et la distribution actuelle de la flore alpine dans les Alpes. *Arch. Sc. phys. math.* Genève.
- LE ROY LADURIE (E.) 1967. - *Histoire du climat depuis l'an mil.* Flammarion, Paris.
- LITARDIERE (R. de) 1933. - Contribution à l'étude biogéographique de quelques graminées de l'élément oriental dans les Alpes de Savoie et du Dauphiné. *Ass. franç. Avanc. Sc.*
- MAGNIN (A.) 1893. - *Végétation des Alpes Françaises*, 1-34 et 73-137 in FALSAN : *Les Alpes françaises.* Baillière, Paris.
- MARTONNE (E. de) 1928. - Conditions physiques du peuplement des hautes montagnes. *Soc. Biogéogr.*, **26**, 9-15.
- NORDHAGEN (R.) 1936. - Versuch einer neuen Einteilung der subalpin-alpinen Vegetation Norwegens. *Bergens Mus. Arb. Naturvidenskap. rekke* 7.
- OFFNER (J.) 1909. - Les territoires de refuge de la flore alpine. *Ann. Géogr.*, **18**, 362-364.
- OFFNER (J.) 1920. - Esquisse botanique de la région du Mont-Cenis. *Bull. Soc. bot. France*, Session extraordinaire, **63**, p. XXV-XXVII.
- OZENDA (P.) 1964. - Documents pour la carte de la Végétation des Alpes, Vol. 2, Grenoble.
- PAMPANINI (R.) 1903. - Essai sur la géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sud-orientales, Fribourg.
- PERRIER de la BATHIE (E.) 1917. - *Catalogue raisonné des plantes vasculaires de Savoie. Départements de la Savoie et de la Haute-Savoie, plateau du Mont-Cenis.* Paris, Léon Lhomme Edit., 2 vol.
- PETITMANGIN (M.) 1907. - Aperçu sur la géographie botanique de la Maurienne et de la Tarentaise. *Bull. Acad. int. Géogr. bot.*, **218**, 310-338.
- POLUNIN (N.) 1967. - *Éléments de géographie botanique.* Gautier-Villars, Paris.
- ROUGERIE (N.) 1967. - *Biogéographie des montagnes.* C.D.U., Paris.
- ROUY (G.) et FOUCAULT (J.) 1893-1913. - *Flore de France.*
- SCHROETER (C.) 1926. - *Das Pflanzenleben der Alpen.* Raustein A., Zurich.
- TOSCO (U.) 1973, 1976, 1977. - Catalogo floristico del Parco Nazionale del Grand-Paradiso. *Webbia* 28, 30, 31. Firenze.
- TROTTEREAU (A.) 1967. - *Dracocephalum austriacum* L. dans le massif de la Vanoise. *Monde des Pl.*, **354**, 12-13.
- TROTTEREAU (A.) 1978. - *Gentiana x schroeteri* Wettst. dans le Parc National de la Vanoise, hybride nouveau pour la flore française. *Trav. sci. Parc nation. Vanoise* IX, 53-57.
- VACCARI (L.) 1900. - La continuità della flore delle Alpi Graie interno al Monte Bianco. (Contribuzione allo studio della geografia botanica della valle d'Aosta) *Nuovo Giorn. bot Ital.*, n.s., **7**, 127-153.
- VACCARI (L.) 1900. - Catalogue des plantes de la vallée d'Aoste. *Ibid.*, **7**, 129-153.
- VACCARI (L.) et WILCZEK (E.) 1909. - La vegetazione del versante meridionale delle Alpi Graie Orientali. *Ibid.*, 179-231.
- VILMORIN (R. de) et GUINET (C.) 1951. - Haute-Maurienne. *Bull. Soc. bot. France* **98**, 97-103, 78^e Session extraordinaire : « Coupe botanique des Alpes, du Tyrol à la France ».
- ZOLLITSCH (B.) 1968, 1969. - Zahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und tiere. 33 : 100-121, 34, 168-205.

AGARICALES DE LA ZONE ALPINE GENRE *ALNICOLA* KÜHNER

par Robert KÜHNER (1)

Résumé. - Descriptions détaillées de quelques *Alnicola* trouvés à proximité de divers *Salix* au-dessus de la ceinture à *Alnus viridis*. *A. tantilla* (Favre), trouvé une seule fois par son auteur, parmi *Salix herbacea* en Suisse, a été retrouvé dans une station de la haute vallée de l'Arc, en compagnie de *Salix reticulata* et de *S. retusa*. *A. bohemica* est signalé pour la première fois de la zone alpine, plus précisément en Suisse, parmi *Salix herbacea* et *Polytrichum norvegicum*.

Deux nouvelles espèces : *A. chamiteae* et *A. cholea*. Comme les insipides *A. chamiteae* et *A. tantilla*, le très amer *A. cholea* appartient à la même stirpe que *A. amarescens*, une espèce que nous n'avons jamais rencontrée au-dessus de la brousse à *Alnus viridis*. *A. cholea* diffère de *A. amarescens* par ses spores plus grandes, avec papille apicale plus différenciée. *A. chamiteae* diffère de *A. tantilla* par ses spores moins longues, plus amygdaliformes et par sa forte odeur de *Pelargonium*; c'est de loin l'espèce la plus répandue, notamment en Vanoise.

Summary. - AGARICALES (BASIDIOMYCÈTES) OF THE ALPINE ZONE.
GENUS *ALNICOLA* KÜHNER.

Accurate descriptions are given of some species of *Alnicola* found in proximity of *Salix* species, over the *Alnus viridis* girdle. *A. tantilla* (Favre), found only once by its author, among *Salix herbacea* in Switzerland, has been found in French Alps, with *Salix reticulata* and *S. retusa*. *A. bohemica* (Vel.) is reported for the first time over the timber line, from Switzerland, among *Salix herbacea* and *Polytrichum norvegicum*.

Two new species : *A. chamiteae* and *A. cholea*. As the tasteless *A. chamiteae* and *A. tantilla*, the very bitter *A. cholea* belongs to the same stirps as *A. amarescens*, a species we have never found over the *Alnus viridis* girdle. *A. cholea* differs from *A. amarescens* by larger spores with a differentiated apical papilla. *A. chamiteae* differs from *A. tantilla* by shorter, more almond shaped spores and by a strong smell (as crushed leaves of *Pelargonium*); it is by far the most wide-spread species, in Vanoise among others.

Comme le rappelle la dénomination générique choisie, les espèces typiques d'*Alnicola* sont étroitement liées aux Aunes. Si l'on en trouve en plaine, sous *Alnus glutinosa*, on en trouve plus haut, sous d'autres espèces d'*Alnus*, et il

(1) Département de Biologie végétale. Université Claude Bernard, Lyon I, 43 Boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

semble que toutes nos espèces françaises soient représentées dans la brousse à *Alnus* (*Alnobetula*) *viridis*. Bien qu'elles soient particulièrement abondantes dans cette brousse et que celle-ci touche la zone alpine, nous ne les décrivons pas dans les lignes qui suivent, ayant publié leurs descriptions autrefois (1926, 1931). Nous nous bornerons donc ici à l'étude d'*Alnicolas* qui, étant liées à des Saules, peuvent s'élever dans la zone alpine proprement dite. Ces espèces se répartissent de façon très naturelle en deux stirpes : la stirpe *Amarescens* et la stirpe *Bohemica*. La stirpe *Amarescens* appartient au sous-genre type *Alnicola*, qui comprend aussi toutes les espèces des Aunes; comme nombre de ces dernières, les espèces de la stirpe *Amarescens* présentent des poils marginaux de forme caractéristique, renflés inférieurement, contractés au-dessus en un bec très grêle (forme dite « en poil d'ortie »). La stirpe *Bohemica* correspond au sous-genre *Salicicola*, dont aucune espèce ne possède de poils marginaux de ce type.

Les spores des *Alnicola* ne différant en rien de celles des *Hebeloma*, on peut être tenté, comme nous l'avons proposé récemment (1978), d'abaisser *Alnicola* au rang de sous-genre d'*Hebeloma*. Des diverses stirpes d'*Alnicola*, les stirpes *Amarescens* et *Bohemica* sont celles qui se rapprochent le plus des *Hebeloma* par le fait qu'à la surface du chapeau se rencontrent des hyphes grêles, de 5-6 à 2-4 μm de large, longuement cylindriques ou filiformes. Si, par les caractères des poils marginaux des lames, les espèces de la stirpe *Amarescens* se différencient nettement des *Hebeloma*, il n'en est pas de même des espèces de la stirpe *Bohemica*; ces dernières se distinguent des *Hebeloma* avant tout par le fait que, sur toute la surface du chapeau, la couche du revêtement située sous la couche d'hyphes grêles a une structure très régulièrement celluleuse, le contour de chacune de ses cellules apparaissant régulièrement circulaire sur les scalps.

I. - SOUS-GENRE *ALNICOLA*

STIRPE *AMARESCENS*

INTRODUCTION

Alnicola amarescens (Quélet) Singer, qui est, selon son auteur, un champignon à chair fade puis très amère, venant dans les anciennes charbonnières des forêts de la plaine, n'a jamais été signalé en zone alpine mais, d'après nos observations, le *Naucoria* (*Alnicola*) *tantilla* Favre, que son auteur avait récolté à 2 500 m d'altitude dans le Parc national suisse des Grisons est étroitement apparenté à *A. amarescens*, ce que FAVRE n'avait pas reconnu, peut être parce qu'il ne connaissait pas personnellement cette dernière espèce, qu'il ne signale

nulle part des Grisons, pas même à l'étage subalpin, et certainement parce que *A. tantilla*, tel que décrit par lui, diffère de *amarescens* par sa chair insipide et par son habitat, sur tapis de *Salix herbacea*.

D'après nos observations dans la zone périphérique du Parc national de Vanoise, *A. amarescens* n'est pas un champignon strictement carbonicole; c'est plutôt un champignon lié à des essences ligneuses qui sont les premières à s'installer sur un sol brûlé, en particulier certains Saules, *S. caprea* notamment, ce qui atténue considérablement la différence d'habitat entre *A. amarescens* et *A. tantilla*.

A. tantilla est apparemment une espèce rare. FAVRE, son auteur, ne l'avait vue qu'une fois (dans le Parc national suisse des Grisons). Des Alpes françaises nous ne la connaissons que d'une seule station de la haute vallée de l'Arc, où nous l'avons cueillie deux années consécutives. Avant ces récoltes, nous déterminions *A. tantilla* le champignon beaucoup plus répandu, mais apparemment encore non décrit, que nous appelons aujourd'hui *A. chamiteae*; nous le faisons en dépit de divergences entre les notes de FAVRE relatives à la première de ces espèces et les nôtres relatives à la seconde. En particulier, alors que FAVRE déclarait inodore son *A. tantilla*, dans la plupart de nos nombreuses récoltes de *A. chamiteae* nous avons été frappé par une fine odeur pélagoniée, du moins sur carpophores sectionnés ou froissés. Nous pensions que cette différence pouvait n'être qu'apparente, l'odeur pélagoniée ayant pu échapper à FAVRE, soit parce que son unique récolte était constituée de carpophores minuscules (la largeur du chapeau ne dépassant pas 8 mm, la longueur du stipe 21 mm) soit parce que ce Mycologue n'était pas aussi sensible que nous à une odeur de ce type; en effet, s'il l'a parfaitement perçue chez l'*Inocybe* qu'il a nommé pour cette raison *Inocybe geraniodora*, qu'il avait récolté une trentaine de fois en zone alpine, il ne l'avait pas notée pour l'*Inocybe* considéré par lui comme var. *alpina* de *fastigiata* dont elle est pour nous l'une des meilleures caractéristiques différentielles, ceci bien qu'il l'ait vu presque aussi souvent que *I. geraniodora*. Nous avons très nettement perçu cette même odeur de *Pelargonium* sur des *A. amarescens* de la zone sylvatique, même sur des carpophores carbonicoles. Il est remarquable que l'odeur de *Pelargonium* de *A. amarescens*, qui nous avait frappé dès nos débuts en Mycologie, alors que nous l'avions qualifiée d'acide, ait échappé, non seulement à QUÉLET, auteur de l'espèce, mais encore à BATAILLE, son disciple, à BOUDIER, à HEIM et ROMAGNESI et à bien d'autres. Sur les trois descriptions inédites de l'espèce qui figurent dans les notes de notre ami M. JOSSERAND, seule la dernière mentionne une odeur fruitée (synonyme d'après ce Mycologue de notre ex odeur acide); les deux plus anciennes précisent « inodore ».

Attirons l'attention de Mycologues sur le fait qu'il ne faut pas se contenter de « flairer » les carpophores de l'extérieur; il est essentiel, surtout si les carpophores sont petits, de les fragmenter et de rechercher l'odeur sur tout un ensemble de fragments placés sur une feuille de papier, au besoin de le faire à plusieurs reprises, c'est-à-dire non seulement aussitôt après la fragmentation, mais encore après une ou quelques minutes, car, chez plusieurs espèces à odeur pélagoniée, celle-ci s'accroît quelques minutes après la section. Notons encore que, pour les petits carpophores de zone alpine, il faut apprécier l'odeur du

champignon soigneusement séparé de son substratum, certaines mousses ou certains humus moussus alpins dégageant eux-mêmes une odeur pélargoniée.

Si les carpophores de *A. chamiteae* du *Salix herbaceae* sont nettement moins larges et surtout moins élevés que ceux de *A. amarescens* de la zone sylvatique, ils le doivent certainement en partie à leur habitat haut-alpin, car, dans les parties de la zone alpine au climat un peu moins rude, par exemple dans certaines stations à *Salix reticulata* et *retusa*, nous avons rencontré, non seulement des carpophores de dimensions très réduites, mais aussi des carpophores se rapprochant par leurs dimensions, notamment par la longueur relativement grande de leur stipe, de certains carpophores de *A. amarescens*.

Les caractères microscopiques de *A. amarescens* qui, hormis ceux des spores et des cystides, n'ont jamais été décrits rapprochent tellement *A. chamiteae* et *A. tantilla* de *A. amarescens* que la limite entre cette dernière espèce et les deux autres est loin d'être évidente. C'est pourquoi nous estimons indispensable, avant d'étudier nos récoltes de zone alpine de cette stirpe, de décrire deux récoltes de *A. amarescens* faites dans la partie sylvatique de la zone périphérique du Parc National de la Vanoise.

Alnicola amarescens (Quélet) Romagnesi

A) RÉCOLTE CARBONICOLE

DESCRIPTION

Chapeau 16 mm, *conique*, à peine striolé au bord, *brunâtre-ocré*, Mu. 8.5 YR 6/6; Expo. vers 64 D; M.P. 12 B à C7, un peu plus foncé au sommet, mat, mais sensiblement glabre.

Chair mince, imbue.

Stipe 55 × 2-2,2 mm, égal, pâle-sale en haut (Mu. 2.5 Y 9/4; M.P. vers II B 2), *progressivement de plus en plus brunâtre-bistré inférieurement*, Mu. 10 YR 6.5/3; M.P. vers 12 B 5, la base devenant bistre noirâtre au froissement, finement poudré de blanc en haut sous la loupe mais *densément aranéofibrilleux apprimé sur presque toute sa longueur*. Il n'y a aucune trace de zone cortinale et on passe insensiblement de l'aspect prumineux du sommet à l'aspect aranéofibrilleux noté plus bas; d'ailleurs la région aranéofibrilleuse, submate à l'œil nu, apparaît plus ou moins floculeuse sous la loupe binoculaire. Le pied est fistuleux à chair gris miel clair en haut.

Lames subespacées, ventruées, leur partie postérieure ascendante semblant profondément arrondie-sinuée, *brunâtre clair* en masse (Mu. I Y 8/4; M.P. vers II B 5, ? + 10 B2).

En coupe, odeur pélargoniée. Saveur très vite franchement amère.

Spores (am.) $8,2-10 \times 5-5,7 \mu\text{m}$ (moyenne $9,1 \times 5,4$), de face ovoïdes, de profil en amande, ponctuées, très distinctement, mais finement à très finement, légèrement aspérulées en coupe optique.

Basides à 4 stérigmates.

Poils marginaux (am.) innombrables, de $38-42 \mu\text{m}$ long, à partie inférieure ventrue-fusifforme ou renflée $\times 7-10 \mu\text{m}$, brusquement contractés au-dessus en un bec égal ou un peu atténué de la base, $\times 3 \mu\text{m}$ au sommet, $\times 1,7-2 \mu\text{m}$; il arrive que le bec soit plus réfringent.

Sur le stipe, des poils ventrus, à bec, analogues aux poils de l'arête des lames.

Revêtement piléique (scalp) montrant un lacis rayonnant d'abondantes hyphes cylindracées, $\times 2-5 \mu\text{m}$, souvent ruguleuses. En variant la mise au point, on voit des articles, également radiaires, mais bien plus gros, $\times 11-19 \mu\text{m}$, courts.

Chair piléique régulière, à base d'articles $\times 7-15 \mu\text{m}$, pas très longs. Hypoderme assez différencié, à articles plus volumineux, $\times 18 \mu\text{m}$, mais encore nettement oblongs dans le sens radial.

Dans l'épicutis, plusieurs articles « en pipe », couchés avec une extrémité plus ou moins redressée (brièvement) ou formant de courts poils claviformes.

Trame des lames régulière, à base d'articles $\times 11-18 \mu\text{m}$.

Boucles probablement constantes, présentes au pied des basidioles ainsi qu'aux hyphes, grêles comme grosses, de la trame des lames et du stipe.

HABITAT ET RECOLTE

Sur un tapis de *Funaria hygrometrica*, sous un *Salix caprea*.

Vanoise : Glaietan, en face de La Jairaz, 18-8-61 (K. 61-13), vers 1 000 m, 1 seul carpophore.

B) RÉCOLTE NON CARBONICOLE

DESCRIPTION

Chapeau 10-22 mm, d'abord conique avec l'extrême bord un peu retombant et la marginelle à peine subtilement incurvée, s'ouvrant chez l'adulte et tendant à devenir convexe, le centre restant saillant en large cône plus ou moins obtus, très légèrement striolé au bord ou souvent pas du tout, quand imbu brun-ocre, Mu. 6.5 YR 5/6, avec le sommet souvent un peu plus foncé, 5 YR 4/6, hygrophane, pâlisant à partir du disque et par bandes rayonnantes jusqu'à devenir cannelle ou ocre-fauve, Mu 8 à 9 YR 6/8, lorsque imbu pratiquement glabre ou densément scabriuscule, mais seulement sous la loupe, et encore subtilement.

Chair, mince, sauf au centre.

Stipe 24-42 × 1,2-2 mm, subégal, chez le jeune entièrement miel pâle, Mu. 2.5 Y 7.5/3, restant pâle en haut, miel blanchâtre, 2 à I Y 7.5/4, mais *devenant très rapidement bistré*, Mu. 7.5 YR 3/2, à partir de la base et sur la plus grande partie de sa longueur, avec le sommet distinctement pruneux sous la loupe, mais seulement sur une courte hauteur; sur la plus grande partie de sa longueur le pied est en effet densément *voilé d'un fibrillum très étroitement appliqué longitudinalement, aérifère*, jaunâtre sale, Mu. 10 YR 6/5. Le pied est étroitement fistuleux, à chair de plus en plus foncée de haut en bas, jusqu'à bistre obscur, Mu. 2.5 Y 8/4 - 10 YR 6/5 - 7.5 YR 4/4, 4/6, 3/4, 3/2.

Lames d'abord nettement serrées, puis seulement de façon moyenne à subespacées, 1 = 3, assez larges, ventruées en arrière ou franchement sinuées, adnées, d'abord *blanchâtres puis beige brunâtre sale*, Mu. 9 YR 6.5/4.

Odeur acide pélargoniée en coupe. Saveur vite très amère.

Spores (am.) 10-10,7 × 5,7-6,2 μm, (moyenne : 10,4 × 6), obtusément amygdalaires ou subamygdalaires, à peine ruguleuses en coupe optique, mais de face densément ponctuées, finement, mais franchement, à 2 noyaux.

Basides à 4 ou 2 stérigmates.

Arête des lames (am.) stérile par des poils de 33-38 μm, à partie inférieure plus ou moins ventruée ou ventruée-fusiforme, × 5-8 μm, contractés ou atténués en un bec grêle, égal ou lui-même atténué jusqu'à l'extrémité non capitée × 1,5-1,7 μm. Sur le stipe, il y a des « poils d'ortie » analogues aux poils de l'arête des lames.

Revêtement piléique (v.) à base d'hyphe grêles, × 3-4 μm, cylindriques ou un peu clavées au bout, rugueuses-aspéruées de pigment pariétal-incrustant. On trouve un peu partout de nombreux bouts libres × 10-13 μm, *piriformes ou brièvement claviformes, redressés*; plusieurs de ces bouts libres ne constituent que l'extrémité dilatée et redressée d'une hyphe couchée, grêle, à paroi jaunâtre, aspéruée; d'autres sont des diverticules de l'extrémité distale d'articles intercalaires; *par places ces bouts libres enflés sont fasciculés*, ce qui explique l'aspect scabriuscule de revêtement piléique examiné à la loupe.

Souvent on voit facilement, par simple variation de mise au point, sous les hyphes cuticulaires grêles des articles bien plus gros, × 19-25 μm, peu allongés, ventrus, claviformes, etc.

Sur la coupe radiale, ces articles tranchent sur ceux de la chair, qui est régulière, subincolore, aux articles × 14-15 μm, assez allongés, par le fait qu'ils sont plus gros, plus courts, plus irrégulièrement disposés et jaunâtres.

Boucles probablement à toutes les cloisons, vues au pied des articles de l'hyménium, aux hyphes de la trame des lames, aux grosses hyphes du chapeau et aux hyphes grêles, moyennes ou grosses du stipe.

HABITAT ET RÉCOLTES

Sur la terre, avec un Saule *buissonnant*, resté indéterminé. Talus supérieur de la route du Praz de St Bon à la Choulière, 6-9-64 (K. 64-12) avec *Hebeloma mesophaeum*. 1 100 m.

Une troupe d'une quinzaine de carpophores.

OBSERVATIONS

La presque verticalité du talus sur lequel fructifiait le champignon exclut toute possibilité de croissance sur une ancienne charbonnière.

Alnicola chamiteae, sp. nov.A) CARPOPHORES CROISSANT DANS LES TAPIS DE *SALIX HERBACEA*

DESCRIPTION

Aucun voile sous-tendu n'a été vu sur de jeunes carpophores dont le bord du chapeau était encore tout proche du stipe.

Chapeau 3-12 mm, *obtusément conique*, avec le bord initialement recourbé en direction des parties inférieures du stipe, puis retombant, *non strié*, même lorsque imbu, *brun havane à brun cannelle, roux foncé*, Mu. 5 à 6.5 YR 4/6 ou 7.5 YR 5/4, 5/6, parfois plus foncé en haut, 5 YR 3/3, et plus ocracé à la marge, Mu. 10 YR 6.5/6, pâlissant en séchant à partir du disque par pinces radiaires peu frappants (loupe !); lorsque déshydraté brun-jaune à brunâtre ocré, Mu. 7.5 à 8.5 YR 5.5/6 - 10 YR 7/6. Quand imbu le chapeau est glabre, tout au plus scabriuscule ou finement pruneux sous la loupe.

Chair mince, sauf au centre.

Stipe 8-13 à 10-20 × 0.5-1.7 mm, faiblement atténué de bas en haut ou égal, en haut ocracé puis ocre roussâtre, cannelle, Mu. 10 YR 6/5, 6/6, *devenant à partir de la base de plus en plus brun-fauve, brun-ombre*, 7.5 YR 4/4, 3/4, 3/3 - 6.5 YR 4/4, souvent entièrement imbu, montrant cependant parfois, sous la loupe, des fibrilles longitudinales aérifères, *couvert sur toute sa longueur d'une pruite très dense, même en bas*, mais subtile car très basse, même sous l'objectif × 2.5 du microscope, fistuleux.

Lames moyennement à peu serrées, 1 = 1-3, profondément arrondies ou émarginées au stipe, étroitement adnées, brunâtre sale Mu. 10 YR 6/4, 6/5.

En coupe, odeur acidule-pélagronnée très forte. Sous la dent on perçoit aussi le parfum acide, mais la saveur elle-même devient tout au plus acidule; elle rappelle parfois un peu celle de *Lepista nuda*; *elle n'est jamais amère*.

Spores (am.) 10.5-12-(13.7) × (6)-6.5 - 7 μm, en moyenne 11.4-11.8 × 6.6-6.7 μm, de face elliptiques, de profil en amande allongée ou en pépin, mais obtuses. *Le sommet ne montre aucune trace de papille*; la paroi y est toutefois moins colorée et peut être un peu plus mince, mais, si amincissement il y a, il est léger et très progressif; *paroi*, de face, densément mais très finement ponctuée à subtilement mouchetée, *en coupe optique sublitse ou faiblement ruguleuse*.

Arête des lames stérile par des poils ventrus ou fusiformes, 30-38 × 6-10 μm, à bec plus ou moins atténué, cylindracé vers l'extrémité très grêle × 1.7-2 μm.

Cystides présentes jusqu'à la base du stipe, où plusieurs peuvent avoir la paroi rembrunie, avec col obtusément cylindrique $\times 2.5-3.5 \mu\text{m}$; il arrive que les plus basales soient extraordinairement allongées, flagelliformes.

Revêtement piléique comprenant des hyphes radiaires à base d'articles plus ou moins courts, par ex. $30-55 \times 18-26 \mu\text{m}$, au-dessus desquelles se trouve *un lacis disjoint d'hyphes grêles*, $\times 5-5.5 \mu\text{m}$, à paroi incrustée de pigment brun-jaune; *l'article terminal de ces hyphes grêles est souvent renflé-claviforme à l'extrémité plus ou moins redressée*; l'article subterminal (et éventuellement d'autres) émet souvent, en arrière de la cloison qui le limite du côté de l'article terminal, un diverticule redressé, également plus ou moins renflé. *Sur les scalps, ces extrémités claviformes-redressées se présentent comme circulaires*, de $7-11 \mu\text{m}$ de large; *elles sont nombreuses par places*.

HABITAT ET RÉCOLTES

En troupes sur la terre moussue, avec *Salix herbacea*.

Alpes françaises : Col de l'Iseran, au Pays Désert, 2 650 m, 21-08-71 (K. 71-70); 25 carpophores.

Alpes suisses : Albula Pass, 2 300 m, dans une combe orientée au Nord, avec *Oxyria* et *Saxifraga stellaris*, 19-08-73 (K. 73-242); 14 carpophores.

OBSERVATIONS

Pour plusieurs autres récoltes, la saveur n'a pas été testée, mais ces récoltes se rattachent sûrement à la forme type que nous venons de décrire par l'odeur acide-pélagoniée, la brièveté du stipe et l'habitat, en compagnie de *Salix herbacea*. Nous les évoquons ci-dessous.

– Alpes françaises :

Environs du Col de l'Iseran, au Plan des Eaux, 2 600 m, 1-09-73. En bordure du marais, sur sol à *Anthelia*. Stipe 15-25 mm. Spore plus petite, $9.5-11 \times 5-6.7 \mu\text{m}$ (moyenne $10.5 \times 5.8 \mu\text{m}$). Un carpophore à odeur non perçue et à petites spores, $9.5-10 \times 6 \mu\text{m}$ (lactophénol) ayant été récolté dans le lac des Assiettes, 2 480 m, aux environs du Col de la Vanoise, le 29-08-62 (K. 62-82), dans *Saxifraga oppositifolia* (*Salix herbacea* à proximité), on peut se demander si l'espèce décrite plus haut n'aurait pas une variété hygrophile microspore.

– Alpes suisses (Grisons) :

Albula pass, 2 300 m, 13-08-73. Au bord de la route, dans une combe à neige, sur sol tout couvert d'*Anthelia* et tout fleuri de *Saxifraga aizoides*. Spore un peu ventrue de face.

Murtaröl d'Aïnt, 12-08-73 (K. 73-205). Petite combe. Même stipe court, $8-20 \times 0.7-2 \text{ mm}$, à pruine apicale dense passant insensiblement plus bas à une pruine feutrée très étroitement apprimée. Carpophores en partie plus âgés car si certains avaient le chapeau obtusément conique à marge d'abord parfois largement infractée, d'autres avaient le chapeau convexe mamelonné, d'où sans doute les lames espacées, de couleur plus foncée, Mu. 8.5 YR 5.5/4, –

7.5 YR 5/4, soit franchement brunes, et le stipe qui, d'abord 10 YR 7/4, 7/5 en haut, devient entièrement 5 YR 3/3, c'est-à-dire brun obscur. Lames sensiblement horizontales, sauf en arrière, où elles sont brusquement arrondies-sinuées autour du stipe, d'où, en coupe radiale du chapeau, leur forme (largement) triangulaire.

- Laponie suédoise :

Aux environs d'Abisko, Slattatjikko, E., 850 m, 14-08-72 (K. 72-126). Sur roche-mère siliceuse. Même stipe court, 13-15 × 1.5-2 mm, mais chapeau convexe-plan 8-14 mm. Bec des poils marginaux des lames égal, × 2-2.5 μ m ou assez souvent renflé au bout en clavule ou ellipse × 4-4.5 μ m.

B) CARPOPHORES CROISSANT EN COMPAGNIE DE SAULES AUTRES QUE *S. HERBACEA*

DESCRIPTION

Chapeau 7-12 à 14-16 mm, *conique à bord très largement retombant*, conico-campanulé ou souvent campanulé-convexe *jusqu'à convexe* et alors tantôt très obtus, tantôt mamelonné (dans un même lot; exceptionnellement mamelon presque pointu); marge ne présentant en général rien de bien remarquable, vue parfois très distinctement excédente (pas par un voile), parfois frisée-gondolée sur un grand carpophore; non strié ou seulement substriolé au bord (loupe!), vu strié jusque vers la moitié du rayon chez un grand carpophore; quand imbu d'une couleur uniforme ou à peine plus foncée au sommet; *bai, brun-fauve, ombre, cannelle, brun-jaune*, moins foncé chez les grands carpophores, Mu. 5 YR 5/6, 5/8 - 6.5 YR 4/8, 5/8, 5/6, 5/8 - 19 YR 6/4, 6/5; vers M.P. 6 B 11, 13 A 11, 14 E 10; Expo 44 F, H, 54 E. *Surface d'une matité remarquable, pouvant sembler glabre à première vue, mais à la loupe parfois très finement à subtilement prulineuse dans la zone marginale*; il peut même arriver que la surface apparaisse alors très finement flocculeuse, les subtils flocons étant contigus et de la même couleur que l'ensemble.

Chair mince

Stipe 12-20 à 33-35 × 1-1.5 à 2 mm, égal, *crème-ocre ou brunâtre clair en haut*, Mu. 1.5 Y 7/4, 6.5/4 - 10 YR 8/4; *ailleurs brun jaunâtre plus ou moins foncé, brun rougeâtre, ombre, chatain ou finalement bistré*, Mu. 10 YR 6/5, 5/5 - 7.5 YR 5/6, 4/4 - 5 YR 3.5/3, 3/3; M.P. 11 C 7, 12 B 7, 14 E 7; Expo. 52 à 42 F H, puis jusqu'à 42 J; partie supérieure à pruline très dense mais très subtile, même sous la loupe, évoquant bien plus la surface d'une prune qu'un revêtement farineux, ailleurs *fibrilleux-prulineux* à légèrement fibrilleux-aérijfère, *devenant plus distinctement fibrilleux ou rayé-fibrilleux* sous la loupe *lorsqu'il s'allonge* davantage; très étroitement fistuleux, à chair entièrement imbue, de même couleur que la surface, pouvant éventuellement devenir bistre sur une grande longueur.

Lames le plus souvent moyennement serrées, parfois cependant assez espacées (1 = 1-3), un peu ascendantes ou pouvant paraître subhorizontales dans l'ensemble, mais en fait ventruées, à partie postérieure profondément arrondie-sinuée, ascendante, très distinctement adnées, mais plutôt étroitement, parfois interveinées, rarement veinées sur les faces, grisâtre-brunâtre pâle (alutacé isabelle), puis brunâtre à brunâtre ocré terne, cannelle ou presque ombre, parfois à reflet cacao (Mu. 10 YR 7/5 - 9 YR 6/4 - 7.5 YR 6/6, 6/8, 5/8; vers M.P. 12 B 7; entre Expo. 62 et 63 C, jusqu'à 54 F,H).

En coupe, fine odeur pélargoniée, souvent forte, voire puissante.

Spores (am.) $10.5-12.2 \times 6.2-7.2 \mu\text{m}$ (moyenne $11.4-12 \times 6.5-6.9$). Dans le lactophénol les spores sont en moyenne un peu plus petites, $9-11$ à $10.5-13.5 \times 6-7 \mu\text{m}$ (moyenne $10.3-11.9 \times 5.9-6.6$). De face elliptiques ou ovoïdes allongées; de profil obtusément amygdalaires, elliptiques-subamygdalaires. Paroi ponctuée (sans plage lisse) de façon dense mais fine, à peine ruguleuse ou ruguleuse-aspéculée en coupe optique.

Basides à 4 stérigmates.

Arête des lames stérile par des poils de $28-47 \mu\text{m}$ de long (am. ou lactoph.), à partie inférieure claviforme, obovale ou ventruée, $\times 7-8$ à $8-12 \mu\text{m}$, brusquement atténués ou contractés au-dessus en un bec bien délié $\times 2-2.5 \mu\text{m}$, cylindrique ou à peine atténué vers l'extrémité qui peut n'avoir que $1.5-2 \mu\text{m}$ de large. Paroi parfois un peu jaunâtre dans la région renflée basilaire du poil.

Sous-hyménium celluleux, très mince.

Trame des lames régulière, d'articles $\times 10-22 \mu\text{m}$, de longueur moyenne à faible.

Chair piléique peu colorée, régulière, d'articles $\times 4-14$ à $16-25 \mu\text{m}$, de longueur moyenne, cylindrécés ou un peu ventrus. A la partie supérieure se différencie un hypoderme, mince ou épais suivant les dimensions du carpophore; ses hyphes, qui peuvent être obliquement redressées ou enchevêtrées lorsqu'il est épais, sont formées d'articles de formes variées, mais de calibre toujours plus élevé, $\times 15-35$ (50) μm ; cet hypoderme n'est jamais celluleux car si ses articles sont courts, ils sont toujours distinctement oblongs, par exemple $40-65 \times 15-35 \mu\text{m}$; leur paroi peut être pourvue d'incrustations pigmentaires.

Un scalp du chapeau montre des hyphes de calibres fort variés, de $8-16$ à $3-4 \mu\text{m}$; les plus grosses, qui peuvent être fasciculées, sont formées d'articles cylindrécés parfois peu longs; les plus grêles, filiformes, sont peu nombreuses et ne forment, à la surface du chapeau qu'un épicutis très disjoint. De nombreuses hyphes, de tous calibres, ont une paroi rugueuse par des incrustations pigmentaires jaunes.

La pruine observée dans la zone marginale du chapeau est due à des poils fort différents d'allure de ceux de l'arête des lames; ils ne présentent jamais de bec grêle, mais sont souvent au contraire plus ou moins claviformes $\times 10-15 \mu\text{m}$; il s'agit, tantôt d'articles terminaux d'hyphes couchées, dont la base peut être elle-même couchée, seule l'extrémité libre se redressant plus ou moins progressivement, tantôt de simples diverticules latéraux d'articles intercalaires d'hyphes couchées, dont ils ne sont pas séparés par une cloison; il n'est pas rare

que le diverticule naisse d'un article subterminal couché, juste en arrière de la cloison le séparant de l'article terminal, qui peut être redressé en poil.

HABITAT ET RÉCOLTES

Sur l'humus humide ou mouillé de stations à roche-mère calcaire, jamais avec *Salix herbacea*. Carpophores souvent isolés.

Vanoise, aux environs de Pralognan. Juste sous l'entrée du Cirque du Dard, à la pointe supérieure du *Salicetum retusae-reticulatae*, 2 250 m ; 9-09-61 (K. 61-125) et 16-08-62 (K. 62-1). Cirque supérieur de l'Arcellin, dans l'ancien lit du glacier de l'Arcellin, depuis le pied des dalles calcaires (2 200 m) inondé par les ruisselets de fonte, 17-08-62 (K. 62-7) et 10-09-70 (K. 70-127) jusqu'au niveau du petit lac situé au milieu de la pente des dalles, 2 290 m, avec *Dryas* 24-08-62 (K. 62-55). 12 carpophores examinés.

OBSERVATIONS

Plusieurs des récoltes ayant servi à rédiger la description ci-dessus étaient réduites à un carpophore de taille exigüe, de sorte que nous avons renoncé à les goûter. Si le parfum pélargonié a été noté sur pratiquement toutes les récoltes, l'absence de saveur amère n'a été vérifiée que sur une récolte du Dard (K. 61-125) et sur une récolte de l'Arcellin (K. 70-127).

D'autres récoltes de Vanoise, à odeur pélargoniée, mais de saveur non notée, appartiennent sûrement à la même espèce, toutes venant sur sol à roche-mère calcaire.

Citons tout d'abord deux récoltes faites dans la même région calcaire que la pente située sous l'entrée du Cirque du Dard et, plus au N.E. que les dalles abandonnées par le glacier de l'Arcellin où avaient été cueillis les carpophores ayant servi à établir la description précédente.

Au N.E. du Cirque de l'Arcellin : Lac des Assiettes, 2 480 m, 29-8-62 (K. 62-82). Un carpophore minuscule (chapeau 6 mm, stipe 11 mm) à spores un peu plus petites (lactophénol) $9.5-10 \times 6 \mu\text{m}$ (moyenne $9.8 \times 6 \mu\text{m}$), venant dans un tapis de *Saxifraga oppositifolia* (à proximité de Saules couchés variés). La surface du chapeau tendait à se gercer subtilement (loupe !) au disque. Chapeau Mu. 5 YR 6/8. Stipe, tout en haut, 2.5 Y 8.5/6. Lames 10 YR 7/6.

Au S.W. du Cirque du Dard : Cirque du Grand Marchet, 19-8-69 (K. 69-165) au bord du sentier descendant du Cirque du Petit Marchet, N. 2 200 m, sur humus très moussu d'une pente à *Salix reticulata* et *retusa*. 3 petits carpophores ayant un peu le port de *Galerina triscopa*. Stipe $10-12 \times 0.5-1$ mm. Chapeau 4.5-9 mm, campanulé-convexe, à sommet étié en mamelon presque pointu, à marge nettement excédente. La couleur des lames, Mu. 7.5 YR 6/4, montre déjà qu'il ne peut s'agir d'un *Galerina*. Chapeau 10 YR 6/5, 6/6 à sommet 6.5 à 7.5 YR 4/6. Stipe 10 YR à 1 Y 6/4 en haut, 7.5 YR 3/2, 2/2 en bas.

Une récolte faite dans la partie inférieure de la montagne en grande partie gypseuse qu'est le Petit Mont Blanc de Pralognan se rapporte sans doute aussi à la même espèce. 25-8-65 (K. 65-111).

Dans la haute vallée de Champagny, vers 2 100 m, à proximité de la Glière, sous le glacier de l'Epena, nous avons cueilli, le 14-9-70 (K. 70-153), 5 carpophores dont nous avons omis de noter la saveur, mais qui se rattachent sûrement au champignon décrit plus haut par l'habitat (pierrier calcaire à *Dryas*, dont les Saules nains ne sont pas absents), par la fine odeur pélargoniée, forte à la section et par les dimensions relativement grandes des spores (am.), $11.5-13 \times 6.5-7 \mu\text{m}$ (moyenne $12.1 \times 6.8 \mu\text{m}$), bien que les basides soient à 4 stérigmates. De largeur piléique (13-14 mm) comparable à celle de certains carpophores de l'Arcellin, ils étaient remarquables par la longueur relativement grande du stipe, 27-40 mm. Stipe plus ou moins rayé-fibrilleux, presque entièrement brun-bistre, Mu. 5 YR 3/3 en bas, 6 à 7.5 YR 4/4 plus haut, seul le sommet d'abord 2.5 Y 8/4, 8/5. Chapeau tout au plus légèrement striolé, d'abord brun clair (brun-jaune cannelle 8.5 YR 6/6), puis brun (jaune) foncé (7.5 YR 4.5/7).

Alnicola tantilla (Favre), stat. nov.

Naucoria tantilla Favre. Champ sup.,
zone alpine Parc national suisse, (1955),
p. 120 et 202; fig. 108 et pl. IV, fig. 5

DESCRIPTION

Chapeau 5-11 mm, conique-surbaissé ou plus souvent convexe, *hygrophane*, quand imbu non strié ou seulement striolé et uniformément brun-ocre, brun-cannelle ou ocré roussâtre terne. Mu. 7.5 à 8.5 YR 6/6, *pâlissant à partir du disque* à alutacé roussâtre, Mu. 10 YR 7/5, 7.5/4, toujours très mat, bien que glabre.

Stipe $8-32 \times 0,7-1,2$ mm, égal, parfois flexueux, *devenant* ocre brunâtre ou *brunâtre clair*, Mu. I Y 6.5/6, 6/4, 6/5, avec le *sommet blanchâtre* ou blanc jaunâtre, Mu. 2.5 Y 8.5/4, au moins au début, et la *base brunissant ou bistrant* souvent de bonne heure, Mu. 7.5 YR 5/6, 4/5, sous la loupe plus ou moins distinctement pruneux ou floculeux tout en haut seulement, ailleurs densément *voilé d'un délicat fibrillum aérifère apprimé*, plein à étroitement fistuleux.

Lames peu serrées à subespacées, ventruës-ascendantes au début puis ventruës-horizontales, rarement horizontales-uncinées (tubarioides), blanchâtres puis d'un brunâtre terne, Mu. 10 YR 8/4 - 10 à 7.5 YR 7/4.

En coupe absolument inodore. *Pas d'odeur acide-pélargoniée!* Saveur nulle ou seulement amarescente à force de mastication (non très amère).

Spores (am.) $10-14 \times 6-7,5 \mu\text{m}$ (moyenne $12,4 \times 6,6$), de face longuement ellipsovoïdes à elliptiques-subfusiformes, de profil subelliptiques ou elliptiques-subfusiformes, densément et nettement ponctuées, mais non ou à peine ruguleuses en coupe optique.

Basides à 4 stérigmates.

Arête des lames (am.) stérile par d'innombrables poils de 38-45 μm de long, à région inférieure ventrue, $\times 7\text{-}9 \mu\text{m}$, contractés au-dessus en un bec grêle, atténué, n'ayant que 1,7-2 μm d'épaisseur près de l'extrémité libre.

Sur le stipe innombrables poils à bec, comparables aux poils marginaux des lames.

Revêtement piléique montrant, en scalp, des articles assez gros, $\times 12\text{-}17 \mu\text{m}$, plus ou moins oblongs radialement, mais courts, au-dessus desquels se trouvent des hyphes écartées, à paroi incrustée de jaune-brun. Sur la coupe radiale ont été vus à la surface quelques poils claviformes, par ex. $45 \times 10\text{-}12 \mu\text{m}$, couchés, avec l'extrémité seule redressée. La coupe radiale du chapeau montre un hypoderme d'articles $\times 21\text{-}29 \mu\text{m}$, courts, mais cependant non cellulés, au-dessus d'une chair régulière, subincolore, à base d'articles $\times 13\text{-}17 \mu\text{m}$, de longueur moyenne à faible.

Trame des lames régulière, formée d'articles $\times 13\text{-}18 \mu\text{m}$, de longueur assez grande ou seulement moyenne, pas régulièrement cylindracés, certains étant ventrus, d'autres un peu étirés en tibia, etc.

Sous-hyménium très mince, branchu.

Boucles présentes sans doute à toutes les cloisons, au pied des basides et des cheilocystides, aux hyphes grêles des lames et du stipe ainsi qu'aux grosses hyphes du chapeau et du stipe.

HABITAT ET RÉCOLTE

Sur la terre nue, dans la haute vallée de l'Arc.

Bord supérieur du sentier conduisant au refuge des Evettes, vers 2 200 m, sur sol calcaire. 18-8-70 (K. 70-27). 20 carpophores examinés.

OBSERVATIONS

Bien que familiarisé depuis 1961 avec le champignon que nous appelons aujourd'hui *A. chamiteae*, nous n'avons pas pensé, au moment de la récolte, que le champignon que nous venons de décrire pouvait se rapporter à cette espèce, ceci sans doute à cause du chapeau hygrophane, plus clair et de l'absence d'odeur pélargoniée. Un an après, 17-08-71 (K. 71-36) nous récoltions, vraisemblablement au même endroit, sur un talus à proximité de *Salix reticulata* et *retusa*, 8 carpophores d'un champignon ayant exactement les mêmes dimensions de spores, $11.2\text{-}12.7 \times 6.7 \mu\text{m}$ (moyenne 12.2×6.5), qui peut difficilement être considéré comme spécifiquement différent, malgré son stipe court, $9\text{-}15 \times 0.7\text{-}1 \text{ mm}$ et surtout malgré ses couleurs plus foncées. Chapeau 6.5 YR 4/5 - 7.5 YR 4/6. Stipe 10 YR 5/4, 5/5. L'odeur, qui n'était que faiblement pélargoniée au retour d'excursion, nous avait paru plus distincte lors de la récolte. Nous avons noté que le chapeau est hygrophane comme dans le type décrit ci-dessus; il s'agit sans doute là d'un caractère distinctif important de ce champignon car nous ne trouvons pratiquement jamais le mot hygrophane dans nos descriptions de carpophores rapportés plus haut à *A. chamiteae*.

Microscopiquement, *A. tantilla* diffère de *A. chamiteae* par des caractères plus faciles à exprimer, à savoir les dimensions et la forme des spores. Si la largeur moyenne des spores peut être du même ordre dans les deux espèces, la longueur moyenne est plus élevée chez *A. tantilla*, ce qui fait que le rapport longueur/largeur l'est aussi. Dans nos récoltes, le rapport longueur moyenne/largeur moyenne est compris entre 1.8 et 1.9. D'après les dessins de FAVRE, le rapport longueur/largeur oscille de 1.9 à 2.3 selon les spores d'un même lot de *A. tantilla*. Chez *A. chamiteae*, le rapport longueur moyenne/largeur moyenne est généralement proche de 1.7. D'autre part, alors que le profil de la spore de *A. chamiteae* est plus ou moins franchement amygdalaire, celui de *A. tantilla* est plutôt elliptique-allongé, comme l'a très justement écrit FAVRE, auteur de cette dernière espèce.

Alnicola cholea, sp. nov.

DESCRIPTION

Chapeau de 5-14 mm de large, conique, presque pointu, à campanulé, avec marginelle d'abord incurvée, non strié, d'un brun-rouge obscur, Mu. 5 YR 5/6, 5/8, hygrophane, subtilement sétuleux-pruineux sous la loupe chez certains carpophores, à chair moyenne au disque, mince au bord.

Stipe de 11-22 mm de long, épais de 0.7-1.5 mm en haut, jusqu'à 1.7-2.2 mm en bas, égal ou légèrement atténué de bas en haut, brun-rouge foncé ou même obscur, Mu. 5 YR 4/3 à 7,5 YR 5.5/6, nettement pruineux, mais seulement en haut, ailleurs tout imbu ou à légères lignes aérifères tout à fait innées, fistuleux, à chair entièrement imbue, concolore à la surface.

Lames assez espacées, toujours sombres, briquetées-brunes, Mu. 7.5 YR 6/6, très ventruées et profondément sinuées, adnées.

Odeur rappelant un peu celle de *Macrocyttidia (Naucoria) cucumis*, avec une trace d'odeur de feuilles de *Pelargonium*? - Saveur ni farineuse, ni de *Macrocyttidia cucumis*, mais nettement amère.

Spores (lactophénol) $11.5-13 \times 5.7-6.7 \mu\text{m}$ (moyenne 12.1×6.3), en amande de profil, avec la partie supérieure conique, naviculaires-fusiformes de face, plus ou moins rugueuses en coupe optique, de face densément ponctuées de mouchetures irrégulières, sans plage lisse supraapiculaire. La région apicale de la spore est bien individualisée en une papille d'ailleurs souvent non déliée; à ce niveau la paroi est plus pâle, plus ou moins lisse et non congophile.

Basides à 4 stérigmates.

Arête des lames stérile par des poils bien différenciés, $37-52 \times 7-9.5 \mu\text{m}$, ventrus-fusiformes dans leur région inférieure ou vers la moitié de leur longueur, progressivement atténués en un bec $\times 1,2-2 \mu$ à extrémité égale ou souvent un peu clavulée $\times 2,5-3,7 \mu\text{m}$, parfois même subcapitée. La paroi des poils est souvent colorée en jaune-brun à l'extrême base. Trame des lames assez régulière, d'articles $\times 9-18 \mu\text{m}$, cylindracés. Chair piléique d'hyphes cylindracées $\times 10-17 \mu\text{m}$.

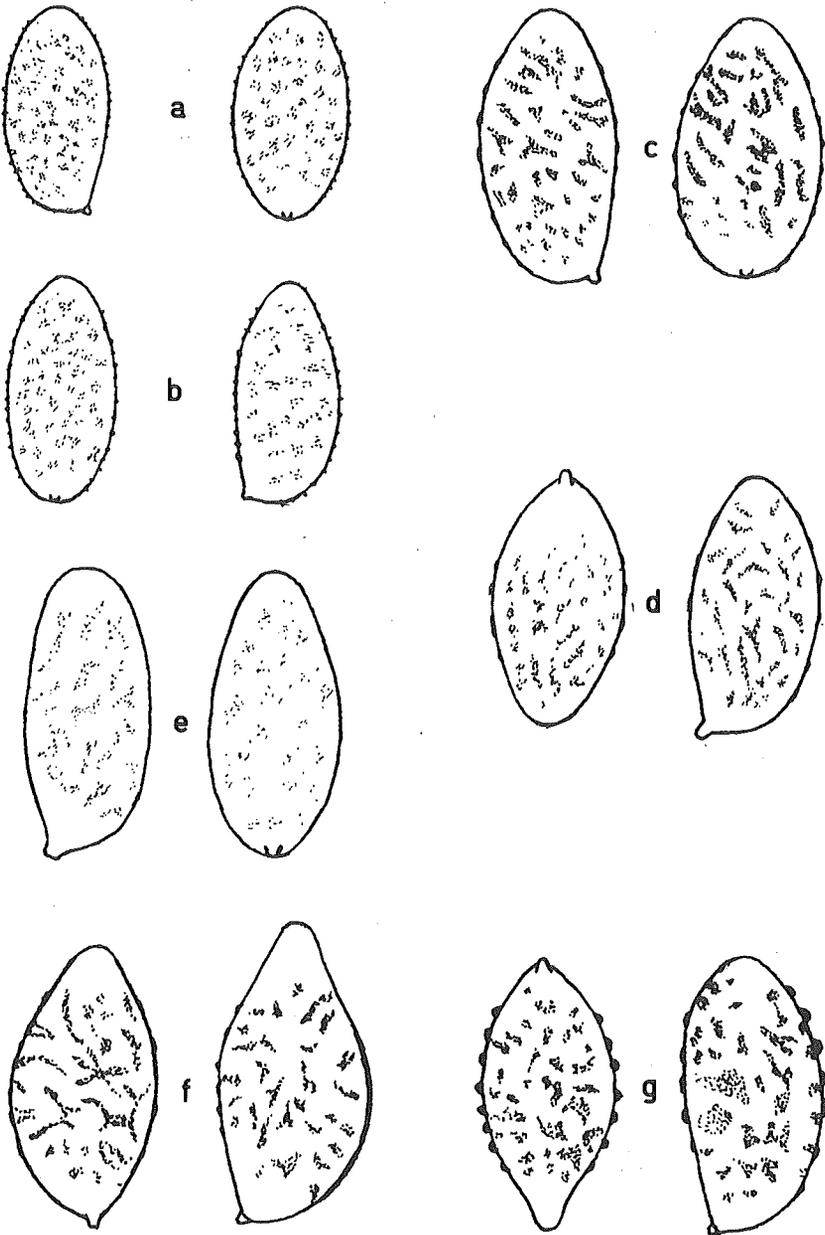


FIG. 1. - Spores (x 3 000) de diverses espèces salicicoles d'*Alnicola* de la stirpe *Amares-cens* du sous-genre type. *A. amarescens* : a (K. 61-13), b (K. 64-12) - *A. chamiteae* : c (K. 70-127), d (K. 73-242) - *A. tantilla* : e (K. 70-27) - *A. cholea* : f (K. 62-36) - ? *A. cholea* : g (K. 71-35 bis).

Seul le revêtement piléique est franchement coloré par un pigment incrustant, d'ailleurs sur de nombreuses couches d'hyphes.

Boucles sans doute constantes, vues au pied des basides et des cheilocystides, aux hyphes grêles des lames et du stipe ainsi qu'aux grosses hyphes pédiculaires, également repérées dans la chair du chapeau.

HABITAT ET RÉCOLTE

Sur la terre, dans une station peuplée de Saules bassement buissonnants (*S. foetida*, *S. hastata*, etc.), d'où les petits Saules couchés ne sont pas absents.

Vanoise, aux environs de Pralognan : Cirque du Génépny, W. 2 250 m. 21-8-62 (K. 62-36). 18 carpophores de tous âges.

OBSERVATIONS

Macroscopiquement nous avons cru à une espèce voisine de *Macrocyttidia cucumis*, mais le microscope révèle immédiatement qu'il s'agit d'un champignon voisin de *Alnicola chamiteae*; bien que ses couleurs soient en moyenne plus sombres, elles entrent dans la gamme des teintes relevées pour cette espèce.

La différenciation du sommet sporique distingue cette espèce de *A. amarescens* et de *A. tantilla*. Elle apparaît avec une netteté particulière sur le matériel traité par l'ammoniaque à l'autoclave et observé dans l'eau acétique à 10 % ; au niveau de la papille apicale pâle il y a un gonflement notable de l'épispore, en verre de montre bombé vers l'extérieur ou en lentille à face interne plane et à face externe très convexe ; au niveau de la papille, la paroi sporique apparaît alors dédoublée en deux minces feuillets séparés par l'épaississement épisporique. Après un traitement à l'autoclave par une lessive de KOH d'assez nombreuses spores apparaissent tronquées au sommet, comme si elles avaient perdu leur papille.

L'unique carpophore récolté le 17-8-71 (K. 71-35 bis), non loin du refuge des Evettes (N. 2 500 m), dans un tapis de *Salix herbacea*, qui nous a semblé inodore et dont nous ignorons la saveur se rapproche de *A. cholea* par ses spores (am.) $10-14.5 \times 5.7-7.5 \mu\text{m}$ (moyenne 12.4×6.3), fortement amygdalaires, très verruqueuses, même en coupe optique, sauf dans la partie supérieure remarquablement atténuée-étirée en papille lisse et incolore ; la paroi de la papille est mince, sauf à l'extrémité, où se trouve une calotte sensiblement épaissie. Chapeau 8 mm, brun foncé, Mu. 10 YR 3/2, 3/1, finement prumineux de jaunâtre sous la loupe dans sa moitié marginale. Stipe 22 mm, 6.5 YR 4/4, furfuracé-floculé de jaunâtre sur toute sa longueur. Des gouttes incolores ont été remarquées entre les hyphes de la chair piléique.

II. - SOUS-GENRE *SALICICOLA* (J.E. LANGE),
emend. et stat. nov.

Syn. *Naucoria*, sous-genre *Cytocutis*, section *Salicicolae* J.E. Lange, pro parte

Dans son sous-genre *Cytocutis* du genre *Naucoria*, qui groupe les espèces à spores rugueuses que nous rangeons dans notre genre *Alnicola*, J.E. LANGE (1938) a distingué deux sections : *Alnicolae* et *Salicicolae*. Il distinguait microscopiquement les *Salicicolae* par la structure celluleuse de la cuticule du chapeau et par la forme des poils marginaux des lames, jamais contractés en haut en un bec grêle, comme le sont ceux de nombre d'*Alnicola* parmi les plus typiques.

Nous ne plaçons dans notre sous-genre *Salicicola* qu'une partie des espèces qui présentent les caractères microscopiques des *Salicicolae* de LANGE, à savoir l'espèce, peut être collective, que MAIRE et KÜHNER (1951) ont considérée comme étant le *Naucoria bohémica* de VELENOVSKY et les espèces voisines constituant avec elle notre stirpe *Bohemica*.

STIRPE *BOHEMICA*

Comme MAIRE et KÜHNER l'ont montré, si le revêtement piléique de *bohémica* se montre formé de cellules rondes lorsqu'on l'examine par-dessus (scalp), il est toujours surmonté par des hyphes grêles, $\times 2-6 \mu\text{m}$, cylindriques, plus ou moins dispersées, souvent suffisamment pour passer inaperçues si la structure du revêtement piléique n'est examinée que sur des coupes radiales du chapeau.

Comme nous l'avons fait personnellement remarquer dans le travail cité, la cuticule celluleuse de *bohémica* n'est pas hyméniforme; sur la coupe radiale du chapeau, elle se montre, au moins en grande partie, pseudoparenchymatique, étant formée de plusieurs couches (4 par exemple) de cellules rondes à plus ou moins polyédriques par compression mutuelle.

Une telle structure du revêtement piléique n'est pas sans rappeler celle dont FAYOD (1889) a reconnu l'existence chez ceux des *Hebeloma* qu'il considérait comme les plus typiques. Mais, dans les *Hebeloma*, les hyphes grêles de la surface du chapeau sont ordinairement bien plus nombreuses que dans la stirpe *Bohemica* et elles sont généralement gélifiées, formant une pellicule visqueuse continue qui ne peut échapper, même sur une coupe radiale du chapeau. En outre, chez ces *Hebeloma*, la cuticule pseudoparenchymatique qui peut s'observer entre cette pellicule et la chair et que FAYOD disait « celluleuse », est loin de l'être de façon aussi nette que dans la stirpe *Bohemica*, surtout dès que l'on s'écarte du disque.

Dans plusieurs récoltes de la stirpe *Bohemica*, nous avons observé, à la surface de la cuticule pseudoparenchymatique du chapeau, des cellules beaucoup

moins larges, plus ou moins dressées, mais écartées les unes des autres et ne formant donc pas de cuticule hyméniforme cohérente; elles se présentent parfois comme de petits poils claviformes, cylindracés ou fusiformes, qui passent facilement inaperçus lors d'observations rapides.

Nous n'avons jamais vu de boucles aux hyphes de champignons de la stirpe *Bohemica*, notamment aux hyphes grêles couchées au-dessus de la cuticule celluleuse du chapeau, ceci aussi bien sur des carpophores tétrasporiques que sur des carpophores bisporiques, ces derniers particulièrement répandus dans cette stirpe. Le seul carpophore dont nous ayons fait l'étude cytologique (1942) était un carpophore bisporique, qui s'est révélé être parthénogénétique (basidiole uninucléée dès l'origine; baside ne renfermant que deux noyaux au moment où poussent les deux stérigmates). Il est donc probable que les carpophores tétrasporiques ne sont pas parthénogénétiques, auquel cas l'absence de boucles devrait être considérée comme un caractère fondamental de la stirpe *Bohemica*, mais ceci reste à démontrer par des colorations nucléaires.

Nous plaçons dans le sous-genre *Alnicola* celles des espèces qui présentent les caractères microscopiques par lesquels LANGE définissait ses *Salicicolae*, mais dont le revêtement piléique est hyméniforme et non surmonté par des hyphes grêles, espèces qui présentent d'ailleurs, en commun avec les autres espèces du sous-genre *Alnicola*, la présence de nombreuses boucles aux hyphes, même dans les formes bisporiques, et qui croissent sous *Alnus*.

ORTON, qui ne connaît *bohemica* que bisporique et qui prétend qu'il pousse indifféremment sous Saules ou Aunes, en distingue spécifiquement un autre champignon bisporique, sans boucles, *Naucoria salicis* Orton, qu'il dit seulement salicole et qui se reconnaîtrait, d'abord au fort renflement apical de ses poils marginaux (x 6-22 μm au sommet) et au fait que les cellules superficielles du revêtement celluleux du chapeau sont, les unes subglobuleuses ou elliptiques, les autres, dressées, clavées ou plus souvent fusiformes ou lagéni-formes.

Alnicola bohemica (Velenovsky) Maire et Kühner
carpophores bisporiques
Naucoria scorpioides Fries, sensu J.E. Lange

DESCRIPTION

Cortine blanche vue sous-tendue et insérée haut sur le stipe.

Chapeau 11-21 mm, campanulé-hémisphérique à convexe, très obtus ou à mamelon à peine individualisé car lui-même très large et très obtus, striolé ou non à la loupe jusqu'à mi-rayon, d'un joli brun foncé (ombre à sépia), Mu.6.5 YR 4/4 à 7.5 VYR 4.5/3, à bord plus brun ocré, 7.5 YR 6/5, mat et glabre, se gerçant plus ou moins.

Chair mince, imbuée, brun clair, 7.5 YR 5/3. Stipe 15-32 x 2.5-3.5 mm, égal, entièrement blanc, Mu. 10 YR 9/1, 8.5/1, presque argenté par un voile

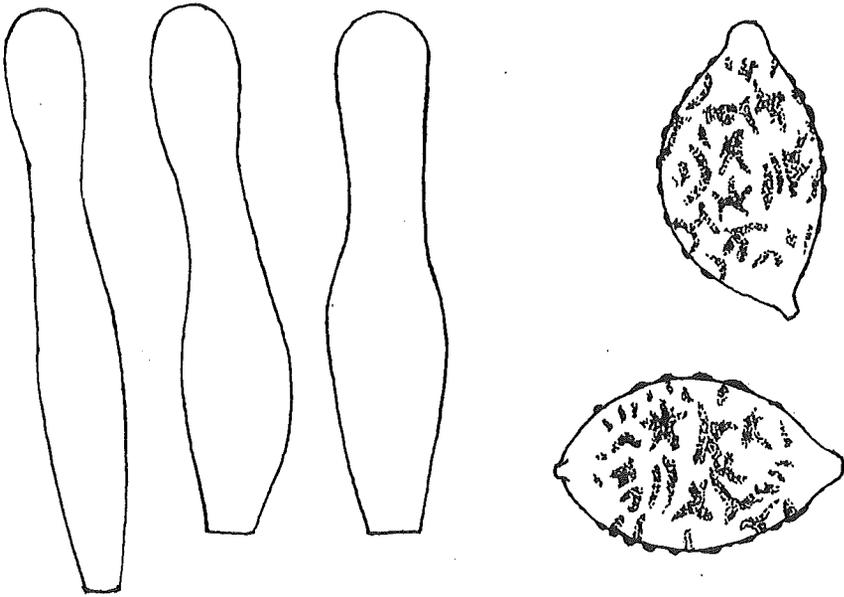


FIG. 2. — *Alicicola bohémica*, une espèce du sous-genre *Salicicola*. Poils marginaux des lames (x2 000) et spores (x 3 000).

dense (fermé) de fibrilles longitudinales plus ou moins appliquées, subsoyeuses ou parfois grossières, qui se poursuivent presque jusqu'en haut; seul l'extrême sommet est poudré et pleure des gouttes limpides. Le stipe est tubuleux, à chair imbie brun clair, 7.5 YR 5/6 en bas, 6.5/4 en haut.

Lames serrées (1 = 3), ventruées et arrondies au stipe (sinuées ou émarginées), étroitement adnées, brunes, brun clair ou tirant sur cannelle, Mu. 7.5 YR 6/5, montrant sous la loupe un liseré plus pâle, subtilement floconneux.

Odeur et saveur raphanoïdes. Saveur non amère.

Spores (am.) $12.5-14 \times 8.2-9 \mu\text{m}$ (moyenne 13.2×8.5), ventruées de face, fortement en amande de profil; paroi densément et grossièrement verruqueuse en vue de face (pas de plage lisse), franchement rugueuse en coupe optique. Sommet plus ou moins étiré en une papille apicale remarquablement individualisée, bien que pas forcément déliée, pâle et lisse.

Basides à 2 stérigmates.

Arête des lames stérile par d'innombrables poils de $28-53 \mu\text{m}$ de long, souvent un peu fusiformes en bas, x $6-7.5 \mu\text{m}$, atténués en un col cylindracé ou à peine clavulé (progressivement), x $5.5-7 \mu\text{m}$ au bout.

Sous-hyménium subcelluleux, avec hyménopode plus ou moins net.

Trame des lames incolore, régulière, d'articles x $13-20$ (31) μm , peu longs, cylindriques, fusiformes, etc.

Chair piléique incolore, régulière, d'articles x $10-18 \mu\text{m}$, de longueur seulement moyenne.

Au-dessus, une *cuticule pseudoparenchymatique polystrate* d'articles x 25-35 μm , à paroi ornée d'évidentes plaques pigmentaires brunes. *Vues sur un scalp du chapeau les cellules de cette cuticule* x 13-30 μm , étroitement cohérentes, sont *exactement isodiamétriques*. Au-dessus d'elles se trouve un *épicutis d'hyphes cylindriques*, x 3.7-4.5 μm , isolées ou fasciculées, avec quelques articles terminaux brièvement claviformes.

Hyphes non bouclées.

HABITAT ET RÉCOLTE

Dans une combe à *Salix herbacea* au climat particulièrement rude, avec des tapis de *Polytrichum norvegicum*, dont des tiges se trouvent même au bas du stipe.

Alpes grisonnes : au-dessus de Fluela Pass ; dans un cirque situé au-dessus de la grande cascade, le long du sentier conduisant à Fcla da Radônt, 2 400 m. 22-8-73 (K.73-260). 3 carpophores.

OBSERVATIONS

Si nous avons décrit ci-dessus *A. bohémica*, bien que ne l'ayant pas encore rencontré en Vanoise, c'est pour inciter à l'y rechercher. Nous ne voyons aucune raison pour que l'on ne l'y rencontre pas, car ce champignon n'est pas rare dans la plaine française où nous l'avons décrit autrefois de la région parisienne.

S'il est possible que la description que nous avons publiée en 1951, sous l'étiquette « forme bisporique » de *bohémica* recouvre plusieurs petites espèces que nous ne savons encore distinguer de façon nette, du moins avons nous la certitude que l'une des récoltes ayant servi à établir cette description était rigoureusement identique à la récolte de la zone alpine des Grisons, décrite ci-dessus.

Il s'agit de la récolte faite dans la région parisienne (Ozoir-la-Ferrière), le 25 octobre 1933, dont les spores mesuraient 13-14.5 x 8-10 μm et dont les poils marginaux, de 41-58 μm , un peu fusiformes dans leur partie inférieure, étaient atténués au-dessus en un col progressivement clavulé en haut, où la largeur n'était cependant que de 6 μm . *Ag. (Naucoria) scorpioides* Fries étant, de tous les *Naucoria* à chapeau glabre décrits par cet auteur, le seul auquel il ait attribué un stipe « pallido, albo-fibrilloso apiceque pruinoso », nous comprenons fort bien pourquoi LANGE a dénommé *scorpioides* le champignon décrit ci-dessus, qui présente justement ces caractères. Si nous hésitons à le suivre c'est parce que FRIES a écrit que *Ag. scorpioides* est une espèce très affine à *Ag. myosotis*, dont notre champignon est au contraire fort éloigné systématiquement.

DIAGNOSES LATINES DE TAXONS NOUVEAUX

Alnicola chamiteae, sp. nov.

Velum nullum et pileo glabro vel subtiliter pruinoso (sub lente). Pileo 3-16 mm lato, conico campanulato, umbrino. Stipite 8-35 × 0.5-2 mm, subaequali, sursum ochraceo, deorsum umbrino vel fusco, sub lente subtiliter pruinoso (ubique vel sursum), fistuloso. Lamellis subconfertis, ventricosis, postice alte rotundato-sinuatis, leviter adnatis, brunneis. Sapore miti; Odore gratisimo (Pelargonium). Sporis 10.5-12.2 × 6.5-7.2 μm, subamygdaliformibus, leviter punctatis, rugulosis. Cheilocystidiis phialiformibus, sursum cuspidatis, 1.5-2.5 μm crassis. Inter Salices nanas in Alpibus. *Alnicolae amarescenti* admodum affinis, sed sapore vix amaro et sporis majoribus. *Alnicolae tantillae* similis, sed sporis breviores et plus minusve amygdaloideis. Holotypus in Herb. KÜHNER, K. 71-70 (21-8-71).

Alnicola cholea, sp. nov.

Velum nullum et pileo glabro vel subtiliter pruinoso (sub lente). Pileo 5-14 mm lato, conico campanulato, obscure rufo brunneo, hygrophano. Stipite 11-22 × 1-2 mm, subaequali, intense vel etiam obscure e rufo brunneo, sursum pruinoso, fistuloso. Lamellis maxime ventricosis, alte sinuatis, adnatis, e lateritiis brunneis. Sporis 11.5-13 × 5.7-6.7 μm, subfusiformibus amygdaloideis, punctatis rugosis. Cheilocystidiis 37-52 × 7-9.5 μm, phialiformibus sursum subcuspidatis, 1.2-3.7 μm crassis. *Alnicolae amarescenti* admodum affinis, sed sporis majoribus, papilla apicali manifestiore et habitatione alpina. Holotypus in Herb. KÜHNER : K. 62-36 (21-8-62).

BIBLIOGRAPHIE

- FAVRE (J.) 1955. - Les champignons supérieurs de la zone alpine du Parc National Suisse. *Résultats rech. scient. Parc nat. Suisse*, 5 (33), 1-212, pl. I-XI.
- KÜHNER (R.) 1926. - Contribution à l'étude de Hyménomycètes et spécialement des Agaricacés. *Le Botaniste* 17, 1-215.
- KÜHNER (R.) 1931. - Description de quelques espèces nouvelles de *Naucoria* du groupe *Alnicola*. *Bull. Soc. Myc. France*, 47, 237-243.

PARC NATIONAL DE LA VANOISE

- KÜHNER (R.) 1942. - Observations taxonomiques et cytologiques sur quelques *Naucoria* du groupe *Alnicola*. *Ann. Univ. Lyon.* 3, 1-16.
- LANGE (J.E.) 1938. - Studies in the Agarics of Denmark, Part XII. *Dansk Bot. Arkiv.* 9, 10-25.
- MAIRE (R.), KÜHNER (R.) 1951. - Deux Agarics ochrosporés peu connus. *Bull. Soc. Myc. France.* 51, 192-203.

INVENTAIRE DES PLANTES FOURRAGÈRES DES PRAIRIES ET ALPAGES DU PARC NATIONAL DE LA VANOISE. SIGNIFICATION ÉCOLOGIQUE ET AGRONOMIQUE (1^{re} partie)

par René DELPECH (1)

I. - Introduction	136
II. - Limites territoriales et altitudinales de l'inventaire	136
III. - Concept de plante fourragère	137
IV. - Niveau taxinomique considéré	138
V. - Principaux groupes d'espèces fourragères	139
• Graminées	140

Résumé. - Une liste des espèces des prairies et pelouses pastorales du Parc National et de sa zone périphérique est donnée, les espèces étant classées en fonction de leur valeur fourragère, connue ou présumée. Les différents éléments d'appréciation de la valeur fourragère sont examinés ainsi que les problèmes liés au polymorphisme de certains taxons. Cette première note concerne exclusivement les Graminées qui sont classées en cinq catégories de valeur.

Mots clés : *Inventaire, prairies, alpages, plantes fourragères, altitude, Vanoise (Alpes occidentales), écologie, agronomie.*

Summary. - *A LIST OF GRASSLAND'S AND RANGELAND'S FODDER PLANTS OF THE NATIONAL PARK VANOISE. (1^{re} part.). THE INTEREST IN THE FIELD OF ECOLOGY AND AGRONOMY.*

A list of grassland's and rangeland's species of the National Park (peripheric zone included), according to their forage value, known or presumed, is given. The different elements of appreciation of the forage value are examined as well as the problems connected with the polymorphism of any taxons. The first note relates exclusively to the Graminae wich are classified in five value's catagories.

Key words : *Inventory, grasslands, mountain pastures, fodder plants, altitude, Vanoise (West Alps), ecology, agronomy.*

(1) Laboratoire de Botanique et Écologie végétale. Institut National Agronomique. Paris-Grignon, 16 rue Claude Bernard - F 75231 Paris Cedex 05.

Zusammenfassung. — Ein Artenverzeichniss von Wiesen, Weiden, Rasen und Almen der Nationalpark und ihr Umkreiszone ist gegeben. Die Arten sind nach ihr gekannt oder angenommen Futterwert eingeordnet. Die verschiedene Schätzungselemente vom Futterwert, sowie die Frage der Polymorphie der bestimmten « Arten » untersuchen sind. Dieser erste Zettel betrifft ausschliesslich die Graminae, die in fünf Futterwertklasse eingeordnet sind.

Schlüsselwörter : Bestandaufnahme, Wiesen, Weiden, Almen, Futterpflanzen, Höhenlage, Vanoise (Westalpen), Oekologie, Landwirtschaftskunde.

I. — INTRODUCTION

Depuis 1964, nous avons eu l'occasion d'effectuer chaque année des observations sur la végétation de prairies, pelouses et alpages diversement situés et exploités du massif de la Vanoise (et depuis 1957 dans les régions voisines de l'Oisans et du Briançonnais). Les résultats de ces observations ont donné lieu à plusieurs publications notamment dans les « Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise », mais la base même des diagnostics qui ont été formulés à différentes reprises, c'est-à-dire la valeur agronomique et la signification écologique des espèces fourragères, n'avait pas encore fait l'objet d'une mise au point systématique, si l'on met à part quelques brèves indications données dans le tome I (1970) des « Travaux scientifiques du Parc » ainsi que dans le catalogue publié par P. GENSAC dans le tome IV (1974). Or ce type d'information est fondamental pour quiconque désire examiner objectivement et concrètement, sur des bases autres qu'empiriques, le problème de l'estimation des potentialités fourragères et pastorales des prairies et alpages.

C'est pourquoi nous avons proposé de passer en revue ces espèces et de rassembler pour chacune d'elles les informations disponibles (publiées ou résultant d'observations personnelles). Cet objectif nous amènera d'ailleurs à mettre en évidence de nombreuses lacunes de nos connaissances dans ce domaine. En particulier, faute de pouvoir disposer de données expérimentales, nous devons souvent nous limiter à des informations peu précises.

II. — LIMITES TERRITORIALES ET ALTITUDINALES DE L'INVENTAIRE

L'étude envisagée s'applique à l'ensemble du Parc, zone périphérique comprise, et concerne aussi bien les prairies de fauche que les pâturages et alpages à vaches laitières, à génisses ou à bovins maigres ainsi que les pacages à ovins et caprins à toutes altitudes. La limite altitudinale inférieure se situe vers 800 m aux alentours de Brides, Bozel ou Bellentre en Tarentaise. La limite supérieure, plus difficile à préciser, se place au niveau des pelouses de combes à

neige ou des pelouses à *Carex curvula* ou *Festuca halleri*, c'est-à-dire entre 2 800 et 2 900 m. Nous avons cependant éliminé les zones d'éboulis, de moraines ou de rochers que le bétail parcourt quelquefois, de même que les vires herbeuses peu accessibles.

III. - CONCEPT DE PLANTE FOURRAGÈRE

Si l'on exclut le critère de productivité, il est très difficile de définir une plante fourragère. Théoriquement on peut considérer comme telle tout végétal qui n'est pas refusé par le bétail. Les difficultés d'appréciation commencent lorsqu'on fait intervenir la nature des animaux et le stade de développement des végétaux. Telle espèce consommée par les chèvres sera refusée par les vaches laitières. Une même espèce sera broutée avant floraison, délaissée ensuite. En fait, lorsqu'on observe attentivement le comportement des animaux au pâturage, on s'aperçoit que des quantités d'espèces, généralement considérées comme non fourragères par certains agronomes ou techniciens, sont plus ou moins broutées (DELPECH, 1976).

Dans ce sens, on pourrait presque mieux définir les espèces non fourragères en groupant dans cette catégorie les plantes toxiques, au moins pour une espèce animale (Colchique, Verâtre, etc.), amères (Gentianes par ex.), vulnérantes, soit par la présence d'épines (certaines espèces de *Cirsium* ou *Carduus*), soit par l'existence d'ornementations ou denticulations silicifiées aigües sur les feuilles ou tiges (certaines Cypéracées par ex.), ligneuses ou pourvues d'un sclérenchyme important (*Festuca paniculata* par ex.) ou encore non préhensibles par les animaux (certains hémicryptophytes à rosette tels que *Plantago media*, *Hieracium pilosella*, etc.).

Mais si l'on fait intervenir d'autres critères comme une productivité minimum (dont le seuil resterait d'ailleurs à définir), la résistance au broutage ou au piétinement ou l'aptitude au fanage, la gamme des espèces fourragères répondant à ces divers critères se restreint évidemment beaucoup.

Une plante fourragère idéale devrait présenter simultanément les caractères suivants :

- être dépourvue de toxicité à tous les stades de végétation ;
- être appréciée de tous les herbivores durant la plus longue période de végétation possible, ce qui suppose notamment une richesse en feuilles suffisante et un faible accroissement des taux de cellulose et surtout lignine (éventuellement silice) à partir du stade bouton floral ou gonflement des gaines chez les Graminées ;
- tolérer le broutage, la coupe et le piétinement (et à basse altitude supporter deux ou plusieurs exploitations par fauche ou pâturage au cours de la saison) ;
- avoir une persistance suffisante, ce qui est d'ailleurs le cas de la grande majorité des plantes d'alpages lorsqu'elles sont convenablement exploitées ;

- avoir une productivité élevée en matière sèche utile en conditions d'exploitation normales;
- être apte au fanage dans le cas des prairies fauchées, ce qui exige que les tiges et surtout les feuilles possèdent une résistance mécanique suffisante pour ne pas se briser au cours des manipulations qui accompagnent la dessiccation (on remarquera que cette condition est en partie contradictoire avec la seconde relative à l'appétence au pâturage);
- enfin posséder des caractéristiques de croissance, développement et reproduction, notamment végétative (2) la rendant apte à se maintenir en compétition avec les autres espèces dans les peuplements.

Très peu d'espèces réunissent l'ensemble de ces conditions. On peut citer le Dactyle (*Dactylis glomerata* L.), la Fléole des prés (*Phleum pratense* L.), certaines populations de Fétuque rouge (*Festuca rubra* L. ssp. *rubra*), de Trèfle des prés (*Trifolium pratense* L.) et de Trèfle rampant (*Trifolium repens* L.). Si l'on se basait exclusivement sur l'ensemble de ces critères, bien peu de prairies semi-naturelles et encore moins d'alpages pourraient être considérés comme productifs et de qualité suffisante. Ceci montre que les critères qui ont été retenus pour la sélection de plantes fourragères cultivées à haute production sont en partie inadéquats dès que l'on quitte le domaine des terres cultivées (ou cultivables).

On peut d'ailleurs remarquer que, parmi les critères qui viennent d'être énumérés, un seul est purement quantitatif (la productivité en matière sèche), les autres étant surtout ou même exclusivement de nature qualitative. Dans la pratique pastorale, c'est bien souvent par un compromis entre ces deux catégories de critères que les meilleurs résultats sont obtenus au niveau de la production secondaire (animale) et il convient de ne pas l'oublier.

IV. - NIVEAU TAXINOMIQUE CONSIDÉRÉ

Un autre problème d'une grande importance, mais très mal connu, du moins en ce qui concerne les plantes fourragères de montagne, est celui du niveau taxinomique qu'il convient d'envisager. Un assez grand nombre d'espèces présentent en effet une grande variabilité génotypique et phénotypique, du fait des particularités de leurs systèmes de reproduction et de la sélection exercée au sein des populations naturelles par les facteurs du milieu physique et biologique. Les qualités agronomiques et fourragères des diverses populations d'une même espèce peuvent donc varier considérablement au point que, dans

(2) Sans être négligeable, la reproduction par semis naturel reste malgré tout, sauf pour les Légumineuses, certaines Composées et Ombellifères - entre autres -, un moyen accessoire de maintien des populations d'espèces pérennes dans les prairies et surtout les alpages et pâturages d'altitude.

certains cas, les différences intraspécifiques arrivent à l'emporter sur les différences interspécifiques pour l'un ou l'autre ou plusieurs des caractères énumérés précédemment. Il en est ainsi par exemple en ce qui concerne les ensembles polymorphes correspondant à des binômes tels que : *Agrostis stolonifera* L., *Agrostis capillaris* L. *Anthoxanthum odoratum* L., *Bromus erectus* Huds., *Dactylis glomerata* L., *Festuca rubra* L., *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Koeleria pyramidata* (Lam.) P.B., *Phleum pratense* L., *Poa alpina* L., *Poa pratensis* L., *Sesleria coerulea* (L.) Ard., *Trisetum flavescens* (L.) P.B. pour les Graminées, *Anthyllis vulneraria* L., *Lathyrus pratensis* L., *Lotus corniculatus* L., *Onobrychis viciaefolia* Scop., *Oxytropis campestris* (L.) D.C., *Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L., *Vicia cracca* L. pour les Légumineuses, cette liste n'étant d'ailleurs pas limitative.

Il en résulte qu'il est difficile d'affecter à ces « espèces » des valeurs moyennes, même approximatives, pour les divers caractères, ainsi que cela a été parfois proposé. Tout au plus peut-on souligner les écarts relatifs importants existant, pour tel caractère, entre l'ensemble des populations d'une « espèce » et l'ensemble des populations d'une autre « espèce ». Mais, ainsi que nous le verrons, il nous manque beaucoup de données pour parvenir à un tel objectif pour la totalité des espèces fourragères. Sauf exception, nous nous limiterons donc au niveau de l'espèce « linnéenne ».

V. - PRINCIPAUX GROUPES D'ESPÈCES FOURRAGÈRES

Il nous a semblé logique d'adopter un classement sur une base systématique en commençant par les Graminées puisque cette famille est particulièrement bien représentée dans les prairies, pelouses et alpages. Viendront ensuite les autres Monocotylédones, puis les Légumineuses qui jouent un rôle important dans la nutrition animale (apport de protéines, de calcium, de magnésium), enfin les Composés, Ombellifères, Rosacées et familles diverses. L'ordre ainsi adopté n'implique aucune hiérarchie de valeur entre les divers groupes. En particulier, des espèces qui ne sont ni des Graminées, ni des Légumineuses peuvent présenter une productivité et une qualité au moins égales à celles de bonnes espèces fourragères appartenant à ces deux familles. A l'inverse, certaines Graminées (*Brachypodium pinnatum* (L.) P.B., *Molinia coerulea* (L.) Moench., *Nardus stricta* L.) présentent une valeur quasiment nulle.

Il est difficile de dresser une liste exhaustive des espèces prairiales fourragères pour les raisons que nous avons déjà indiquées. Ne seront donc mentionnées que les espèces pour lesquelles nous disposons d'informations concernant leur valeur fourragère dans le cas où elle n'est pas nulle. Cela ne signifie pas qu'il n'existe pas d'espèces qui pourraient être considérées comme

fourragères parmi celles qui ne seront pas mentionnées ainsi que nous l'avons fait remarquer à propos de la composition minérale des plantes (DELPECH et DENUDT, 1978).

GRAMINÉES

Les espèces de cette famille seront réparties en cinq groupes de valeur agronomique sans toutefois que l'on puisse fixer des limites tranchées entre ces groupes et encore moins leur attribuer un « indice de valeur » (ou de productivité) chiffré comme cela a été fait souvent. Pour faciliter la présentation, les principales caractéristiques seront rassemblées sous forme de tableaux, le texte se limitant aux commentaires et aux informations ne pouvant trouver place sous une forme symbolisée suffisamment explicite dans les tableaux.

1) Premier groupe : Espèces productives de bonne qualité fourragère (tabl. I)

- *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl. (Avoine élevée)

Cette excellente espèce se cantonne malheureusement aux altitudes inférieures et n'atteint qu'exceptionnellement la limite inférieure de l'étage subal-

TABLEAU I
Graminées productives de bonne qualité fourragère

ESPECES	Groupe d'altitude (1)	Type hydrique (2)	Type ionique (3)	Type trophique (4)	Aptitude		Type d'utilisation préférentielle (6)
					Coupe (5)	Broutage Piétiné (5)	
§ <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Presl.	C, M, (Sa)	H, mX, mH	N tol.	E	B	S	F
§ <i>Dactylis glomerata</i> L.	C, M, (Sa)	M, mX	I	E	TB	R	F, Bo
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	C, M, Sa	mH, M, ~	I (Ba Préf)	E	TB	R	F, Bo
<i>Lolium perenne</i> L.	C, M, (Sa)	M, mH	I	E	TB	R	Bo
§ <i>Phleum pratense</i> L.	C, M, Sa	mH, M	I	E	TB	R	F, Bo
§ <i>Poa pratensis</i> L.	C, M, Sa (A)	M, mX (mH)	I	ME	B	R	Bo
§ <i>Poa trivialis</i> L.	C, M, (Sa)	mH, H	I	E	TB	R	F, Bo
§ <i>Trisetum flavescens</i> (L.) P.B.	C, M, Sa	M	I	ME	B	S	F

Signification des symboles utilisés :

colonne (1) : C, étage collinéen - M, étage montagnard - Sa, étage subalpin - A, étage alpin.

colonne (2) : H, hygrophile - mH, mésohygrophile - M, mésophile - mX, mésoxérophile - X, xérophile - I, indifférent - ~, tolère de très grandes variations saisonnières de teneur en eau du sol.

colonne (3) : Ac, acidophile - N, neutrophile - Ba, basophile - st, strict - préf, préférent - tol, tolérant - I, indifférent.

colonne (4) : E, milieu eutrophe (plante exigeante) - M, milieu mésotrophe - O, milieu oligotrophe.

colonnes (5) : TB, très bonne - B, bonne - M, moyenne - m, médiocre - R, résistant - S, sensible.

colonne (6) : F, fauche - Bo, bovins - Ov, ovins

§ espèce polymorphe

pin. Elle ne se rencontre guère que dans la vallée de l'Arc en aval de Termignon, celle du Doron de Bozel et celles de l'Isère et du Ponturin aux alentours de Landry. C'est une exclusive des prairies de fauche qui ne tolère pas le pâturage.

– *Dactylis glomerata* L. (Dactyle aggloméré)

Cette espèce très polymorphe peut se rencontrer à des altitudes nettement supérieures à la précédente, notamment dans les endroits bien fumés. De qualité fourragère un peu moindre que l'Avoine élevée, elle convient aussi bien au pâturage qu'à la fauchaison.

– *Festuca pratensis* Huds. (Fétuque des prés)

Beaucoup moins fréquente, du moins en Vanoise, que le Dactyle, c'est une excellente plante fourragère préférant les sols humides riches en argile ou en matière organique, pas trop acides. Une sous-espèce (*ssp. apennina* (De Not) Hegi) a été observée en Tarentaise, dans l'étage subalpin sur sols frais.

– *Lolium perenne* L. (Ray grass vivace)

C'est la meilleure des Graminées fourragères, mais elle est rare en Vanoise, car elle ne dépasse guère l'étage montagnard et exige en outre des sols très riches et frais. Observée à Termignon et à Peisey-Nancroix, il n'est pas certain qu'elle y soit indigène, ayant pu être apportée avec des semences fourragères.

– *Phleum pratense* L. (Fléole des prés)

Espèce polymorphe, exigeante, des sols argileux humides ou frais, elle présente l'avantage d'épier tardivement et de très bien supporter le pâturage.

– *Poa pratensis* L. (Paturin des prés)

Moins productive que les espèces précédentes et extrêmement polymorphe en raison de sa reproduction apomictique, cette espèce est bien appréciée des animaux. Son système souterrain rhizomateux superficiel la rend particulièrement apte au pâturage. Mais elle ne paraît pas très répandue en Vanoise.

– *Poa trivialis* L. (Paturin commun)

Particulièrement apte au pâturage grâce à ses stolons superficiels, cette espèce est de très grande qualité fourragère. Mais elle atteint à peine l'étage subalpin et exige des sols riches et frais. Elle est de ce fait assez peu répandue en Vanoise.

– *Trisetum flavescens* (L.) P.B. (Avoine jaunâtre ou Trisète dorée)

C'est la Graminée la plus répandue dans les prairies de fauche de montagne fumées sur sol relativement profond et frais. D'excellente qualité fourragère, elle supporte malheureusement assez mal le pâturage, surtout s'il est intensif. Espèce polymorphe.

2) Deuxième groupe : Espèces productives ou assez productives de qualité fourragère moyenne (tabl. II)

- *Agropyron repens* (L.) P.B. (Chiendent rampant)

En Vanoise cette espèce peu répandue est exclusivement une mauvaise herbe des cultures qui persiste un certain temps dans les jachères et friches pâturées sur sol profond ayant reçu des fumures. Du point de vue fourrager sa valeur n'est pas négligeable. Elle est en effet consommée par les animaux, relativement productive et résiste bien au pâturage. C'est une espèce extrêmement polymorphe et il existe des hybrides avec les espèces voisines, notamment *A. intermedium* (Host.) P.B.

- *Agrostis stolonifera* L. (s.l.) (Agrostide stolonifère ou A. blanche)

Espèce extrêmement polymorphe, comportant de nombreuses sous-espèces et variétés, elle est plutôt rare en Vanoise (Champagny, Termignon) du fait qu'elle atteint à peine l'étage subalpin. Plante des sols riches et inondables, sa productivité n'est pas négligeable et sa tardivité ainsi que sa résistance au piétinement lui permettent d'être longtemps pâturable.

- *Festuca arundinacea* Schreb. (Fétuque roseau ou Fétuque élevée)

Bien qu'étant l'une des Graminées prairiales les plus productives, la médiocre qualité fourragère et la faible appétence de la plupart des populations naturelles de cette espèce (dues à sa précocité et à la richesse relative de ses feuilles en cellulose et en silice) l'ont fait placer dans ce groupe. D'autre part, c'est surtout une espèce de basse altitude qui est donc rare en Vanoise. Sa présence, notée en Maurienne, n'est pas une preuve de son indigénat, car elle a pu être véhiculée en tant qu'impureté de graines fourragères.

- *Holcus lanatus* L. (Houlque laineuse)

Cette espèce, d'assez bonne productivité, ne présente qu'une appétence moyenne et est particulièrement sensible aux rouilles en arrière saison. Surtout cantonnée à basse altitude, elle est relativement rare en Vanoise.

TABLEAU II
Graminées productives ou assez productives de qualité fourragère moyenne

ESPECES	Groupe d'altitude	Type hydrique	Type ionique	Type trophique	Aptitude		Type d'utilisation préférentielle
					Coupe	Broutage Piétin ²	
§ <i>Agropyron repens</i> (L.) P.B.	C, M, Sa	H, mX	N, Ba	E	B	R	?
§ <i>Agrostis stolonifera</i> L.	C, M, (Sa)	mH, H~	I	E	B	R	Bo
§ <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	C, M, (Sa)	mH~	Ba préf	E	TB	R	F
<i>Holcus lanatus</i> L.	C, M, (Sa)	mH, H	I	M	B	m à B	F, Bo

Mêmes symboles que pour le tableau I

3) Troisième groupe : Espèces de productivité moyenne à faible et de qualité fourragère bonne ou acceptable (tabl. III)

 - *Agrostis capillaris* L. (Agrostide fine)

Cette espèce polymorphe est très répandue, aussi bien dans les prés de fauche que dans les pâturages de divers types, sauf s'ils sont trop humides. Elle n'est pratiquement jamais dominante en Vanoise. Elle présente les mêmes qualités fourragères qu'*A. stolonifera*, mais est moins productive et accepte des terrains plus secs et moins riches. Il existe d'ailleurs des hybrides entre ces deux espèces (X *Agrostis murbecki* Fouillade), ainsi qu'une sous-espèce d'altitude d'*A. capillaris* (*ssp. oreophila* Schwarz).

 - *Festuca nigrescens* Lam. (Fétuque rouge gazonnante)

Espèce à feuilles fines des prairies de fauche et pâturages de types divers, d'assez bonne qualité fourragère, souvent confondue avec la suivante.

 - *Festuca rubra* L. *ssp. rubra* (Fétuque rouge traçante)

Espèce très polymorphe, de même valeur fourragère que la précédente dont elle se distingue par la présence de fins rhizomes superficiels, la rendant particulièrement apte au pâturage.

 - *Festuca violacea* Schleich. (Fétuque violette)

Contrairement à toutes celles qui précèdent, cette espèce est exclusivement localisée aux étages subalpin et alpin, sur sol généralement assez riche et pas trop acide. Elle est appréciée du bétail.

 - *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort. (Avoine pubescente)

Malgré son nom, cette espèce polymorphe peut être parfois glabre. Elle est assez peu productive et de qualité fourragère inférieure à celle des espèces précédentes. Elle se rencontre surtout dans les prairies fauchées sur terrain sec ou se desséchant facilement. La sous-espèce *laevigata* (Schur.) J. Holub., presque glabre, se rencontre à l'étage alpin.

TABLEAU III

Graminées de productivité moyenne à faible et de qualité fourragère bonne ou acceptable

ESPECES	Groupe d'altitude	Type hydrique	Type ionique	Type trophique	Aptitude		Type d'utilisation préférentielle
					Coupe	Brouillage Piétiné	
§ <i>Agrostis capillaris</i> L.	C, M, Sa, A	M, mX	Ac préf.	M, O	B	R	Bo, Ov
<i>Festuca fallax</i> Thuill.	C, M, Sa	M, mH	Ac préf.	M, O	B	R	Bo, F
§ <i>Festuca rubra</i> L. <i>ssp. rubra</i>	C, M, Sa, A	M, mH	I	M, O	B	R	Bo
§ <i>Festuca violacea</i> Schleich	Sa, A	mH, M, mX	I (N préf.)	M	B	R	Bo, Ov
§ <i>Avenula pubescens</i> (Huds.) Dumort.	C, M, Sa	mX, M~	I	M	M	S	F
§ <i>Phleum alpinum</i> L.	(M), Sa, A	M	I	E, M	B	R	Bo
<i>Phleum commutatum</i> Gaud.	Sa, A	H	Ac	M, E	?	?	?
<i>Phleum hirsutum</i> Honck.	Sa (M, A)	M, mX	Ba	M, E	?	?	F?

Mêmes symboles que pour le tableau I

– *Phleum alpinum* L. (Fléole des Alpes)

Beaucoup moins productive que la Fléole des prés, elle en possède cependant toutes les qualités et prend le relais de cette dernière en altitude sur les sols riches ou aux emplacements ayant reçu de la fumure. Plus répandue dans les pâturages que dans les prés fauchés, c'est une excellente plante fourragère.

– *Phleum commutatum* Gaud.

Cette espèce de même amplitude altitudinale que la précédente est beaucoup plus rare en raison de sa localisation dans les zones très humides et les combes à neige. Elle possède vraisemblablement les mêmes qualités que la Fléole des Alpes.

– *Phleum hirsutum* Honck. (= *P. Michellii* All.) (Fléole de Michel)

Espèce beaucoup plus localisée que la Fléole des Alpes, du fait de son écologie (terrains calcaires frais), mais de même qualité.

4) Quatrième groupe : Espèces de productivité faible ou moyenne ou/et de qualité fourragère médiocre (tabl. IV)

Cette catégorie comprend un assez grand nombre d'espèces de valeur d'ailleurs inégale mais qui ne doivent cependant pas être négligées car elles sont utilisables par des animaux peu exigeants (ovins par exemple) et beaucoup peuvent s'installer sur des terrains difficiles où d'autres espèces fourragères sont exclues.

– *Agropyron intermedium* (Host.) P.B. (Chiendent intermédiaire)

Cette espèce de basse et moyenne altitude (vallée de l'Arc) qui occupe des situations très sèches et chaudes n'atteint pas la productivité ni surtout la qualité fourragère d'*A. repens* (2^e groupe). Elle se rencontre dans quelques prairies de fauche, pacages et cultures abandonnées.

– *Agrostis alpina* Scop. (Agrostide des Alpes)

Espèce tardive, beaucoup moins répandue que la suivante en Vanoise, mais de meilleure qualité fourragère. Se rencontre au-dessus de 1 800 m dans des alpages à bovins ou ovins, sur sol frais comme sur terrain sec, calcaire ou non. La sous-espèce *Schleicheri* (Jord. et Verb.) A. et Gr., hexaploïde et beaucoup plus vigoureuse, se rencontre sur sols frais relativement profonds.

– *Agrostis rupestris* All. (Agrostide des rochers)

Beaucoup plus répandue qu'*A. alpina*, notamment dans les pelouses acidophiles à Nard ou à *Carex curvula*, cette espèce polymorphe, de faible qualité fourragère, est très peu productive.

– *Alopecurus Gerardi* Vill. (Vulpin de Gérard)

Cette espèce, dont la valeur fourragère est mal connue, est localisée sur sols frais longuement enneigés, à la périphérie des combes à neige, aussi bien dans des alpages à bovins qu'à moutons.

PLANTES FOURRAGÈRES DES PRAIRIES ET ALPAGES

 - *Anthoxanthum alpinum* Löve & Löve (Flouve des Alpes)

Très petite plante, remplaçant la Flouve commune en haute altitude. Se rencontre surtout dans les pelouses à Nard et à *Carex curvula*. Même valeur fourragère que la Flouve commune, mais productivité très faible.

 - *Anthoxanthum odoratum* L. (Flouve odorante ou commune)

Espèce précoce, très polymorphe, appréciée du bétail, peut-être en raison de son odeur de coumarine, mais de faible valeur fourragère et peu productive.

 - *Briza media* L. (Brize moyenne ou tremblante)

Espèce polymorphe à très large amplitude écologique en ce qui concerne l'altitude, les exigences en eau et la nature du sol, mais absente des terrains

TABLEAU IV

Graminées de productivité faible ou moyenne ou/et de qualité fourragère médiocre

ESPECES	Groupe d'altitude	Type hydrique	Type ionique	Type trophique	Aptitude		Type d'utilisation préférentielle
					Coupe	Broutage Piétin ^t	
§ + <i>Agropyron intermedium</i> (Host.) P.B.	C,M, (Sa)	X	Ba tol	?	M	?	F
<i>Agrostis alpina</i> Scop.	Sa, A	mX	I	O, M	-	R	Ov, Bo
§ + <i>Agrostis rupestris</i> All.	Sa, A	mX, X	Ac	O	-	R	Ov
<i>Alopecurus Gerardi</i> Vill.	Sa, A	mH, H	Ac préf	M	-	?	Bo, Ov
<i>Anthoxanthum alpinum</i> Löve & Löve	Sa, A	H, mX	Ac	O	-	M	Ov
§ <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	C,M, (Sa)	M, mH	Ac	O	M	M	F, Bo, Ov
<i>Briza media</i> L.	C,M, Sa	I~	I	O	S	M	Bo, Ov
§ + <i>Bromus erectus</i> Huds.	C,M, (Sa)	mX, X	Ba préf	M	M	M	F, Bo, Ov
+ <i>Calamagrostis varia</i> (Schrad.) Host.	H, Sa	mX	Ba	O	S	S	F?
<i>Cynosurus cristatus</i> L.	C,M, Sa	M	I	M	R	R	Bo, Ov
§ <i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	C,M,Sa(A)	M, mX	Ac	O	S	S	Ov
<i>Festuca Halleri</i> All.	Sa, A	mX	Ac	O	-	?	Ov
<i>Festuca quadrifolia</i> Honck.	Sa, A	M	Ba préf	M	-	?	Ov
§ <i>Avenula pratensis</i> (L.) Dumort.	C,M, Sa	X	Ba préf	O	S	S	Ov
<i>Avenula versicolor</i> (Vill.) Lainz.	Sa, A	M	Ac	O	?	M	Ov
§ <i>Koeleria pyramidata</i> (Lam.) P.B.	C,M, Sa	X	Ba préf	O	S	M	Ov
§ <i>Koeleria vallesiana</i> (Honck.) Bert.	C,M,Sa,A	X	Ba st	O	-	?	Ov
§ <i>Melica ciliata</i> L.	C,M, (Sa)	X	Ba	O	?	S	?
§ <i>Phleum Bertolonii</i> D.C.	C,M, (Sa)	mX	I	M	B	R	Bo, Ov
§ <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten	C,M, Sa	X	Ba préf	O, M	S	S	F
§ <i>Poa alpina</i> L.	Sa, A	M, mX	Ba préf	E	B	R	Bo
+ <i>Poa Chaixii</i> Vill.	M, Sa, A	M	Ac	O	S	S	F, Bo
<i>Poa compressa</i> L.	C,M, (Sa)	X	Ba préf	M, O	R	R	Ov
§ + <i>Poa angustifolia</i> L.	C, M,	mX, X	I	M, O	R	R	F, Ov
<i>Bellardiochloa violacea</i> (Bell.) Chiov.	Sa, (A)	X	Ac préf	O	?	?	Ov
<i>Sesleria coerulea</i> (L.) Ard.	C,M,Sa,A	X, H	Ba	O	-	B	Ov
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) Richter	A	M	Ba préf	O	-	?	?

Mêmes symboles que pour le tableau I

+ Espèces de productivité moyenne (mais de qualité médiocre)

riches ou fumés. Comporte probablement plusieurs écotypes. Qualité fourragère moyenne, mais très peu productive.

– *Bromus erectus* Huds. (Brome dressé ou érigé)

Espèce très polymorphe, mais nettement plus productive que la plupart de celles figurant dans ce groupe. Riche en tiges durcissant rapidement, elle se rencontre surtout dans les prairies de fauche et pacages en situations sèches jusque vers 1 900 m.

– *Calamagrostis varia* (Schrad.) Host. (Calamagrostide des montagnes)

Espèce calcicole et thermophile, de productivité moyenne, mais de valeur fourragère mal connue.

– *Cynosurus cristatus* L. (Crételle)

Cette espèce, largement répandue en plaine, monte peu en altitude et est donc assez rare en Vanoise. Bien que très résistante au piétinement, elle se rencontre aussi bien dans les prairies de fauche (d'ailleurs souvent pâturées en arrière saison) que dans les pâturages. Très peu feuillue et à tiges durcissant rapidement, c'est un médiocre fourrage.

– *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (= *Avenella flexuosa* (L.) Drejer) (Canche flexueuse)

Espèce polymorphe, très acidophile, se rencontrant dans les pelouses à Nard. Sa productivité et sa qualité fourragère sont faibles.

– *Festuca Halleri* All. (Fétuque de Haller)

Espèce de haute altitude des pelouses rocailleuses bien exposées et peu enneigées (pelouses à Nard et à *Carex curvula* entre autres). Peu productive et à feuilles fines, elle est broutée notamment par les chamois, mais sa valeur fourragère est inconnue.

– *Festuca quadriflora* Honck. (Fétuque naine)

Mêmes caractéristiques que l'espèce précédente, mais localisée aux sols calcaires.

– *Avenula pratensis* (L.) Dumort. (Avoine des prés)

Espèce polymorphe des pelouses sèches, plus répandue à basse altitude, peu fournie en feuilles et durcissant rapidement.

– *Avenula versicolor* (Vill.) Lainz. (Avoine bigarrée)

De faible productivité, mais bien consommée par les animaux, ce qui est un avantage dans les pelouses à Nard ou à *Carex curvula* où on la rencontre habituellement.

– *Koeleria pyramidata* (Lam.) P.B. (Koellerie pyramidale)

Espèce répandue dans les terrains secs, surtout calcaires, (pacages à ovins) peu fournie en feuilles et durcissant rapidement.

– *Koeleria vallesiana* (Honck.) Bert. (Koelerie du Valais)

Espèce calcicole stricte, de mêmes caractéristiques que la précédente, mais acceptant des situations plus sèches et plus chaudes (vallée de l'Arc) et encore moins productive.

– *Melica ciliata* L. (Mélique ciliée)

Espèce polymorphe, limitée en Vanoise aux altitudes basses et aux situations chaudes et sèches (vallée de l'Arc). Peu productive, sa valeur fourragère est inconnue.

– *Phleum Bertolonii* D.C. (Fléole noueuse)

Espèce polymorphe de basse altitude, rare en Vanoise (vallées seulement), beaucoup moins productive et durcissant plus rapidement que la Fléole des prés (1^{er} groupe).

– *Phleum phleoides* (L.) Karsten (= *P. Boehmeri* Wibel) (Fléole de Boehmer)

Peu répandue en Vanoise, sauf dans les vallées moyennes de l'Arc et de l'Isère, sa productivité et sa qualité sont du même ordre que pour l'espèce précédente.

– *Poa alpina* L. (Paturin des Alpes)

Bien que d'excellente qualité fourragère et très appréciée du bétail, cette espèce très polymorphe, répandue dans les pâturages d'altitude, surtout fumés ou sur sol relativement riche, a été placée dans ce groupe en raison de sa très faible productivité.

– *Poa Chaixii* Vill. (= *P. sudetica* Haenke) (Paturin des Sudètes)

Souvent disséminée dans les prairies de fauche et les pâturages d'altitude sur sols acides, cette espèce, plutôt forestière à l'étage montagnard, a une productivité à peine moyenne et des feuilles assez rudes.

– *Poa compressa* L. (Paturin comprimé)

Espèce rare en Vanoise (vallées), de productivité et qualité fourragère faibles.

– *Poa angustifolia* L. (Paturin des prés à feuilles étroites)

A la différence de *Poa pratensis* à feuilles larges (voir 1^{er} groupe), cette espèce des terrains secs, localisée aux altitudes basses et moyennes (vallées) est moins productive et surtout de qualité fourragère nettement moindre.

– *Bellardiochloa violacea* (Bell.) Chiov. (Paturin violet)

Cette espèce qui ressemble à une Fétuque paraît assez peu répandue en Vanoise (on la rencontre notamment dans les pelouses sèches d'altitude en Haute Maurienne). Elle est peu productive et à feuilles raides.

– *Sesleria coerulea* (L.) Ard. (Seslerie bleue)

Espèce polymorphe, largement répandue dans les pelouses d'altitude sur sol calcaire, sur des pentes bien exposées et peu enneigées. Elle est appréciée des ovins, mais peu productive et très précoce.

Une sous-espèce (*ssp. uliginosa* (Opiz) Celak) se rencontre dans les pelouses marécageuses alimentées par des eaux riches en calcium.

- *Trisetum spicatum* (L.) Richter (= *T. subspicatum* (L.) P.B.) (Trisète en épi)

Espèce de haute altitude, rare en Vanoise (principalement en Maurienne) en situations peu enneigées. Faible productivité; valeur fourragère inconnue.

5) Cinquième groupe : Espèces non fourragères ou de productivité extrêmement faible, présentes en Vanoise dans les prairies, pelouses ou pâturages.

Nous ne ferons que les citer ici pour mémoire. Leur liste et leurs principales caractéristiques écologiques, dans la mesure où elles sont connues, figurent dans le tableau V.

TABLEAU V
Graminées non fourragères ou à très faible productivité

ESPECES	Groupe d'altitude	Type hydrique	Type ionique	Type trophique	Comportement	
					Coupe	Piétiné
§ <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.B.	C, M, (Sa)	mX, X	I	M	S	M
§ <i>Deschampsia coespitosa</i> (L.) P.B.	C, M, Sa	H~	I	M, E	M	R
<i>Festuca glauca</i> Hack. <i>ssp. macrophylla</i>	C, M, Sa	X	?	O	?	?
<i>Festuca paniculata</i> (L.) Schinz & Thell.	(M), Sa	mX, X	Ac	O	S	S
§ <i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaud.	C, M, Sa	X	Ba	O	-	?
§ <i>Festuca varia</i> Haenke	(M) Sa, A	X	Ac	O	?	?
§ <i>Helictotrichon sedenense</i> (Clarion ex D.C.) Holub	M, Sa	X	Ba	O	?	?
<i>Helictotrichon Parlatoresi</i> (Woods) Pilger	M, Sa, (A)	X	Ba préf	O	?	?
<i>Helictotrichon sempervirens</i> (Vill.) Pilger	Sa, A	X	Ba	O	?	?
<i>Koeleria cenisia</i> Reuter	Sa, A	X		O	-	?
§ <i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench	C, M, (Sa)	H~	I	O	S	S
<i>Nardus stricta</i> L.	(C), M, Sa (A)	M, mH~	Ac st.	O	S	R
§ <i>Poa supina</i> Schrad.	Sa, A	M, mH	I	E	-	R
<i>Poa bulbosa</i> L.	C, M, Sa	X	Ba préf	O	-	?
<i>Poa perconcinna</i> Edmonton	C, M, Sa, A	X		O	-	?
<i>Stipa capillata</i> L.	C, M	X	Ba	O	S	S
<i>Stipa pennata</i> L. <i>ssp. eriocaulis</i> (Borbas) Martinovsky	C, M, (Sa)	X	Ba	O	S	S

Mêmes symboles que pour le tableau I

Texte remis pour publication
en décembre 1978
(à suivre)

ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE LICHENS SAXICOLES DE HAUTE MONTAGNE PAR DES MÉTHODES STATISTIQUES MULTIDIMENSIONNELLES

par Juliette ASTA (1) et Bernard LACHET (2)

Introduction	150
I. - But du travail.....	151
II. - Matériel et méthodes	152
III. - Résultats et discussion.....	158
Conclusion	178
Bibliographie	179

Résumé. - Les analyses statistiques multidimensionnelles utilisées dans cette étude (analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales, classification ascendante hiérarchique) permettent de quantifier les corrélations existant entre :

- 89 relevés phytosociologiques de groupements lichéniques poussant dans les étages subalpin et alpin des Alpes françaises du Nord, sur roches plus ou moins décarbonatées en surface,

- 110 taxons lichéniques représentés dans au moins 5 relevés et caractérisés par leurs coefficients d'abondance-dominance,

- et 5 variables écologiques prises en compte (altitude, exposition, pente, teneur en CaCO_3 et pH de surface de la roche).

L'analyse factorielle des correspondances permet de confirmer l'existence de 3 associations lichéniques préalablement décrites, et de rediscuter les autres associations lichéniques. L'analyse en composantes principales permet d'affirmer que l'exposition et la teneur en CaCO_3 de la roche sont les deux facteurs décisifs, la pente jouant un rôle moins important.

Mots-clés : *Lichens saxicoles - Subalpin - Alpin - Alpes françaises du Nord - Phytosociologie - Écologie - Analyse factorielle des correspondances - Analyse en composantes principales - Classification ascendante hiérarchique.*

(1) Laboratoire de Biologie végétale. Domaine Universitaire BP 53, 38041 Grenoble Cedex.

(2) Laboratoire de Biologie végétale. Département de Recherche Fondamentale C.E.N. Grenoble 85X. 38041 Grenoble Cedex.

Summary. - PHYTOSOCIOLOGICAL AND ECOLOGICAL STUDIES OF HIGH MOUNTAIN LICHENIC SAXICOLOUS ASSOCIATIONS USING STATISTICAL MULTI-VARIATE METHODS.

The multivariate statistical methods used in this study (factor analysis, principal component analysis, single linkage cluster analysis) make possible the quantization of the correlations existing between :

- 89 phytosociological stand tables of lichenic associations growing in the alpine and subalpine levels of the Northern French Alps, on rocks, the surfaces of which are more or less decarbonated,

- 110 lichenic taxons present in at least 5 stand tables and characterized by their abundance-dominance coefficient,

- and 5 ecological variables taken into account (altitude, exposure, slope, surface CaCO_3 amount and pH of the rock).

The factor analysis enables us to confirm the existence of 3 lichenic associations previously described, and to argue about the others. The principal component analysis shows that the exposure and the CaCO_3 amount of the rock are two deciding factors, the slope playing a less important part.

Key-words : *Saxicolous lichens - Subalpine level - Alpine level - Northern french Alps - Phytosociology - Ecology - Factor analysis - Principal component analysis - Cluster analysis.*

INTRODUCTION

Les recherches lichénologiques entreprises dans le Parc National de la Vanoise depuis 1970 ont fait l'objet de plusieurs publications parues dans les Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise des années antérieures. Nous ne retiendrons ici que l'étude de quelques groupements lichéniques saxicoles et calcicoles du Parc National de la Vanoise (ASTA, CLAUZADE et ROUX, 1973) qui fut poursuivie par la suite, non seulement dans le massif de la Vanoise, mais également dans les étages subalpin et alpin d'autres massifs des Alpes, notamment en Haute-Savoie, dans les Alpes, les Alpes-Maritimes et le Nord des Alpes de Haute-Provence. Quelques relevés comparatifs ont été aussi effectués dans le Tyrol autrichien.

Cette étude écologique et phytosociologique (ASTA et ROUX, 1977) a permis de mettre en évidence six groupements lichéniques se développant sur des roches plus ou moins décarbonatées en surface, intermédiaires entre les roches non calcaires et les calcaires compacts (schistes calcaires, calcschistes, schistes gréseux, Flysch à Helminthoïdes, calcaires marneux, calcaires dolomiques, etc.), ainsi que quatre groupements lichéniques de transition.

Parallèlement, pour mieux connaître l'écologie des groupements lichéniques déterminés, nous avons choisi d'étudier l'influence d'un des facteurs écologiques intervenant qui nous paraissait jouer un rôle important et le plus aisé à mesurer, en l'occurrence le carbonate de calcium pur des roches. Les

résultats obtenus ont été suffisamment nombreux pour pouvoir faire l'objet de tests statistiques de deux sortes (ASTA et LACHET, 1978) :

- 1) des tests *a priori* permettant de confronter la classification phytosociologique à la teneur en CaCO_3 du substrat correspondant,
- 2) des tests *a posteriori* autorisant une classification des groupements décrits en fonction de ce même caractère.

L'étude méritait d'être étendue au plus grand nombre possible de facteurs écologiques : altitude, exposition, pente, humidité atmosphérique, humidité du support, température, luminosité, pH, porosité de la roche, etc. Si certains de ces facteurs sont aisément repérables sur le terrain, d'autres sont plus difficiles à évaluer et demandent pour être chiffrés des techniques de mesure élaborées. C'est la raison pour laquelle seuls ont été retenus les 89 relevés (sur la centaine effectuée) à propos desquels nous avons pu accéder aux variables écologiques suivantes :

- 1) facteurs topographiques : altitude, exposition du support, pente,
- 2) facteurs substratiques : teneur en CaCO_3 de la roche et pH de surface.

Dans l'ensemble des relevés, plus de 400 taxons lichéniques (espèces, sous-espèces, variétés ou formes) ont été déterminés. Tous ne sont pas présents dans tous les relevés et nous n'avons conservé que 110 d'entre eux signalés dans cinq relevés au moins. Les coefficients d'abondance-dominance de 110 taxons dans chaque relevé ont été retenus comme variables phytosociologiques.

I. - BUT DU TRAVAIL

Il s'agit :

- 1) d'établir une classification phytosociologique des relevés basée sur les coefficients d'abondance-dominance des taxons qui s'y trouvent,
- 2) de fonder une classification des taxons basée sur leurs coefficients d'abondance-dominance et de comparer ces classifications à la classification phytosociologique proposée précédemment (ASTA et ROUX, 1977),
- 3) d'établir une classification des 89 relevés en ne considérant que les cinq conditions écologiques retenues,
- 4) de voir dans quelle mesure, celles-ci permettent d'expliquer la classification phytosociologique obtenue en 1.

Seuls seront présentés les résultats marquant pour le biologiste, en évitant les redites par rapport aux travaux précédents (ASTA et ROUX, 1977; ASTA et LACHET, 1978) et les informations ne présentant d'intérêt que du seul point de vue de la statistique.

II. - MATÉRIEL ET MÉTHODES

A) MATÉRIEL UTILISÉ ET MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

Les 89 relevés phytosociologiques utilisés dans cette étude, ainsi que la classification phytosociologique provisoire établie à partir des principaux d'entre eux sont présentés dans le tableau I.

La liste des 110 taxons retenus est donnée dans le tableau II par ordre alphabétique des noms de genre.

La mesure des variables prises en compte a été effectuée :

- sur le terrain : pour l'estimation de l'altitude, de la pente, de l'exposition, du coefficient d'abondance-dominance des taxons déterminé selon l'échelle de BRAUN-BLANQUET,

- au laboratoire : pour la mesure de la teneur en CaCO_3 de la roche (ASTA et LACHET, 1978), et de son pH de surface. La mesure de ce dernier facteur a été effectuée de la façon suivante (ASTA, 1980) : sur chaque échantillon de roche prélevée, les lichens sont éliminés par grattage de manière à mettre à nu la zone d'altération de la roche située sous le thalle. Quelques gouttes d'une solution de KCl N/10 sont versées sur cette surface et le pH est mesuré à l'aide d'électrodes de contact au bout de 15 minutes. Pour chaque relevé, plusieurs mesures de pH de surface de la roche ont été effectuées, cinq quand cela était possible, moins quand la surface de contact était par trop réduite.

B) MÉTHODES STATISTIQUES (JAMBU, 1979; JAMBU et LEBEAUX, 1979)

La première matrice de données est constituée par les coefficients d'abondance-dominance des taxons : chaque ligne correspond à un relevé et chaque colonne à un taxon (fig. 1).

La seconde matrice est constituée par les variables écologiques ; elle comporte autant de lignes que de relevés et une colonne par variable écologique. Il faut noter que la variable originelle « exposition » (à distribution circulaire) a été scindée en deux variables orthogonales, à savoir, le sinus et le cosinus de l'azimut correspondant. Cette matrice comporte donc en fait six colonnes (fig. 1).

TABLEAU I
 Classification phytosociologique des six groupements étudiés (d'après ASTA et ROUX, 1977) avec indication des peuplements de transition et mention des relevés concernés.

Alliance provisoire : <i>Huilion macrocarpae-trullisatae</i>			Classe provisoire : <i>Aspicilietea candidae</i>							
			Ordre provisoire : <i>Aspicilietalia verruculosae</i>						Alliance provisoire : <i>Aspicilion mastrucatae</i>	
Peuplements à <i>Lecanora umbrosa</i>	<i>Stenhammarelletum turgidae</i>		<i>Lecideetum confluentis</i>		<i>Teloschistetum contortuplicati</i>		Association à <i>Acarospora badiofusca</i>		<i>Lecanoretum albulae</i>	
	sous-ass. typique	sous-ass. à <i>Protoblastenia rupestris v. rhodothecia</i>	sous-ass. septentrionale	sous-ass. méridionale	sous-ass. typique	sous-ass. à <i>Lecanora diaboli</i>	forme typique	forme à <i>Lecanora albula</i>	forme typique	forme appauvrie
	B1, B2 et B3	A1 à A8 AA à AH	D1 à D9	DA à DE	E1 à E8 EA à EH	FA à FF	F1 à F4	J1 à J9	JA à JG	

Peuplements de transition entre le *Stenhammarelletum turgidae* et le *Lecideetum confluentis* : C1 à C6

Peuplements de transition entre le *Teloschistetum contortuplicati* et le *Dermatocarpetum monstrosi* : G1 et G2

Peuplements de transition entre l'association à *Acarospora badiofusca* et le *Lecideetum confluentis* : H1, H2 et H3

Peuplements à *Caloplaca paulii* (faisant la transition entre le *Lecanoretum albulae* et le *Lecideetum confluentis*):
I1, I2, et I3

Liste alphabétique des 110 taxons lichéniques étudiés avec mention du sigle qui les symbolise

aa	<i>Acarospora badiofusca</i> (Nyl.) Th. Fr.
ab	<i>Acarospora cervina</i> (Pers.) Massal.
ac	<i>Acarospora hospitans</i> Magn.
ad	<i>Acarospora hospitans</i> f. <i>insolita</i> Asta et Roux
ae	<i>Acarospora impressula</i> Th. Fr.
af	<i>Acarospora veronensis</i> Massal.
ba	<i>Aspicilia calcarea</i> (L.) Mudd.
bb	<i>Aspicilia candida</i> (Anzi) Hue
bc	<i>Aspicilia candida</i> v. <i>flavoreagens</i> Asta et Roux
bd	<i>Aspicilia cheresina</i> (Müll. Arg.) Hue
be	<i>Aspicilia hoffmannii</i> (Ach.) Flag.
bf	<i>Aspicilia mastrucata</i> (Wahlenb.) Th. Fr.
bg	<i>Aspicilia permutata</i> (Zahlbr.) Clauz. et Rondon
bh	<i>Aspicilia polychroma</i> Anzi ssp. <i>hypertrophica</i> Asta et Roux v. <i>kalireagens</i> Asta et Roux
bi	<i>Aspicilia polychroma</i> ssp. <i>polychroma</i> v. <i>polychroma</i> Asta et Roux
bj	<i>Aspicilia polychroma</i> ssp. <i>polychroma</i> v. <i>rubrireagens</i> , Asta et Roux
bk	<i>Aspicilia polychroma</i> ssp. <i>polychroma</i> v. <i>verruculosa</i> nom. prov.
bl	<i>Aspicilia polychroma</i> ssp. <i>polychroma</i> v. <i>verruculosa</i> f. <i>perradiata</i> nom. prov.
ca	<i>Buellia epipolia</i> (Ach.) Mong. v. <i>epipolia</i>
cb	<i>Buellia subdispersa</i> Migula
da	<i>Caloplaca alpestris</i> (Ach.) Ozenda et Clauz.
db	<i>Caloplaca anchon-phoeniceon</i> Poelt et Clauz.
dc	<i>Caloplaca insularis</i> Poelt
dd	<i>Caloplaca lecideina</i> (Müll. Arg.) Clauz. et Rondon
de	<i>Caloplaca paulii</i> Poelt
df	<i>Caloplaca percrocata</i> (Arn.) Steiner
ea	<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.
eb	<i>Candelariella oleaginescens</i> Rondon v. <i>glebulosa</i> Asta, Clauz. et Roux
ec	<i>Candelariella vitellina</i> (Ehrht.) Müll. Arg.
fa	<i>Catillaria lenticularis</i> (Ach.) Th. Fr.
ga	<i>Catinaria acrustacea</i> (Hepp.) Vain.
ha	<i>Collema tenax</i> (Sw.) Ach. em. Deg.
hb	<i>Collema undulatum</i> Laur.
ia	<i>Dermatocarpon insulare</i> (Massal.) Migula
ib	<i>Dermatocarpon miniatum</i> (L.) Mann. v. <i>miniatum</i>
ja	<i>Glypholecia scabra</i> (Pers.) Müll. Arg.
ka	<i>Huilia macrocarpa</i> (D.C.) Hertel v. <i>trullisata</i> (Arnold) Hertel
la	<i>Lecanora albula</i> (Nyl.) Hue,
lb	<i>Lecanora badia</i> (Hoffm.) Ach. v. <i>cinereobadia</i> Harm.
lc	<i>Lecanora ceracea</i> (Arn.) Stizenb.
ld	<i>Lecanora diaboli</i> Frey et Poelt
le	<i>Lecanora diffracta</i> (Poetsch.) Ach.
lf	<i>Lecanora dispersa</i> (Pers.) Röhl. f. <i>dispersa</i>
lg	<i>Lecanora dispersa</i> (à couronne parathéciale bleue)
lh	<i>Lecanora dispersa</i> f. <i>pruinosa</i> Anzi
li	<i>Lecanora dispersoareolata</i> (Schaer.) Lamy
lj	<i>Lecanora eminens</i> Asta, Clauz. et Roux
lk	<i>Lecanora flavida</i> Hepp.
ll	<i>Lecanora muralis</i> (Schreb.) Rabenh.
lm	<i>Lecanora polytropa</i> (Ehrht.) Th. Fr.
ln	<i>Lecanora polytropa</i> v. <i>alpigena</i> (Ach.) Schaer.
lo	<i>Lecanora subcandida</i> (Arn.) Lettau
ma	<i>Lecidea atrobrunnea</i> (Ram.) Schaer. v. <i>atrobrunnea</i>

mb	<i>Lecidea atrobrunnea v. leprosolimbata</i> (Arn.) Migula
mc	<i>Lecidea conferenda</i> Nyl.
md	<i>Lecidea confluenscens</i> Nyl.
me	<i>Lecidea jurana</i> Schaer. v. <i>jurana</i>
mf	<i>Lecidea marginata</i> Schaer.
mg	<i>Lecidea nivalis</i> Anzi
mh	<i>Lecidea speirea</i> Ach. v. <i>alpina</i> (Hepp ex Arnold) Hertel
mi	<i>Lecidea speirea v. speirea</i>
mj	<i>Lecidea speirea v. trullisata</i> (Krempel.) Arn
mk	<i>Lecidea speirodes</i> Nyl.
ml	<i>Lecidea tessellata</i> Floerke v. <i>caesia</i> (Anzi) Arn.
mm	<i>Lecidea transitoria</i> Arn.
mn	<i>Lecidea ultima</i> Th. Fr.
mo	<i>Lecidea umbonata</i> (Schaer.) Mudd.
na	<i>Lecidella carpathica</i> Koerber
nb	<i>Lecidella endolitheia</i> (Lynge) Hertel et Leuckert
nc	<i>Lecidella spitzbergensis</i> (Lynge) Hertel et Leuckert f. <i>portensis</i>
nd	<i>Lecidella spitzbergensis</i> f. <i>spitzbergensis</i>
ne	<i>Lecidella stigmatea</i> (Ach.) Hertel et Leuckert K +
nf	<i>Lecidella stigmatea</i> K -
ng	<i>Lecidella stigmatea</i> f. <i>egena</i> (Krempel.) Magn.
oa	<i>Pertusaria flavicans</i> Lamy em. Erichs
ob	<i>Pertusaria lactea</i> (L.) Arn.
pa	<i>Polyblastia fuscoargillacea</i> Anzi v. <i>cinerea</i> Müll. Arg.
pb	<i>Polyblastia fuscoargillacea v. fuscoargillacea</i>
pc	<i>Polyblastia intercedens</i> (Nyl.) Lönn.
pd	<i>Polyblastia ventosa</i> Arn.
qa	<i>Protoblastenia incrustans</i> (DC.) Steiner f. <i>coniasis</i> (Massal.) Zahlbr.
qb	<i>Protoblastenia rupestris</i> (Scop.) Steiner ssp. <i>albida</i> , Asta, Clauz. et Roux.
qc	<i>Protoblastenia rupestris v. rhodothecia</i> , Asta, Clauz. et Roux.
qd	<i>Protoblastenia rupestris v. rupestris</i>
ra	<i>Rhizocarpon atroflavescens</i> Lynge
rb	<i>Rhizocarpon disporum</i> (Naeg.) Müll. Arg.
rc	<i>Rhizocarpon excentricum</i> (Ach.) Arn.
rd	<i>Rhizocarpon geographicum</i> (L.) DC.
re	<i>Rhizocarpon saanaense</i> Räs.
rf	<i>Rhizocarpon umbilicatum</i> (Ram.) Flag. f. <i>pseudospireum</i> (Th. Fr.) Asta, Clauz. et Roux.
sa	<i>Rinodina bishoffii</i> (Hepp) Massal. (à thalle bien développé)
sb	<i>Rinodina bishoffii v. bishoffii</i>
sc	<i>Rinodina bishoffii v. immersa</i> Koerb.
sd	<i>Rinodina castaneomela</i> (Nyl.) Arn.
se	<i>Rinodina ocellata</i> (Hoffm.) Arn.
sf	<i>Rinodina oreina</i> (Ach.) Massal.
ta	<i>Sarcogyne algoviae</i> Magn.
ua	<i>Sporastatia testudinea</i> (Ach.) Massal.
va	<i>Staurothele clopima</i> (Wahlenb.) Th. Fr.
wa	<i>Stenhammarella turgida</i> (Ach.) Hertel
xa	<i>Teloschistes contortuplicatus</i> (Ach.) Clauz. et Rondon
ya	<i>Thelidium pyrenophorum</i> (Ach.) Mudd. f. <i>intermedium</i> , Asta, Clauz. et Roux.
yb	<i>Thelidium pyrenophorum</i> f. <i>ungeri</i> (Flot.) Asta, Clauz. et Roux.
za	<i>Verrucaria hiascens</i> (Ach.) Hepp.
zb	<i>Verrucaria mortarii</i> Lamy
zc	<i>Verrucaria nigrescens</i> Pers.
zd	<i>Verrucaria tristis</i> (Massal.) Kremp. f. <i>albida</i> Asta, Clauz. et Roux.
ze	<i>Verrucaria tristis</i> f. <i>tristis</i>
.1	<i>Xanthoria elegans</i> (Link.) Th. Fr. v. <i>ectaniza</i> (Nyl.) Clauz.
.2	<i>Xanthoria elegans v. elegans</i>

Relevés	ESPECES						ESPECES		Variables écologiques					
	1	2	3	4	5	6	109	110	Altitude	Exposition	Pente en °	CaCO ₃ %	pH	
F D														
F E	1	0	1	1	0	0	0	+	2 290	ESE	70	25,0	6,3	
F F	1	0	+	0	0	0	0	2	2 200	S	90	2,6	6,7	
G 1	0	0	1	0	+	+	0	1	1 690	SSW	50	54,6	6,0	
G 2														

matrice 1

matrice 2

FIG. 1. - Exemple de matrice de données :

- dans la matrice 1, les espèces sont indiquées par le coefficient d'abondance-dominance dans chaque relevé auquel on affecte la valeur du recouvrement moyen de l'espèce (en %) de la façon suivante :

+	1	2	3	4	5	absence
0,1	2,5	15	37,5	62,5	87,5	0
- dans la matrice 2, dans chaque relevé, les variables écologiques sont indiquées dans leur valeur exacte (à noter que la variable exposition a été dédoublée en sinus et cosinus de l'azimut correspondant, à cause du caractère circulaire de sa distribution).

Le fichier des données est ensuite saisi sur cartes perforées. Plusieurs techniques statistiques multidimensionnelles ont été mises en œuvre :

- l'analyse factorielle des correspondances,
- l'analyse en composantes principales,
- la classification ascendante hiérarchique.

1. Analyse factorielle des correspondances

a) Son but

Cette méthode permet d'interpréter un tableau de contingence à deux entrées, chacune des lignes ou colonnes de ce tableau correspondant à une modalité qualitative des variables ou individus.

Ici, elle permet de visualiser :

- les différences ou ressemblances phytosociologiques :
 - entre espèces : une espèce ressemble à une autre lorsqu'elle se trouve fréquemment associée aux (ou dissociée des) mêmes autres espèces,

- entre relevés : un relevé ressemble à un autre lorsqu'il comporte presque les mêmes espèces avec des coefficients d'abondance-dominance semblables.

- les relations phytosociologiques entre espèces et relevés (une espèce est très caractéristique d'un relevé lorsqu'elle y est prépondérante).

b) Son processus

La matrice de données à n lignes (relevés) et p colonnes (taxons) peut être représentée par des points d'un espace à p ou à n dimensions. La proximité ou l'éloignement de ces points rendent compte de la similitude ou de la dissemblance des ensembles de coordonnées qu'ils représentent.

Les nuages de points sont projetés sur un plan choisi de telle sorte que la visualisation obtenue ne soit pas trop déformée par rapport à la configuration réelle du nuage dans l'espace original. Le meilleur plan est celui duquel les points sont les plus proches; c'est donc sur ce plan que la projection du nuage est la plus étalée. Les proximités entre points ont d'autant plus de sens que les points sont éloignés de l'origine des axes.

2. Analyse en composantes principales

a) Son but

Elle permet de visualiser :

- des corrélations entre variables,
- des différences ou ressemblances des individus selon ces variables.

Dans le cas présent, elle permet de visualiser :

- les corrélations positives, négatives ou non significatives entre variables écologiques,
- les différences ou ressemblances écologiques entre relevés.

b) Son processus

Chaque relevé est représenté par un point dans l'espace des variables écologiques (à 6 dimensions).

La conformation du nuage des points représentatifs est visualisée par projection sur un plan; les extrémités des vecteurs unitaires des variables originelles sont également projetées sur ce plan, et plus leurs points de projection sont proches, plus ces variables sont corrélées.

L'examen des positions relatives des points représentatifs des relevés et des variables permet de dégager les caractéristiques écologiques essentielles des divers relevés.

3. Classification ascendante hiérarchique

a) Son but

Elle permet de classer des individus caractérisés par plusieurs variables originelles, ou composantes principales ou facteurs principaux.

Ce classement s'effectue par agrégation des individus entre lesquels est définie une distance; dans notre cas, nous avons utilisé celle du χ^2 , les agrégats étant formés d'après le critère de la variance maximale entre agrégats.

L'objectivité de la méthode doit être nuancée par le fait qu'un changement de distance ou de critère d'agrégation est susceptible de modifier légèrement les contours des agrégats formés. Ainsi, lorsque deux groupes sont proches, l'appartenance des individus limitrophes ne doit pas être interprétée d'une façon trop catégorique.

Dans le cas présent, la classification ascendante a permis de classer :

- après une analyse factorielle des correspondances, les relevés caractérisés par les coefficients d'abondance-dominance des espèces qui s'y trouvent et les espèces elles-mêmes,
- après une analyse en composantes principales, les relevés caractérisés par les variables écologiques.

b) Son processus

Dans un espace à plusieurs dimensions, des distances généralisées peuvent être calculées entre tous les couples de points possibles parmi n points.

Le couple de points présentant la plus faible distance est remplacé par son barycentre. Les distances sont alors recalculées entre tous les couples de points possibles parmi les n-1 points restants. Le couple présentant la plus faible distance est aussi remplacé par son barycentre, etc. Nous obtenons ainsi de proche en proche une classification arborescente des points.

III. - RÉSULTATS ET DISCUSSION

A) ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE

(par analyse factorielle des correspondances et classification ascendante hiérarchique)

Les données des relevés et des taxons ont été soumises à l'analyse factorielle des correspondances et à une classification ascendante hiérarchique dont les résultats se complètent tant pour les relevés que pour les taxons lichéniques.

1. Analyse des relevés

a) Résultats

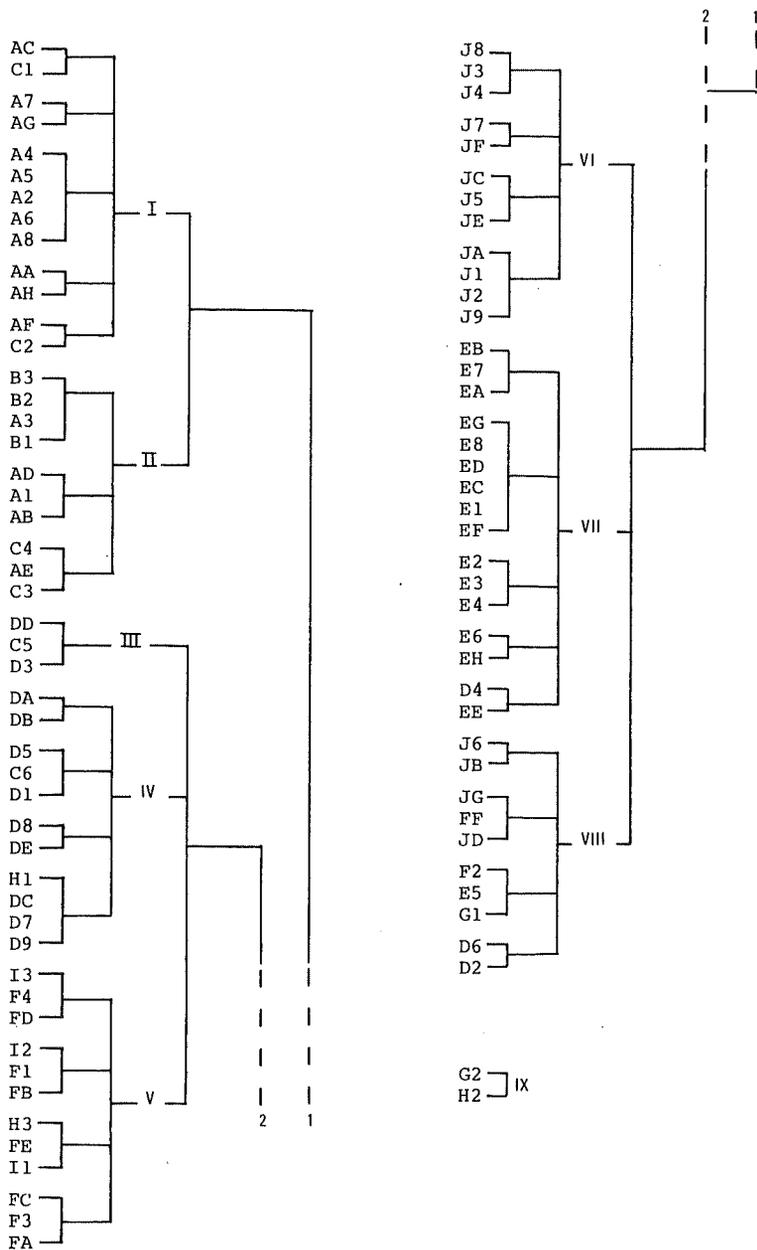
La classification ascendante hiérarchique obtenue à partir des relevés est donnée dans le tableau III. Les plans de projection ont été réalisés par rapport

TABLEAU III

Classification ascendante hiérarchique

des 89 relevés basée sur les coefficients d'abondance-dominance des 110 taxons.

(La signification des sigles des relevés est indiquée dans le tableau I).



aux axes 1 et 2, 1 et 3, et 2 et 3. Seul le graphique réalisé sur le plan d'axes 1, 3 (fig. 2) présentant les groupes bien individualisés a été conservé ici.

L'arbre de classification permet, dans un premier temps, de différencier deux ensembles très disproportionnés, l'un rassemblant 87 relevés, l'autre, 2 relevés seulement. Dans le premier ensemble, on peut distinguer 8 groupes (de I à VIII) pouvant être réunis en 3 sous-ensembles; le deuxième ensemble constitue à lui seul le groupe IX.

Les 9 groupes sont disposés sur le graphique *grosso modo* selon les deux bras d'un V renversé et tous les groupes sont nettement individualisés.

Dans l'ensemble, on remarque, à gauche, les relevés A et B, dans les groupes I et II, et à droite les relevés E, F, J (ainsi que G, H et I) dans les groupes V, VI, VII et VIII. Ces constatations peuvent s'expliquer à la lumière des observations recueillies sur le terrain. Ainsi, on peut dire que les deux premiers groupes correspondent à des groupements lichéniques poussant sur parois nord, recevant une faible luminosité, soumis à des températures généralement basses et des amplitudes thermiques faibles, à une humidité plutôt élevée et à un enneigement souvent long. Les autres correspondent à des groupements poussant en exposition sud, donc soumis à une luminosité généralement forte, à des amplitudes thermiques grandes, à des variations hygrométriques également fortes et ne pouvant supporter qu'un faible enneigement.

Entre les deux, à la pointe du V, sont localisés les relevés D et quelques relevés C (C5 et C6) appartenant à des groupements orientés le plus souvent au Nord (plus rarement à l'Est, Ouest ou Ouest-Sud-Ouest) soumis à une luminosité moyenne, des températures et une humidité moyennement élevées, et ne pouvant supporter qu'un enneigement moyennement long. Les relevés correspondent, par conséquent, à des groupements d'écologie intermédiaire entre celle des deux groupes précédents.

Ainsi, bien que n'ayant pas été prises en considération dans ce type d'analyse, certaines caractéristiques écologiques non mesurées mais observées sur le terrain, aident à l'interprétation de la disposition des ensembles obtenus.

Sans tenir compte de la classification phytosociologique établie précédemment, donc en absence d'*a priori* et sans risque de subjectivité, l'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique mettent en évidence (fig. 2) :

- des ensembles où les relevés sont bien rassemblés et éloignés du point d'origine des axes : groupes I et II qui peuvent être conservés réunis, groupe V, groupe VI et groupe VII,
- deux ensembles plus étendus : groupe IV et groupe VIII.

Pourraient donc être conservés comme associations différentes les ensembles de relevés formés par :

- les groupes I et II à la fois,
- le groupe V,
- le groupe VI,
- le groupe VII,
- le groupe IV bien que plus étalé, auquel peut être éventuellement réuni le groupe III.

Le groupe VIII dont la position peu éloignée de l'origine des axes et qui se trouve intermédiaire entre les groupes IV, VI et VII, apparaît moins bien défini. Il semble difficile de grouper ces relevés en une association.

Enfin, il faudrait éliminer les relevés du groupe IX, très nettement séparés des autres par la classification ascendante hiérarchique.

Cette analyse permet donc de souligner les groupes extrêmes de relevés (groupes I et II, V, VI, VII), d'éliminer les relevés trop différents des plus typiques (groupe IX), de réunir à d'autres des relevés considérés comme appartenant à des peuplements de transition (relevés C, H et I). Elle permet aussi de situer la position intermédiaire de certains groupements entre d'autres (groupe IV entre groupes I et II, et groupe V) et de tenir compte du fait que certains relevés (groupe VIII) forment un ensemble trop peu éloigné de l'origine des axes pour être considérés comme typiques. Ces relevés occupent en somme une position marginale à celle des autres associations. Cela permet de souligner une fois de plus que la nature ne se soumet pas toujours à des classifications strictes.

b) *Comparaison avec la classification phytosociologique préétablie (ASTA et ROUX, 1977)*

Dans le détail, la comparaison peut être faite d'une manière plus affinée entre les groupes obtenus, d'une part, avec l'analyse factorielle des correspondances et la classification ascendante hiérarchique, d'autre part, avec la classification phytosociologique établie précédemment.

• Similitudes :

Les groupes I et II rassemblent tous les relevés du *Stenhammaretum turgidae* (relevés A) et des peuplements à *Lecanora umbrosa* (relevés B).

Le groupe IV réunit une grande partie des relevés du *Lecideetum confluentis* (relevés D).

Le groupe V contient la plupart des relevés de l'association à *Acarospora badiofusca* (relevés F) et les trois relevés des peuplements à *Caloplaca paulii* (relevés I).

Le groupe VI ne possède que des relevés du *Lecanoretum albulae* (relevés J).

Le groupe VII rassemble presque tous les relevés du *Teloschistetum contortuplicati* (relevés E).

Les relevés C qui correspondent au peuplement de transition entre le *Stenhammaretum turgidae* et le *Lecideetum confluentis* sont bien localisés à proximité de ces associations, et se partagent entre les groupes I, II, III et IV.

Les relevés I des peuplements à *Caloplaca paulii* forment la transition entre le *Lecideetum confluentis* et le *Lecanoretum albulae*. Leur situation correspond bien à cette position mais par cela même, ils se rapprochent fortement de l'association à *Acarospora badiofusca* (relevés F), sans doute à cause de la présence d'espèces communes à cette dernière association et au *Lecanoretum albulae* (*Rhizocarpon atroflavescens*, *Acarospora hospitans* f. *insolita*, *Aspicillia mastrucata* et *A. polychroma* v. *polychroma*), ainsi que par celle

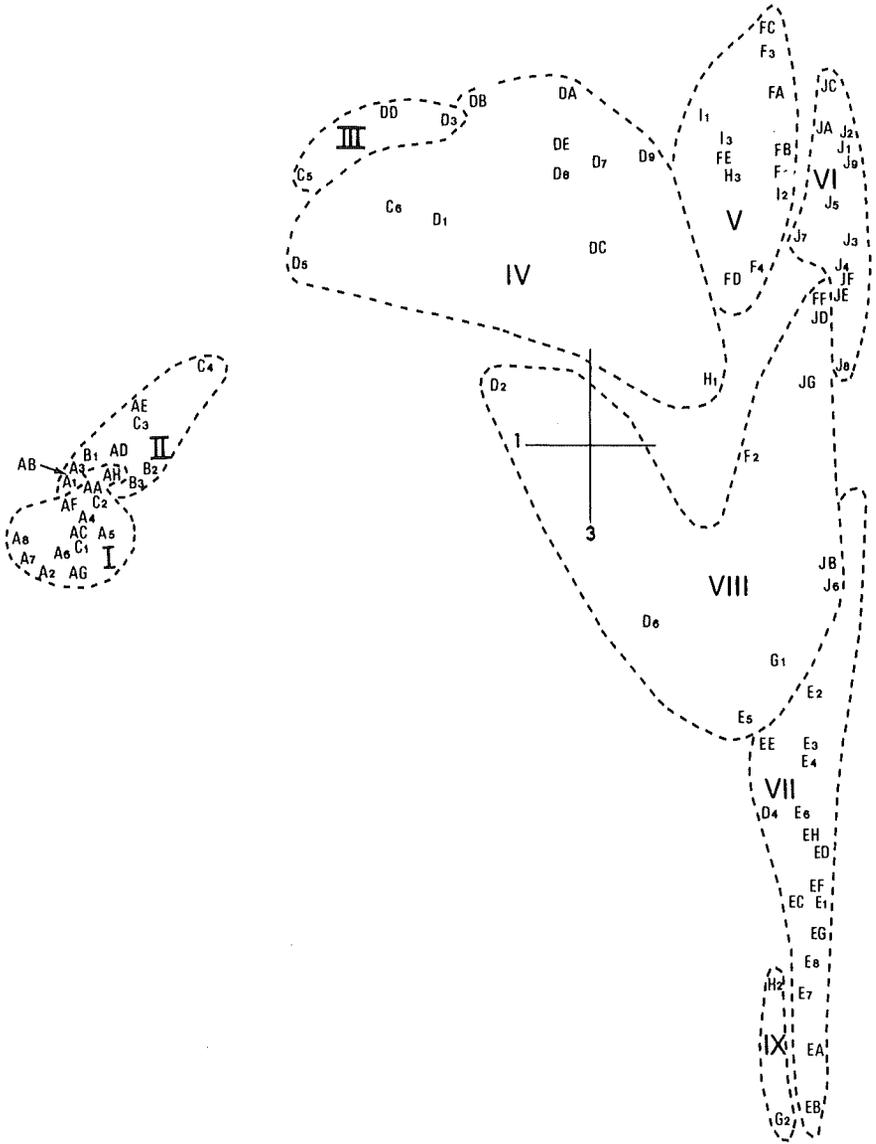


FIG. 2. - Représentation des 89 relevés par projection dans le plan factoriel 1,3 (axe 1 horizontal, axe 3 vertical). Les 9 groupes de relevés délimités en pointillés résultent d'une classification ascendante hiérarchique (tabl. III).

LICHENS SAXICOLES DE HAUTE MONTAGNE

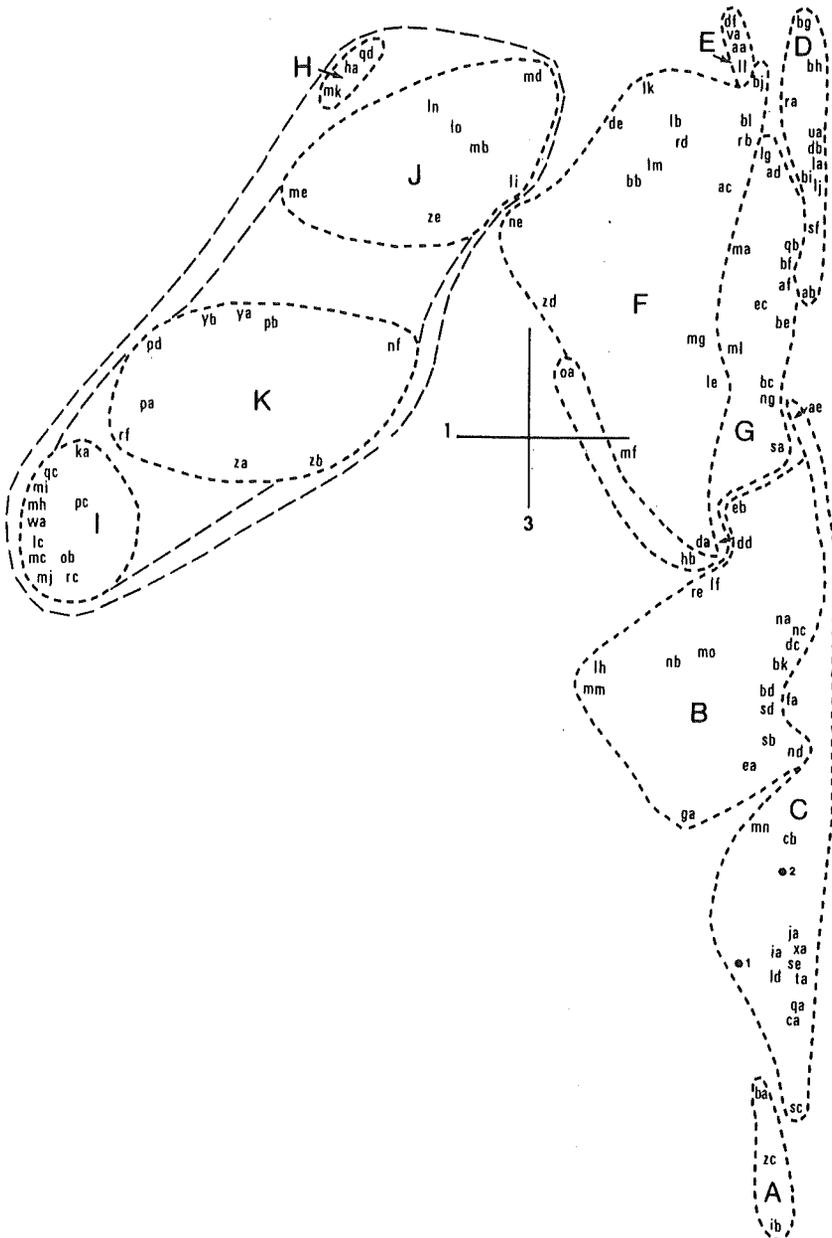


FIG. 3. - Représentation des 110 taxons lichéniques par projection dans le plan factoriel 1,3 (axe 1 horizontal, axe 3 vertical). Les 11 groupes de taxons délimités en pointillés fins résultent d'une classification ascendante hiérarchique (tabl. IV). Les pointillés larges correspondent à des niveaux moins élémentaires de cette classification.

d'espèces plutôt calcifuges (*Rhizocarpon geographicum*, *R. disporum*, *Acarospora veronensis*, *Lecanora diffracta* et *L. polytropa*).

Parmi les relevés H du peuplement de transition entre le *Lecideetum confluentis* et l'association à *Acarospora badiofusca*, deux relevés (H1 et H3) ont une situation qui confirme cette position phytosociologique.

Les deux relevés G appartenant au groupement de transition entre le *Teloschistetum contortuplicati* et le *Dermatocarpetum monstrosi* sont bien situés à proximité des relevés de la première de ces associations, la seconde n'ayant pas été étudiée ici.

• Points de discussion

Si l'on retrouve, en gros, des groupes correspondant aux relevés des différentes associations décrites, quelques relevés semblent localisés d'une manière un peu étonnante et leur localisation mérite quelques explications.

Les relevés I des peuplements à *Caloplaca paulii* sont situés près de la majorité des relevés F de l'association à *Acarospora badiofusca* (groupe V). En fait, ce peuplement fait transition entre le *Lecideetum confluentis* (relevés D) et le *Lecanoretum albulae* (relevés J) et il est bien situé ici. Mais la projection selon les axes (1, 2) montre le groupe V éloigné du groupe VI, et les relevés I sont nettement proches des relevés F : ce peuplement qui doit être étudié de manière plus approfondie serait peut-être plus proche de l'association à *Acarospora badiofusca* qu'il n'a été situé, d'autant plus que, à part *Caloplaca paulii*, les espèces caractéristiques du *Lecideetum confluentis* y sont peu nombreuses (*Verrucaria tristis*, *Lecidea confluens*, *Lecanora dispersoareolata*) et que les caractéristiques du *Lecanoretum albulae* n'y sont pas les plus représentatives (*Acarospora cervina*, *Protoblastenia rupestris* ssp *albida*).

Le groupe VIII est véritablement un groupe intermédiaire où l'on retrouve 2 relevés D du *Lecideetum confluentis*, 2 relevés F de l'association à *Acarospora badiofusca*, 4 relevés J du *Lecanoretum albulae*, un seul relevé E du *Teloschistetum contortuplicati* et un seul relevé G du peuplement de transition entre ce dernier groupement et le *Dermatocarpetum monstrosi*, ce qui montre une certaine ressemblance entre ces peuplements par l'affinité des espèces qui s'y trouvent.

Le groupe VII possède tous les relevés E du *Teloschistetum contortuplicati* sauf un, et le relevé D4 du *Lecideetum confluentis* dont la position est surprenante. En effet, aucune des espèces caractéristiques du *Teloschistetum* n'est observée dans ce relevé qui, par ailleurs possède la plupart des caractéristiques du *Lecideetum confluentis*. Seule la présence fortement marquée d'espèces nitrophiles telles que *Xanthoria elegans* (coefficient d'abondance-dominance 3) et sa variété *ectaniza*, *Lecanora dispersa*, *Candelariella aurella* permettrait d'expliquer la situation très éloignée de ce relevé des autres relevés D et sa proximité des relevés du *Teloschistetum*, association fortement nitrophile. La localisation du relevé D6 dans le groupe VIII s'expliquerait de même. Cela nécessiterait d'ailleurs sûrement de grouper ces relevés dans un faciès nitrophile du *Lecideetum confluentis*, faciès qui n'a pas été séparé explicitement au préalable.

En ce qui concerne les relevés H, le fait que les trois relevés se retrouvent chacun dans des groupes différents soulignerait l'inutilité d'avoir créé un groupement intermédiaire entre l'association à *Acarospora badiofusca* et le *Lecideetum confluentis*.

Enfin le rapprochement des deux relevés G2 et H2 dans un groupe à part (groupe IX) ne s'expliquerait que par la dissemblance que ces relevés présentent vis-à-vis de l'ensemble des autres relevés.

Signalons que les grands ensembles obtenus par la classification hiérarchique ascendante ne sont pas toujours conformes à la classification phytosociologique proposée précédemment (tabl. I).

Les groupes I et II (concernant les relevés du *Stenhammaretum turgidae* et des peuplements à *Lecanora umbrosa*) sont réunis dans un premier ensemble qui correspond à l'alliance provisoire de l'*Huilion macrocarpae trullisatae*. Les groupes III à VIII sont tous réunis en fin de classification dans un même ensemble qui correspond bien à la classe de l'*Aspicilietea candidae* (tabl. III).

Mais dans le détail, les réunions fournies par la classification ascendante hiérarchique ne correspondent pas à celles qui sont données par la classification phytosociologique : en effet, les groupes III, IV et V qui sont réunis recouvrent la majorité des relevés du *Lecideetum confluentis* et de l'association à *Acarospora badiofusca*, et les groupes VI, VII et VIII contiennent surtout les relevés du *Teloschistetum contortuplicati* et du *Lecanoretum albulae*. Cette constatation inciterait donc à rediscuter la classification phytosociologique préétablie et souligne, une fois de plus, la difficulté de fournir une classification satisfaisante des groupements végétaux, et même, le bien fondé d'une telle classification, alors que la nature propose de nombreux intermédiaires.

2. Analyse des taxons

Le tableau IV présente la classification ascendante hiérarchique réalisée à partir des taxons lichéniques utilisés. Seul le graphique obtenu sur le plan de projection 1,3 (fig. 3) a été conservé.

a) Résultats

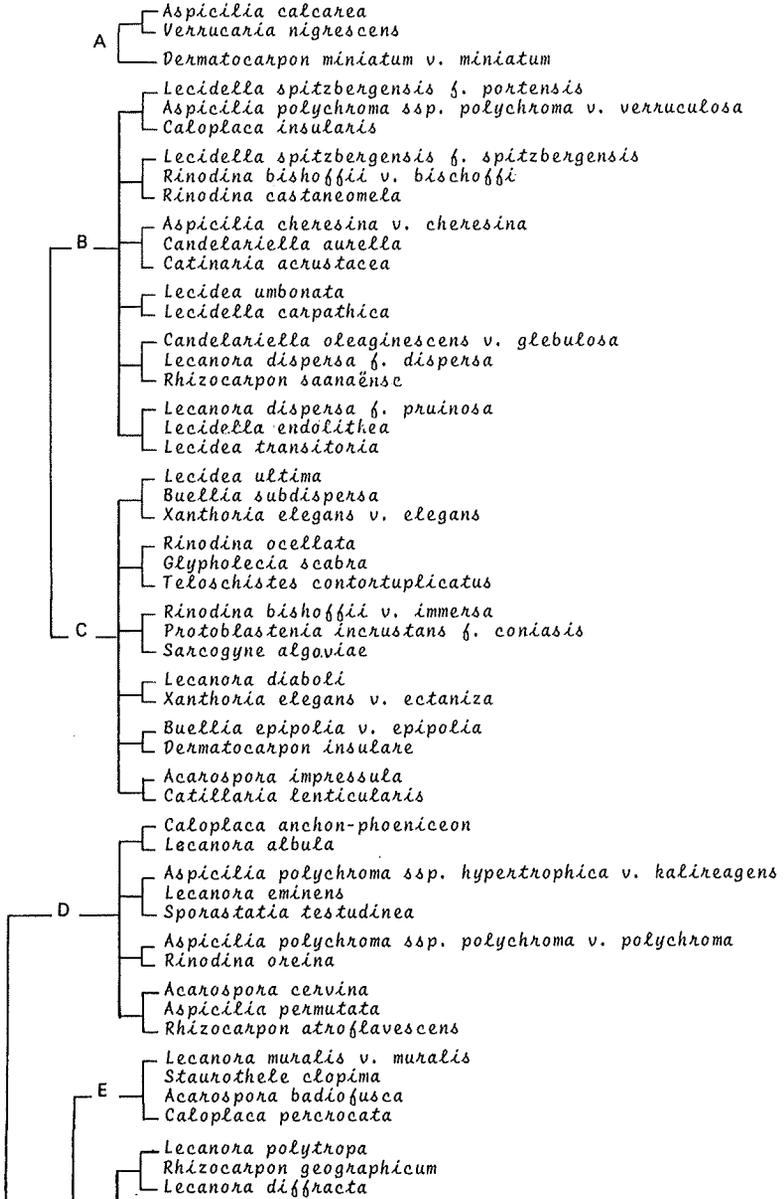
Onze groupes (de A à K) peuvent être aisément visualisés sur le graphique; leur disposition ressemble à celle des relevés et suit la forme d'un V renversé. Il faut noter que les 11 groupes détaillés par cette classification peuvent être rassemblés en 4 ensembles ayant la composition suivante :

- le groupe A seul,
- les groupes B et C,
- les groupes D, E, F et G,
- les groupes H, I, J et K.

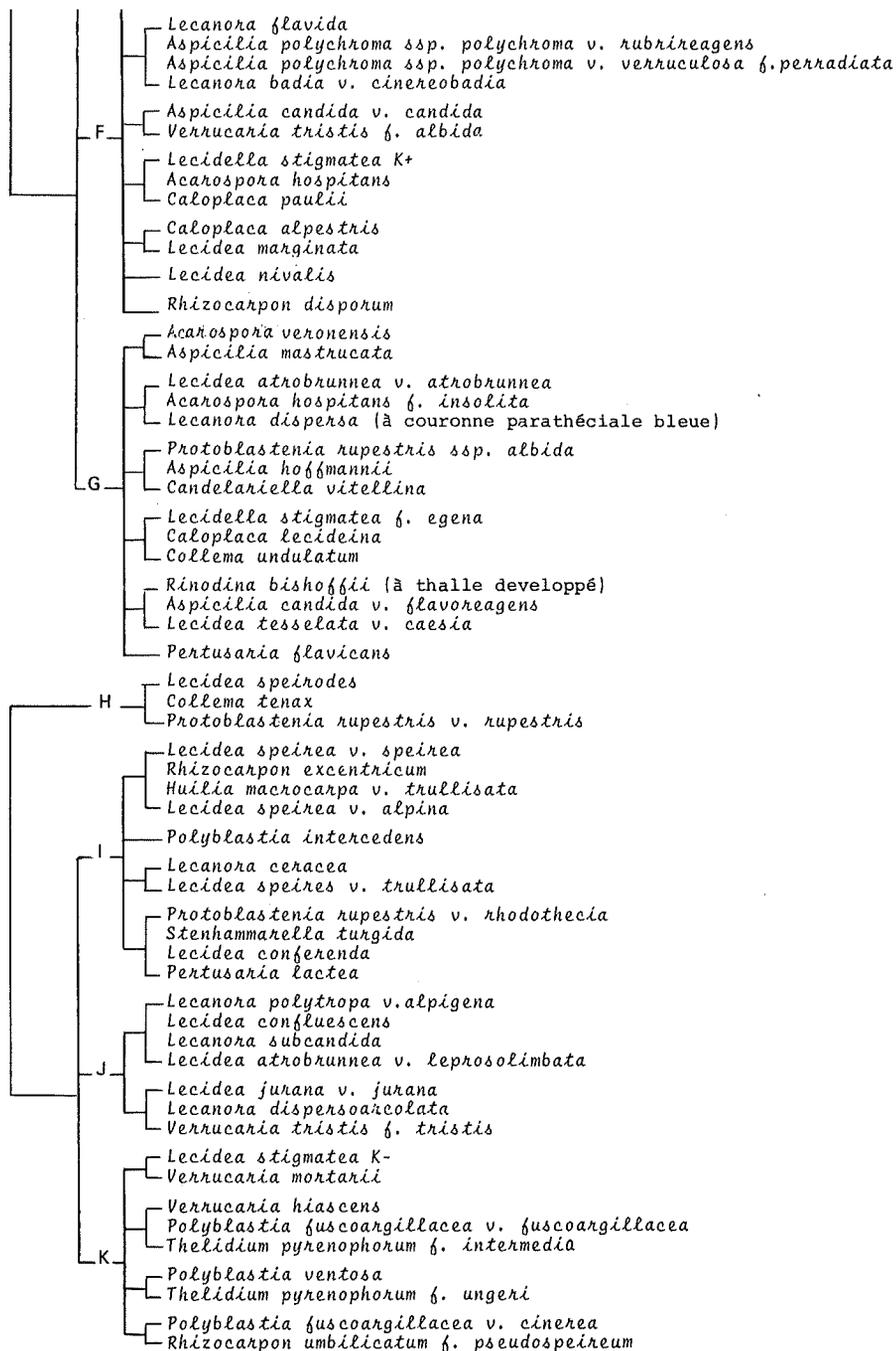
• Le groupe A réunit trois espèces présentant le minimum de présence dans l'ensemble des relevés, moyennement à très calcicoles et bien développées dans des groupements de plus basse altitude non pris en considération ici.

• Le groupe C qui rassemble des espèces poussant en exposition sud et sur roches riches en CaCO_3 se trouve relié au groupe B qui réunit des espèces

TABLEAU IV
 Classification ascendante hiérarchique des 110 taxons lichéniques
 basée sur leurs coefficients d'abondance-dominance dans les 89 relevés.



LICHENS SAXICOLES DE HAUTE MONTAGNE



également photophiles et plutôt calcicoles, mais pouvant pousser aussi dans d'autres groupements.

- Dans le groupe F se retrouvent des espèces dans l'ensemble moins calcicoles que les précédentes et moins exigeantes en lumière. A ce groupe est relié le groupe G très voisin, dans lequel apparaissent des espèces moins exigeantes vis-à-vis de la teneur en CaCO_3 de la roche. Puis vient se joindre le groupe E, petit groupe correspondant essentiellement à des espèces calcifuges à très peu calcicoles. E, F et G constituent ainsi des groupes intermédiaires entre les ensembles B, C et J, K. Enfin, vient se réunir aux groupes E, F et G, le groupe D correspondant essentiellement à des espèces photophiles et poussant sur roches pauvres en CaCO_3 .

- Les groupes J et K sont réunis dans un même ensemble dont les espèces poussent sur des roches moyennement riches en CaCO_3 et peu exigeantes vis-à-vis de la lumière. A ces groupes est relié le groupe I qui rassemble des espèces sciaphiles.

- Enfin, malgré la faible représentation des espèces qu'il rassemble, le groupe H se rattache aux précédents, à cause de la présence plus importante de *Lecidea speirodes* (mk) d'écologie voisine de celle des espèces du groupe J.

b) Comparaison avec la classification phytosociologique préétablie (ASTA et ROUX, 1977)

Lorsqu'on fait la comparaison avec la classification phytosociologique préétablie, on s'aperçoit que :

- les espèces du groupe C correspondent à des espèces bien représentées dans le *Teloschistetum contortuplicati*,
- le groupe B correspond à des espèces poussant dans différents groupements phytosociologiques,
- dans le groupe F se retrouvent des espèces appartenant à l'association à *Acarospora badiofusca* et au *Lecideetum confluentis*,
- le groupe E correspond surtout à des espèces de l'association à *Acarospora badiofusca*,
- les espèces du *Lecanoretum albulae* se retrouvent essentiellement dans le groupe D, mais certaines sont présentes dans le groupe G,
- les groupes J et K représentent assez bien les espèces du *Lecideetum confluentis*,
- le groupe I correspond au *Stenhammaretum turgidae*,
- enfin les groupes H et A n'appartiennent à aucun des groupements phytosociologiques antérieurement décrits.

3. Analyse des rapports entre relevés et taxons

a) Interprétation des résultats

Il résulte des observations précédentes, que l'on peut essayer de chercher, à la lumière des connaissances sur l'écologie des espèces observées sur le

terrain, la correspondance existant entre les groupes de relevés obtenus d'une part, et les groupes de taxons d'autre part.

Ainsi, en commençant par la gauche des figures 1 et 2 nous pouvons distinguer 6 ensembles qui sont les suivants :

1) Le premier comprend les groupes de relevés I et II auxquels on peut rattacher les groupes d'espèces I et K. Il recouvre donc :

- les relevés A, B et C1 à C4 (soit 23 relevés),
- 20 taxons tels que les taxons caractéristiques du *Stenhammaretletum turgidae*, les espèces différentielles de la sous-association type du *Stenhammaretletum* (*Lecidea speirea* v. *speirea*, *Lecanora ceracea*, *Pertusaria lactea*), celles qui sont considérées comme caractéristiques de l'*Huilion macrocarpae trullisatae*, trois des caractéristiques du *Lecideetum confluentis* (*Thelidium pyrenophorum* f. type et f. *ungeri*, *Polyblastia fuscoargillacea* v. *fuscoargillacea*) ainsi qu'un certain nombre d'espèces pouvant se trouver dans d'autres groupements comme *Verrucaria hiascens*, *V. mortarii*, *Polyblastia fuscoargillacea* v. *cinerea* et *P. ventosa*, ainsi que *Lecidea stigmatea* (à thalle K-).

En général, les espèces de ce premier ensemble sont des espèces sciaphiles ou pouvant supporter une faible luminosité, poussant sur des roches pauvres à moyennement riches en CaCO₃ (17 à 40 % de moyenne) et soumises à des températures basses, une humidité atmosphérique élevée et un enneigement long.

2) Le deuxième ensemble pourrait recouvrir les 3 sous-ensembles suivants :

a) Le premier sous-ensemble réunirait le groupe de relevés III avec le groupe d'espèces H, c'est-à-dire :

- les relevés C5, DD et D3 (soit 3 relevés),
- *Lecidea speirodes*, caractéristique du *Lecideetum confluentis*, ainsi que *Collema tenax* et *Protoblastenia rupestris* v. *rupestris*, espèces banales calcicoles.

b) Le deuxième sous-ensemble recouvrirait le groupe de relevés IV (sauf les relevés DC, D9 et H1) et les espèces du groupe J. Il serait ainsi composé :

- des relevés C6, D1, D5, D7, D8, DA, DB, DE (soit 8 relevés),
- de cinq espèces caractéristiques du *Lecideetum confluentis* (*Verrucaria tristis* f. *tristis*, *Lecidea atrobrunnea* v. *leprosolimbata*, *L. confluentis*, *Lecanora dispersoareolata*, *L. subcandida*) ainsi que de *Lecidea jurana* v. *jurana* et *Lecanora polytropa* v. *alpigena*.

c) Le troisième sous-ensemble qui rassemblerait le groupe de relevés V, les trois relevés restants du groupe IV et le groupe d'espèces E et F, représentés par :

- les relevés DC, D9, F1, F3, F4, FA à FE, I1 à I3, H1 et H3,
- trois caractéristiques du *Lecideetum confluentis* (*Verrucaria tristis* f. *albida*, *Caloplaca paulii*, *Lecidea nivalis*), trois caractéristiques de l'association à *Acarospora badiofusca* (*Acarospora badiofusca*, *A. hospitans* et *Caloplaca percrocata*), *Aspicilia candida* v. *candida* (caractéristique de l'*Aspicilieta candidae*), *Aspicilia polychroma* ssp. *polychroma* v. *verruculosa* f. *perradiata* (caractéristique

de l'*Aspicilietalia verruculosae*), *Aspicilia polychroma* ssp. *polychroma* v. *rubrerea-gens* (caractéristique de l'*Aspicilion mastrucatae*), ainsi que *Staurothele clopima* (caractéristique de l'association à *Staurothele clopima* et *Dermatocarpon compactum* non prise en considération ici), *Lecidea marginata*, *Rhizocarpon disporum*, *R. geographicum*, *Lecanora badia* v. *cinereobadia*, *L. diffracta*, *L. flavida*, *L. muralis*, *L. polytropa* type (espèces poussant sur roches plus ou moins décarbonatées en surface ou franchement siliceuses), ainsi que *Lecidea stigmatea* (à thalle K+) et *Caloplaca alpestris* (espèces plus ou moins nitrophiles).

Les espèces de ce deuxième ensemble peuvent supporter une luminosité plus importante (espèces euryphtiques); elles poussent sur des roches très pauvres à moyennement riches en CaCO_3 (3 à 40 %) et semblent tolérer d'assez grandes amplitudes de température et d'humidité. Elles présentent ainsi une écologie semble-t-il tout-à-fait intermédiaire entre celle des espèces du groupe précédent et celle du groupe suivant.

3) Les autres ensembles correspondent à des espèces franchement photophiles. Par teneur en CaCO_3 de la roche et nitrophilie des espèces croissantes, on peut cependant distinguer 3 sous-ensembles :

a) au groupe de relevés VI on peut relier le groupe d'espèces D et quelques espèces du groupe G. Ce sous-ensemble comprend donc :

– les relevés F, JA, JC, JE, JF, J1 à J9 (soit 13 relevés),

– les caractéristiques du *Lecanoretum albulae*, la plupart des caractéristiques de l'*Aspicilion mastrucatae*, (*Aspicilia permutata*, *A. mastrucata*, *A. polychroma* ssp. *polychroma*, *Acarospora hospitans* f. *insolita*, *Rhizocarpon atroflavescens*), une caractéristique de l'*Aspicilietalia verruculosae* (*Caloplaca anchon-phoeniceon*), ainsi que *Sporastatia testudinea*, *Rinodina oreina*, *Acarospora veronensis* et *Lecanora dispersa* (à couronne parathéciale bleue).

Ces espèces poussent sur des roches assez pauvres en CaCO_3 (6 à 20 %);

b) au groupe VIII de relevés correspond le groupe d'espèces B, ainsi que les espèces restantes du groupe G. Ce sous-ensemble comprend donc :

– les relevés D2, D6, E5, EF, F2, G1, JB, JD, JG et J6 (soit 10 relevés),

– 4 caractéristiques de l'*Aspicilietea candidae* (*Lecidella spitzbergensis* f. type et f. *portensis*, *L. umbonata*, *L. tessellata* v. *caesia*), une caractéristique de l'*Aspicilietalia verruculosae* (*Aspicilia candida* v. *flavoreagens*) ainsi que de nombreuses espèces qui pourraient se trouver dans d'autres groupements : *Collema undulatum*, *Pertusaria flavicans*, *Lecidea atrobrunnea* v. *atrobrunnea*, *L. stigmatea* f. *egena*, *L. transitoria*, *Lecidella endolitha*, *L. carpathica*, *Catinaria acrustacea*, *Rhizocarpon saanaense*, *Aspicilia hoffmannii*, *A. cheresina* v. *cheresina*, *Lecanora dispersa* f. type et f. *pruinosa*, *Candelariella aurella*, *C. oleaginescens* v. *glebulosa*, *C. vitellina*, *Caloplaca lecideina*, *Rinodina bishoffii* type et forme à thalle développé, *R. castaneomela*.

Ces espèces poussent sur des roches dont la teneur en CaCO_3 est plus élevée que dans le groupe précédent (13 à 58 %) et sont constituées d'une majorité d'espèces héminitrophiles. Ce groupe forme la transition avec le sous-ensemble suivant.

c) Le groupe VII de relevés correspond au groupe C. Il est constitué :

- des relevés D4, EA à EH, E1 à E4, E6 à E8 (soit 10 relevés),
- des caractéristiques du *Teloschistum contortuplicati* (*Buellia subdispersa*, *Glypholecia scabra*, *Teloschistes contortuplicatus*, *Lecanora diaboli* et *Sarcogyne algoviae*) ainsi que de *Catillaria lenticularis*, *Lecidea ultima*, *Protoblastenia incrustans* f. *coniasis*, *Xanthoria elegans* v. *elegans* et v. *ectaniza*, *Buellia epipolia* v. *epipolia*, *Rinodina bishoffii* v. *immersa*.

Ces espèces poussent sur des roches à teneur en CaCO₃ élevée (26 à 56 %) et sont franchement nitrophiles.

4) Enfin, au groupe IX des relevés (relevés G2 et H2), on peut rattacher le groupe A qui ne possède que 3 espèces (*Verrucaria nigrescens*, *Dermatocarpon miniatum* v. *miniatum* et *Aspicilia calcarea*) sans doute à cause de leur sous représentation dans les relevés étudiés et qu'il serait inutile de conserver, ainsi que les relevés G2 et H2 qui ne sont pas représentatifs.

b) Discussion des caractéristiques

En comparant les figures 2 et 3 on se rend compte que les espèces caractéristiques des associations et groupements antérieurement décrits, mais aussi des alliances, ordres ou classes phytosociologiques (cf. tabl. I et ASTA et ROUX, 1977) correspondent assez bien à la localisation des relevés correspondants.

Ainsi, les caractéristiques du *Stenhammarelletum turgidae* (correspondant aux relevés A) sont localisées dans le groupe I (wa : *Stenhammarella turgida*; mh : *Lecidea speirea* v. *alpina* et mj : v. *trullisata*; qc : *Protoblastenia rupestris* v. *rhodothecia*. Dans le groupe K est situé rf : *Rhizocarpon umbilicatum* f. *pseudospeireum* qui, après discussion, avait été rattaché au *Stenhammarelletum turgidae* (ASTA et ROUX, 1977). Le fait que cette espèce soit moyennement calcicole et située dans le groupe K trancherait la question définitivement et incite à rattacher cette espèce au *Lecideetum confluentis* comme caractéristique.

Les caractéristiques de l'*Huilion macrocarpae trullisatae* qui regroupe le *Stenhammarelletum turgidae* et le peuplement à *Lecanora umbrosa* (dont seulement 3 relevés ont pu être étudiés, c'est pourquoi les caractéristiques, *Lecanora umbrosa*, *Rhizocarpon obscuratum*, *Lecanora sanguinea*, *Huilia superba*, et une forme à thalle dispersé du *Lecanora subcandida* n'ont pas été prises en compte ici) sont également situées dans le groupe I : la : *Huilia macrocarpa* v. *trullisata*; rc : *Rhizocarpon excentricum* (à thalle K +); pc : *Polyblastia intercedens* et mc : *Lecidea conferenda*.

Les caractéristiques du *Lecideetum confluentis*, localisées dans les groupes K, H, J et F occupent une position intermédiaire avec les caractéristiques des autres groupements lichéniques : de gauche à droite, ya : *Thelidium pyrenophorum* f. *intermedia* et yb : f. *ungeri*; pb : *Polyblastia fuscoargillacea* v. *fuscoargillacea*; mk : *Lecidea speirodes*; ze : *Verrucaria tristis* f. *tristis*; lo : *Lecanora subcandida*; mb : *Lecidea atrobrunnea* v. *leprosolumbata*; li : *Lecanora dispersoaeolata*; zd : *Verrucaria tristis* f. *albida*; md : *Lecidea confluentis*; de : *Caloplaca paulii* et mg : *Lecidea nivalis*.

Les caractéristiques de l'association à *Acarospora badiofusca* se retrouvent dans les groupes E et F (aa : *Acarospora badiofusca*; ac : *A. hospitans* et df : *Caloplaca percrocata*).

Celles du *Lecanoretum albulae* sont situées dans les groupes D et G : de haut en bas, bh : *Aspicilia polychroma* ssp. *hypertrophica* v. *kalireagens*; la : *Lecanora albula*; lj : *L. eminens*; qb : *Protoblastenia rupestris* ssp. *albida* et ab : *Acarospora cervina* (forme réduite).

Enfin, les caractéristiques du *Teloschistetum contortuplicati* sont toutes localisées dans le groupe C (de haut en bas, cf : *Buellia subdispersa*; fa : *Glypholecia scabra*; xa : *Teloschistes contortuplicatus*, ld : *Lecanora diaboli* et ta : *Sarcogyne algoviae*).

Les caractéristiques des unités supérieures antérieurement définies sont également localisées correctement :

- Par exemple les caractéristiques de l'alliance *Aspicilion mastrucatae* qui regroupe l'association à *Acarospora badiofusca* et le *Lecanoretum albulae* : de haut en bas, bg : *Aspicilia permutata*; bi : *A. polychroma* ssp. *polychroma* v. *polychroma* et bj : v. *rubrireagens*; ra : *Rhizocarpon atroflavescens*; ad : *Acarospora hospitans* f. *insolita*; bf : *Aspicilia mastrucata* et ae : *Acarospora impressula*.

- Les caractéristiques de l'ordre *Aspicilietalia verruculosae* qui réunit l'alliance précédente au *Teloschistetum contortuplicati* (bk : *Aspicilia polychroma* v. *verruculosa* et bl : f. *perradiata*; db : *Caloplaca anchon-phoeniceon*; bc : *Aspicilia candida* v. *flavoreagens* et de : *Caloplaca insularis*).

- Enfin, les caractéristiques de la classe *Aspicilietea candidae* qui réunit le *Lecideetum confluentis* à l'ordre précédent : bb : *Aspicilia candida* v. *candida*; ml : *Lecidea tessellata* v. *caesia*, nd : *Lecidella spitzbergensis* f. *spitzbergensis* et nc : f. *portensis* et mo : *L. umbonata*.

Les espèces autres que les caractéristiques qui appartiennent aussi à des groupements non pris en considération ici (par exemple, l'association à *Staurothele clopima* et *Dermatocarpon compactum*, diverses associations calcifuges, etc.) se répartissent au voisinage des groupes que la classification ascendante hiérarchique a permis d'établir.

L'analyse factorielle des correspondances nous permet de tirer les conclusions suivantes :

1) Nous confirmons l'existence des associations lichéniques extrêmes : *Stenhammarelletum turgidae*, *Lecanoretum albulae*, *Teloschistetum contortuplicati*.

2) Cependant, le *Lecideetum confluentis* apparaît comme un groupement de transition entre le *Stenhammarelletum turgidae* (avec des relevés proches de ce dernier groupement), et les autres groupements, en particulier avec des relevés qu'il faudrait réunir car marqués par un faciès très nitrophile et qui rapproche le *Lecideetum confluentis* du *Teloschistetum contortuplicati*.

Parmi les relevés C du groupement de transition entre le *Stenhammarelletum* et le *Lecideetum*, on peut séparer nettement les relevés C1 à C4 qui devraient être joints à ceux du *Stenhammarelletum turgidae* et les relevés C5 et C6 qui devraient être réunis à ceux du *Lecideetum confluentis*.

Les relevés du peuplement de transition entre le *Lecideetum confluentis* et le *Lecanoretum albulae* (peuplements à *Caloplaca paulii*) apparaissent en fait très proches des relevés de l'association à *Acarospora badiofusca*. De même, les relevés H réunis en un groupement lichénique faisant transition entre l'association à *Acarospora badiofusca* et le *Lecideetum confluentis*, trop dispersés dans les groupes obtenus par projection ne constituent pas un groupement homogène et devraient être éliminés.

L'association à *Acarospora badiofusca*, le peuplement à *Lecanora umbrosa*, ainsi que les peuplements dits de transition soit entre le *Teloschistetum contortuplicati* et le *Dermatocarpetum monstrosi*, soit entre le *Lecanoretum albulae* et le *Lecideetum confluentis* devraient être étudiés davantage.

Cette méthode n'est pas sans présenter quelques inconvénients :

Il y a lieu de s'en tenir aux réserves énoncées dans la méthodologie en ce qui concerne l'appartenance des espèces ou des relevés limitrophes de deux ensembles voisins.

A la différence des études phytosociologiques, ce type d'analyse ne permet pas de souligner le rôle particulier des espèces caractéristiques, toutes les espèces étant considérées ici de la même façon. Il y aurait lieu, à cet égard, de rechercher les espèces dont les points représentatifs sont les plus proches des barycentres des groupes constitués par la classification ascendante hiérarchique.

B) ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DES GROUPEMENTS DE RELEVÉS EN FONCTION DE QUELQUES FACTEURS DU MILIEU (par analyse en composantes principales et classification ascendante hiérarchique)

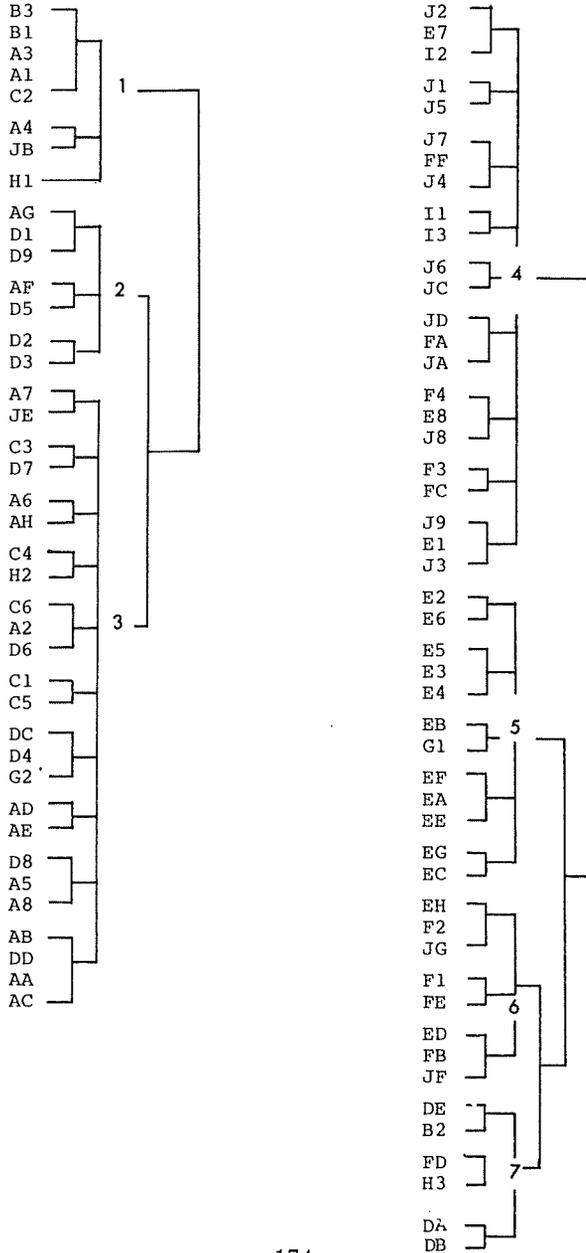
Cinq variables écologiques ont été retenues pour chaque relevé : altitude, exposition (sinus et cosinus de l'azimut), pente, teneur en CaCO_3 de la roche, pH de la zone d'altération en surface. Parallèlement à l'analyse en composantes principales, les données fournies ont permis d'obtenir un classement des relevés au moyen de la classification ascendante hiérarchique selon le tableau V.

Cette classification permet de distinguer 7 groupes de relevés de 1 à 7 qui peuvent être réunis en deux ensembles bien visualisés sur le graphique de projection selon les axes 1, 2, obtenu par analyse en composantes principales (fig. 4).

Le premier ensemble, constitué par les groupes 1, 2 et 3 est situé à droite de l'axe 2 (vertical), le deuxième qui comprend les quatre autres groupes est situé essentiellement à gauche.

De plus, on repère aisément sur le graphique les variables écologiques : à droite, l'exposition NNW, à gauche ESE, et par conséquent la position des quatre points cardinaux; la teneur en carbonate de calcium de la roche située en haut; les autres variables (altitude, pente et pH de surface) groupées à gauche près de la variable ESE ce qui permet difficilement de discerner l'influence stricte de chacune de ces variables.

Classification ascendante hiérarchique des 89 relevés basés sur les 5 variables écologiques retenues.
 (La signification des sigles des relevés est indiquée dans le tableau I).



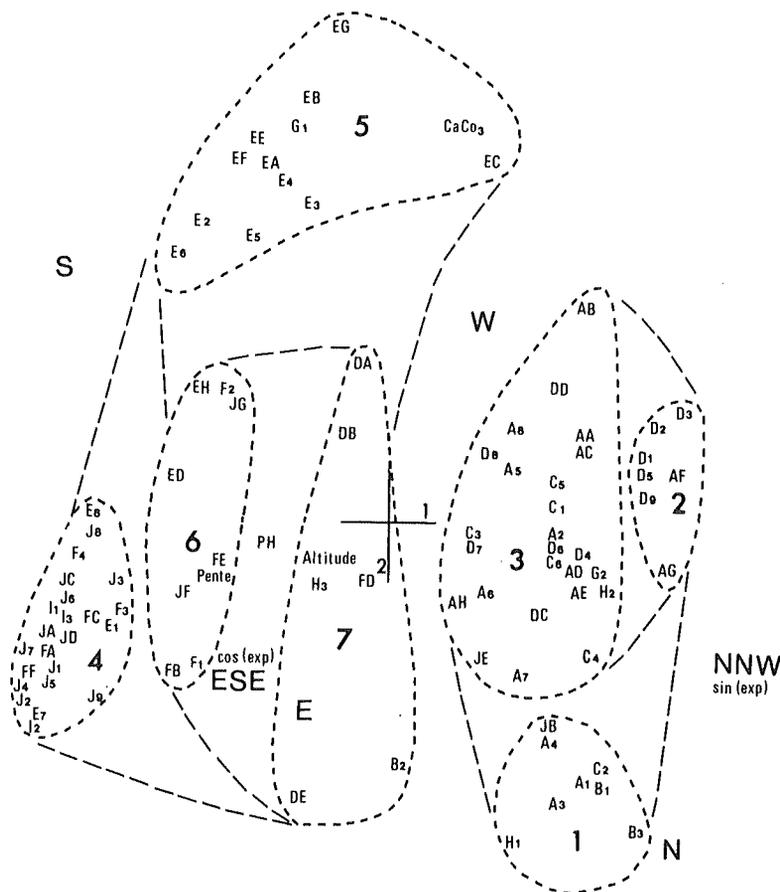


FIG. 4. - Représentation des 89 relevés et des 5 variables écologiques retenues par projection sur le plan principal 1,2 (axe 1 horizontal, axe 2 vertical). Les 7 groupes de relevés délimités en pointillés fins résultent d'une classification ascendante hiérarchique (tabl. V). Les pointillés larges correspondent à des niveaux moins élémentaires de cette classification. A noter que la variable exposition a été dédoublée en sinus et cosinus de l'azimut correspondant, à cause du caractère circulaire de sa distribution. Quelques unes des orientations géographiques possibles sont indiquées dans la figure.

Le groupe 1 rassemble les relevés A1, A3, A4, B1, B3, C2, H1, JB qui se situent entre 2 000 et 2 650 m, au Nord (parfois au NW, WNW ou NNE) sur des pentes de 30 à 85° de roches dont la teneur en CaCO_3 est comprise entre 0 et 6 % et à pH de surface de 6,1 à 7.

Le groupe 2 réunit les relevés AF, AG, D1 à D3, D5 et D9, localisés entre 2 000 et 2 750 m, d'exposition N, NW ou NNW, sur pentes de 15 à 45 %, et

sur roches dont la teneur en CaCO_3 est comprise entre 22 et 46 % et à pH de surface de 6,0 à 6,7.

Le groupe 3 rassemble de nombreux relevés : AA à AE, AH, A2, A5 à A8, C1, C3 à C6, DC, DD, D4, D6 à D8, G2, H2 et JE. Ces relevés se situent entre 2 100 et 2 650 m (exceptionnellement à 1 100 m), sur des roches exposées au Nord le plus souvent (au NW, NNW, NE, NNE, exceptionnellement à l'W), de pentes de 45 à 90°, à teneur en CaCO_3 comprise entre 20 et 60 % (exceptionnellement 7 %), de pH de surface 5,3 à 7,6.

Ces trois groupes réunissent des relevés surtout influencés par leur exposition (N à NNW), provenant de roches à faible teneur en CaCO_3 (groupe 1) ou plus élevée (groupes 2 et 3). Les deux derniers groupes semblent différer par la pente (de 15 à 45° pour le groupe 2, de 45 à 90° pour le groupe 3). Tous ces relevés correspondent au *Stenhammarelletum turgidae* (relevés A), aux peuplements à *Lecanora umbrosa* (relevés B, sauf B2), au peuplement de transition entre le *Stenhammarelletum turgidae* et le *Lecideetum confluentis* (relevés C), au peuplement de transition entre le *Lecideetum confluentis* et l'association à *Acarospora badiofusca* (relevés H sauf H3). Restent 3 relevés dont la position est difficile à comprendre :

- le relevé G2 qui appartient au groupement de transition entre le *Teloschistetum contortuplicati* et le *Dermatocarpetum monstrosi* devrait être réuni au groupe 5 ; sa position ici pourrait s'expliquer par son exposition Nord ;

- les relevés JB et JE appartenant au *Lecanoretum albulae* devraient être réunis au groupe 4 ; leur localisation peut se comprendre par leur exposition (WNW et W) alors que les autres relevés du *Lecanoretum albulae* sont tous exposés au S ou SW.

Parmi les autres groupes, le groupe 4 couvre une majorité de relevés du *Lecanoretum albulae* (J1 à J9 c'est-à-dire la forme à *Lecanora eminens* en totalité et JA, JC, JD), de nombreux relevés de l'association à *Acarospora badiofusca* (FA, FC, FF, F3, F4), les relevés du peuplement de transition entre le *Lecanoretum albulae* et le *Lecideetum confluentis* (I1 à I3), 3 relevés de la sous-association type du *Teloschistetum contortuplicati* E1, E7, E8. Tous ces relevés sont situés entre 1 600 et 2 750 m, sur des pentes de 10° à 140° et sur des roches de pH de surface 5,7 à 7,5. Mais ils sont surtout influencés par leur exposition (S, SSW ou SSE) et la teneur en CaCO_3 faible de la roche sur laquelle ils ont été déterminés (0 à 20 %).

Le groupe 5 apparaît très homogène et recouvre presque tous les relevés E du *Teloschistetum contortuplicati* (sauf ED, EH, E1, E7, E8) ainsi que le relevé G1 du peuplement de transition entre le *Teloschistetum contortuplicati* et le *Dermatocarpetum monstrosi*. Ces relevés sont situés à une altitude comprise entre 1 690 et 2 820 m, en exposition S, SW ou SE (exceptionnellement à l'W) sur pentes de 10 à 150°, sur roches à teneur en CaCO_3 comprise entre 38 et 82 %, de pH de surface 6,0 à 7,7. Ce groupe se caractérise surtout par la teneur élevée de la roche en CaCO_3 ce qui confirme bien les observations précédemment effectuées sur cette association (ASTA et ROUX, 1977 ; ASTA et LACHET, 1978).

Les groupes de relevés 6 et 7 montrent une écologie plus difficile à cerner car ils sont localisés autour des variables qui restent voisines (altitude, pente, pH de surface). Ces groupes englobent en fait des relevés représentant des transitions entre toutes les associations.

Ainsi le groupe 6 réunit des relevés appartenant au *Teloschistetum contortuplicati* (ED, EH), à l'association à *Acarospora badiofusca* (FB, FE, F1 et F2), et des relevés du *Lecanoretum albulae* (JF, JG). Tous sont situés à une altitude du *Lecanoretum albulae* 2 450 m, en exposition SW, SSW ou ESE, sur pente de 80 à 85°, sur des roches à teneur en CaCO₃ comprise entre 2 et 28 %, de pH de surface 6,1 à 7,8.

Le groupe 7 englobe des relevés des peuplements à *Lecanora umbrosa* (B2), du *Lecideetum confluentis* (DA, DB, DE), de l'association à *Acarospora badiofusca* (FD) et du peuplement de transition entre ces deux dernières associations (H3). Ces relevés sont situés sur des roches d'altitude 2 000 à 2 700 m, d'exposition E le plus souvent (parfois ENE ou WSW), de pente 45 à 90°, de teneur en CaCO₃ comprise entre 0 et 30 %, de pH de surface 6,1 à 6,9.

Il ressort de cette analyse, que les facteurs décisifs permettant le mieux de différencier les groupements observés parmi les variables écologiques étudiées, sont, d'une part, l'exposition qui sépare les relevés effectués en deux groupes principaux (facteur qui a pour conséquence une luminosité, une température, une humidité, etc. différentes d'une exposition à l'autre), et, d'autre part, la teneur en CaCO₃ du support.

Parmi les autres variables écologiques prises en considération, seule la « pente » semble apporter quelque information. L'altitude et le pH de surface n'apparaissent pas ici des facteurs décisifs.

C. RAPPORTS ENTRE LES GROUPEMENTS DE RELEVÉS ET LEUR ÉCOLOGIE

Si les variables écologiques prises en compte, pouvaient, à elles seules, expliquer entièrement la phytosociologie des relevés, les classifications ascendantes hiérarchiques de ces derniers, obtenues sur les résultats de l'analyse factorielle des correspondances des coefficients d'abondance-dominance d'une part, et sur ceux de l'analyse en composantes principales des cinq variables écologiques d'autre part, devraient être équivalentes.

La comparaison des tableaux III et V et des figures 2 et 4 montre qu'il n'y a pratiquement pas de coïncidence entre les deux classifications. Par conséquent, les variables écologiques prises en considération sont insuffisantes pour rendre compte de la phytosociologie des espèces.

À la rigueur, on peut souligner que 10 relevés du groupe 5 se superposent aux relevés du groupe VII (soient EA, EB, EC, EE, EF, EG, E2, E3, E4 et E6). Nous avons vu que c'est surtout la teneur en CaCO₃ de la roche qui influençait l'association des espèces lichéniques dans ces relevés.

L'étude de ces rapports a été tentée par une analyse canonique qui s'est avérée d'interprétation extrêmement délicate et qui n'a pas apporté de précisions supplémentaires par rapport à ce que nous venons d'exploiter.

La technique d'information mutuelle permettrait sans doute mieux de tester la signification des relations entre espèces et modalités des variables écologiques.

CONCLUSION

Les analyses multidimensionnelles utilisées dans cette étude (analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales, classification ascendante hiérarchique) permettent de mieux quantifier les corrélations existant entre des groupements lichéniques, poussant dans les étages subalpin et alpin des Alpes françaises du Nord, sur roches plus ou moins décarbonatées en surface, 110 taxons lichéniques les plus fortement représentés dans les relevés étudiés et certaines composantes écologiques prises en compte (altitude, exposition, pente, teneur en CaCO_3 de la roche, pH de surface).

L'analyse factorielle des correspondances nous permet de confirmer l'existence de trois associations lichéniques préalablement décrites, et de rediscuter, en apportant certaines modifications très sensibles, des autres associations de peuplements lichéniques.

Grâce à l'analyse en composantes principales, nous pouvons affirmer que l'exposition et la teneur en CaCO_3 de la roche sont les deux facteurs décisifs parmi les cinq variables écologiques retenues, la pente jouant un rôle moins important.

Aucune relation nettement marquée entre les variables écologiques utilisées et la phytosociologie des taxons lichéniques étudiés n'est décelée. Seule la teneur en CaCO_3 élevée de la roche semble caractériser la position de certains relevés. Les résultats obtenus invitent à considérer l'importance que doivent vraisemblablement revêtir d'autres variables écologiques non prises en compte dans la présente étude.

Il est bien entendu que pour une quantification valable et une estimation objective des composantes écologiques, il faudrait pouvoir évaluer le plus grand nombre possible de facteurs microclimatiques qui jouent sans doute un rôle non négligeable dans ce type d'étude de la végétation lichénique, à savoir : la lumière, la température de l'air, et la température au niveau de la roche, l'humidité atmosphérique, l'humidité substratique, la durée d'enneigement, son importance, la porosité ou la schistosité de la roche (de même que l'analyse granulométrique d'un sol est une caractéristique importante en pédologie, la texture d'une roche est sans doute très intéressante à connaître pour ses capacités de rétention d'eau). La composition minérale de la roche nécessiterait aussi d'être connue pour comprendre la capacité de dissolution superficielle de la roche, et il serait utile d'analyser aussi bien d'autres éléments minéraux que le carbonate de calcium : la silice, les silicates, phosphates, nitrates, etc.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTA (J.) 1980. - *Flore et végétation lichéniques des Alpes Nord-Occidentales : écologie, biogéographie, écophysiologie, biodétection de la pollution fluorée*. Thèse Doctorat d'État, 249 p.
- ASTA (J.), CLAUZADE (G.) et ROUX (Cl.) 1973. - Étude de quelques groupements lichéniques saxicoles et calcicoles du Parc National de la Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, III, 73-104.
- ASTA (J.) et ROUX (Cl.) 1977. - Étude écologique et phytosociologique de la végétation lichénique des roches plus ou moins décalcifiées en surface aux étages subalpin et alpin des Alpes françaises. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 37, 23-81.
- ASTA (J.) et LACHET (B.) 1978. - Analyses des relations entre la teneur en carbonate de calcium des substrats et divers groupements phytosociologiques de lichens saxicoles. *Oecol. Plant.* 13 (3), 193-206.
- JAMBU (M.) 1979. - *Classification automatique pour l'analyse des données. 1 - Méthodes et algorithmes*. Dunod, 320 p.
- JAMBU (M.) et LEBEAUX (M.O.) 1979. - *Classification automatique pour l'analyse des données. 2 - Logiciels*. Dunod, 400 p.

ÉTUDE DE L'AVIFAUNE DU PARC NATIONAL DE LA VANOISE

VIII – ANALYSE COMPLÉMENTAIRE DE L'AVIFAUNE DES PINÈDES DE HAUTE-MAURIENNE

par Philippe LEBRETON (1)

Introduction	182
I. – Conditions d'étude	182
II. – Résultats et discussion particulière	185
III. – Étude comparative de Pinèdes ouest-européennes	192
IV. – Conclusions générales	198
Références bibliographiques	200

Résumé. – Mal séparées du point de vue avifaunistique dans le complexe des formations forestières de Maurienne (Alpes de Savoie), les pinèdes de Pin sylvestre *Pinus sylvestris* et les pinèdes de Pin à crochet *Pinus uncinata* s'individualisent moyennant deux précautions d'ordre méthodologique :

- le traitement statistique d'une *sous-matrice* restreinte à leurs seules stations;
- la prise en considération de *groupements d'espèces* indicatrices (Rougequeue à front blanc et Venturon *vs.* Bouvreuil et Accenteur mouchet).

Une comparaison d'ordre biogéographique et écologique est faite avec d'autres pinèdes d'Europe occidentale.

Mots clés : Alpes de Savoie – Pinèdes – Avifaune.

Summary. – A STUDY OF THE BIRD POPULATIONS IN VANOISE NATIONAL PARK. VIII – A COMPLEMENTARY ANALYSIS ABOUT THE BIRDS IN THE PINEWOODS IN HAUTE-MAURIENNE (Alps of Savoy).

In Maurienne (Alps of Savoy), the forests of Scotch pine *Pinus sylvestris* are not clearly distinguished from these of Mountain pine *Pinus uncinata* with regards to their

(1) Centre Ornithologique Rhône-Alpes, Université Claude Bernard, Lyon I, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne.

avifauna. They can take on individual characteristics provided two methodological precautions are taken :

- Statistical treatment of a *sub-matrix* restricted to their stands only.
- Taking into account of the *groups of indicator-species* (Redstart and Citril Finch vs. Bullfinch and Dunnock).

A biogeographic and ecological comparison has been made with other pinelands in Western Europe.

Key-words : *Alps of Savoy - Pinelands - Avifauna.*

Zusammenfassung. - Was die Avifauna betrifft, unterscheiden sich unter dem Komplex der Waldformationen der Maurienne (savoyische Alpen) die Kiefernformationen (*Pinus sylvestris*) kaum von den Bergföhrenformationen (*Pinus uncinata*). Unterschiede treten jedoch auf, wenn man zwei methodologische Voraussetzungen einführt :

Beschränkung auf die statistische Verarbeitung der Teilmatrix der Beobachtungspunkte, die in den Fichten- und Föhrenwäldern ausgeführt worden sind.

Einbeziehung der Gruppen der Charaktervögel (Gartenrotschwanz und Zitronenzeisig gegen Gimpel und Heckenbraunelle).

Ein Vergleich - was die Biogeographie und die Oekologie betrifft - wird mit anderen Föhrenwäldern von Westeuropa gemacht.

Schlüsselwörter : *Alpen der Savoie - Nadelgehölz - Avifauna.*

INTRODUCTION

Dans un précédent travail (LEBRETON *et al.*, 1976), consacré à l'étude quantitative de l'avifaune forestière de Vanoise, nous avons souligné à quel point les pinèdes de Pin à crochet et de Pin sylvestre, bien distinctes des autres formations (dont les pinèdes d'Arole), présentaient par contre un notable « recoupement avifaunistique », certainement corrélatif de leurs affinités phytosociologiques et écologiques.

Nous présentons ici une analyse plus poussée, permettant une meilleure distinction des deux types de pinèdes à l'égard de l'avifaune.

I. - CONDITIONS D'ÉTUDE

Nous ne répétons pas dans le détail les données générales relatives à la situation et à la composition des pinèdes étudiées, dont le tableau I et la figure 1 rapportent diverses caractéristiques. Rappelons que 15 stations ont été localisées et étudiées pour chacune des deux formations, situées pour la plupart dans l'étage montagnard, quelques-unes (Pin à crochet) dans l'étage subalpin inférieur.

TABLEAU I
Caractéristiques des formations végétales étudiées

	<u>Pin sylvestre</u>	<u>Pin à crochet</u>
Altitude moyenne	1 470 m (+30)	1 520 m (+120)
Exposition	Sud-(Est)	Nord-(Ouest)
0°C ann. (estimée)	+ 6,5°C	+ 4,5°C
Volume végétal apparent	8 m ³ /m ²	6 m ³ /m ²
Productivité ligneuse (m ³ /ha/an)	1,85 ± 0,5 m ³	0,75 m ³
Nombre de strates totales	8	8
Diversité de stratification C ^N R	73,6	72,1
Σ Recouvrement de la strate arborée (>8 m)	61%	33%
Fréquence troncs (n/ha)	1 610	1 280
Transmission lumineuse au sol (%)	5,8 ± 1,2%	5,9 ± 1,2%

En ce qui concerne le Pin sylvestre, il s'agit de pinèdes neutro-basophiles d'adret (*Ononido-Pinetum silvestris*; voir BARTOLI, 1966), légèrement contaminées (moins de 5 % généralement) par l'épicéa et le sapin. Entre Sardières et Sollières-Sardières, ce type de pinède se présente comme une forêt assez claire, peu exploitée, présentant une structure de futaie jardinée non équilibrée; un certain déficit en jeunes arbres lui confère même, par places, une physionomie de futaie régulière. Contrairement aux strates buissonnantes et arbustives, la strate herbacée est bien fournie (cf. schéma de la figure 1).

Dans le cas du Pin à crochet, il ne s'agit pas vraiment des formations (pré)-climaciques caractéristiques de l'étage subalpin; en effet, sur sol gypseux et constamment rajeuni par l'érosion, le Pin de montagne transgresse vers le bas son étage « légitime » et pénètre dans le montagnard où il se mélange à, et concurrence même localement le Pin sylvestre, occupant normal.

Nous avons choisi ici, pour notre étude, le type méso-xérophile d'ubac (*Ononido-Pinetum uncinatae ericetosum*, selon BARTOLI, loc. cit.), représenté dans la forêt s'étendant entre Bramans et Sollières-Sardières, sous forme de futaie jardinée. Ces pinèdes présentent de nettes affinités floristiques avec les précédentes (*Amelanchier*, *Berberis*, *Juniperus*; *Arctostaphylos*, *Erica carnea*), la différence résidant dans leur physionomie : troncs plus espacés, strate arborée

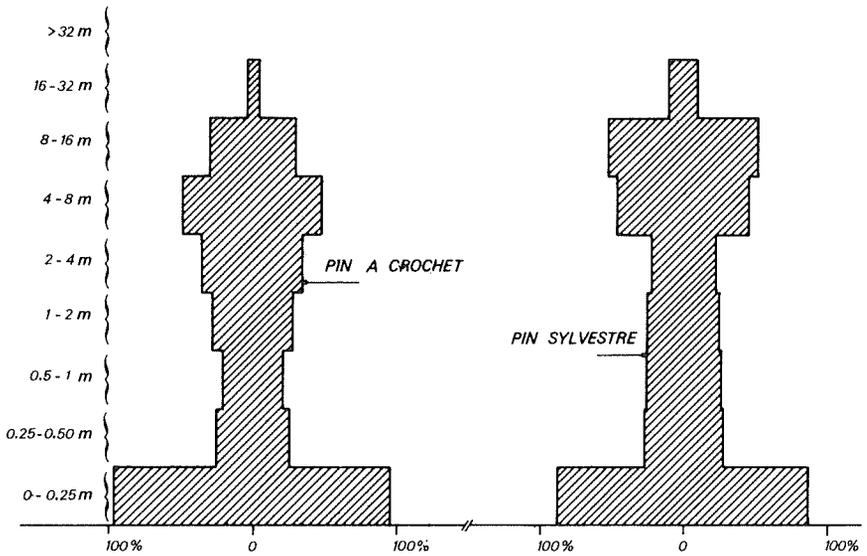


FIG. 1. - Profil stratigraphique moyen des pinèdes étudiées

plus pauvre et frondaison moins fournie. D'une manière générale - et comme le confirment température moyenne et productivité annuelles -, il s'agit d'un milieu quelque peu plus ingrat que le précédent.

Pour les recensements aviens, il s'agit des mêmes données que précédemment, dont le traitement a été également effectué par l'Analyse Factorielle des Correspondances, outil de choix en analyse multivariée. La sous-matrice Pinèdes occupe évidemment un format plus réduit que précédemment : 30 stations \times 28 espèces, contre 127 \times 43 pour la matrice générale. Le tableau II rapporte l'ensemble des données ornithologiques de base : I.P.A. (Indices Ponctuels d'Abondance, selon BLONDEL *et al.*, 1970), Fréquences et Densités (après conversion), pour la moyenne des 15 stations de chaque formation. On trouve dans le tableau III diverses variables plus élaborées, non envisagées pour certaines dans le précédent travail : non seulement nombres total et moyen d'espèces, diversité selon Shannon et Weaver, densités et biomasses, mais aussi répartition en catégories migratoires et nidificatrices, ainsi que biomasses consom-

TABLEAU II

I.P.A. des oiseaux dans les 30 stations de pinèdes de Maurienne

Espèces	Pinèdes sylvestres			Pinèdes à crochet		
	15 stations			15 stations		
	IPA (σ)	FZ	d	IPA (σ)	FZ	d
1 Ramier	0,27 (0,56)	27%	0,11	0,05 (0,17)	13%	0,05
2 Coucou	0,27 (0,46)	27%	0,27	-	-	-
3 Engoulevent	0,07 (0,26)	7%	0,14	-	-	-
4 Pic vert	0,13 (0,35)	13%	0,07	-	-	-
5 Pic épeiche	0,47 (0,32)	73%	0,49	0,23 (0,37)	33%	0,24
6 Pipit des arbres	-	-	-	0,07 (0,27)	7%	0,13
7 Accenteur mouchet	0,93 (0,88)	60%	2,3	1,07 (0,80)	80%	2,7
8 RQN	0,20 (0,56)	13%	0,40	0,07 (0,26)	7%	0,13
9 RQFB	0,67 (0,59)	67%	1,9	0,07 (0,26)	7%	0,20
10 Rougegorge	0,93 (0,70)	73%	2,0	1,27 (0,59)	93%	2,8
11 Merle à plastron	0,23 (0,50)	20%	0,23	-	-	-
12 Merle noir	0,13 (0,35)	13%	0,21	0,07 (0,26)	7%	0,11
13 Grive draine	0,53 (0,55)	60%	0,42	0,20 (0,56)	13%	0,16
14 F.babillarde	-	-	-	0,20 (0,41)	20%	0,40
15 P. de Bonelli	0,80 (0,68)	67%	1,6	0,47 (0,52)	47%	0,94
16 R. huppé	1,07 (0,80)	80%	4,3	0,07 (0,26)	7%	0,28
17 M. boréale	2,27 (0,90)	100%	6,8	1,77 (0,90)	100%	5,3
18 M. huppée	1,80 (0,77)	100%	7,2	1,53 (0,64)	100%	6,1
19 M. noire	3,20 (1,21)	100%	5,8	2,77 (1,12)	100%	5,0
20 Grimp. Bois	0,20 (0,41)	20%	0,80	-	-	-
21 Pinson	3,27 (0,80)	100%	6,5	1,47 (0,64)	100%	2,9
22 Venturon	0,67 (0,59)	67%	1,3	0,23 (0,56)	20%	0,46
23 Bec-croisé	0,70 (0,68)	67%	0,21	0,27 (0,50)	27%	0,08
24 Bouvreuil	0,23 (0,37)	33%	1,0	0,87 (0,58)	87%	3,9
25 Chardonneret	0,07 (0,26)	7%	0,14	-	-	-
26 Serin Cini	-	-	-	0,10 (0,28)	13%	0,10
27 Bruant fou	0,40 (0,51)	40%	0,80	-	-	-
28 Geai	0,17 (0,31)	27%	0,17	-	-	-

II. - RÉSULTATS ET DISCUSSION PARTICULIÈRE

Les pinèdes sylvestres ont une avifaune plus diverse que les pinèdes de Pin à crochet, comme en témoignent les nombres total et moyen d'espèces (25 contre 20; 12,6 contre 8,8, respectivement), ainsi que l'indice de Shannon et Weaver (3,68 contre 3,28 bits); l'avifaune y est également répartie de manière plus « équitable » (79 contre 75 %), ce que traduit également la part plus importante prise par les espèces dominantes et accessoires dans les pinèdes de Pin à crochet (voir tabl. III).

Les catégories nidificatrices et migratoires sont par contre très proches sinon identiques, dans les deux milieux; tout au plus les pinèdes sylvestres abritent-elles une proportion un peu plus élevée de sédentaires stricts (mais plus de migrateurs intégraux).

TABLEAU III
Caractéristiques de l'avifaune des pinèdes de Maurienne

	Pin sylvestre	Pin à crochet
<u>Calc./individus :</u>		
{ Sédentaires	43,8 %	37,3 %
{ "Demi-sédentaires"	45,5 %	56,1 %
{ Migrateurs	10,7 %	6,6 %
{ "Indice Sédentarité"	67 %	65 %
<u>Calc./individus :</u>		
	Espèces	Espèces
{ Cavernicoles	51,5 % (12)	52,6 % (11)
{ Arboricoles	37,5 % (7)	34,8 % (5)
{ Terricoles	11,0 % (6)	12,6 % (4)
{ Nombre total espèces S_t	25	20
{ Nombre moyen espèces \bar{S}	12,6 ± 1,9	8,8 ± 1,3
{ Nb. d'esp. dominantes ($d > 2d$)	4	5
{ Nb. d'esp. sub.dominantes ($d > d$)	7	8
{ Nb. d'esp. constantes ($F > 75\%$)	5	7
{ Nb. d'esp. accessoires ($F < 25\%$)	7	10
{ $\Sigma d c/10 \text{ ha}$	45,2	32,0
{ Σ Biomasses (et \bar{B}_i)	1 740 (19,1 g)	1 140 (17,8 g)
{ Σ Biom. consomm. ($B^{0,7}$)	665	469
{ H'_i	3,69	3,26
{ E %	79 %	75 %
<u>Classement Densités :</u>		
{ 1. Mésange huppée	7,2 (15,9 %)	1. M. huppée 6,1 (19,1 %)
{ 2. Mésange boréale	6,8 (15,0 %)	2. M. boréale 5,3 (16,6 %)
{ 3. Pinson	6,5 (14,4 %)	3. M. noire 5,0 (15,6 %)
	45,3 %	51,3 %
<u>Classement Biomasses :</u>		
1. Pinson	284 (16,5 %)	1. Bouvreuil 248 (21,7 %)
2. Mésange boréale	164 (9,5 %)	2. M. huppée 134 (11,8 %)
3. Mésange huppée	158 (9,2 %)	3. M. boréale 128 (11,1 %)
	35,2 %	44,6 %

Au plan de l'abondance, les pinèdes de Pin sylvestre sont plus riches que leurs homologues, que cela se traduise par la densité ou par les biomasses (absolues et consommantes). Mais l'on trouve les deux mêmes espèces : Mésanges huppée et boréale, aux deux premiers rangs de densité, alors qu'elles cèdent toutes deux la première place en biomasse au Pinson et au Bouvreuil respectivement (tabl. III).

Cette supériorité quali-quantitative des pinèdes de Pin sylvestre sur les pinèdes de Pin à crochet ne peut manquer d'être rapprochée - en bon accord avec les concepts généraux acquis en écologie avienne - des différences également notées aux niveaux du climat (exposition, température) et de la végétation : biomasse et productivité, importance de la strate arborée (nombre de troncs, recouvrement des strates supérieures).

Ce phénomène étant noté au plan général, il n'empêche que la distinction est parfois délicate au niveau des stations; ainsi, la figure 2 représente les polygones stationnels précédemment obtenus à partir de la matrice 127×43 , dans le plan $F_1 - F_3$ (2) de l'A.F.C. Non seulement les pinèdes sylvestres manifestent une importante variabilité (selon F_3 surtout), mais un notable recouvrement existe entre les deux formations, de l'ordre du tiers de leurs surfaces

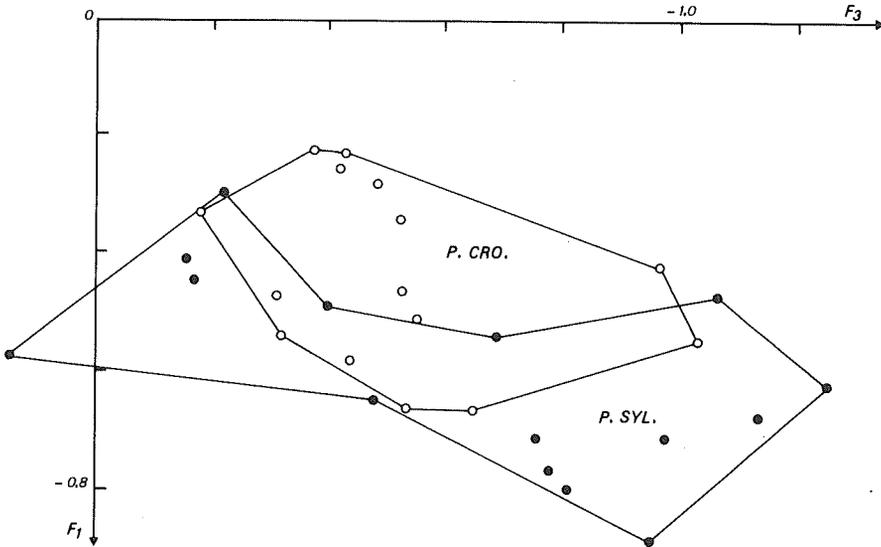


FIG. 2. - Plan F_1-F_3 de l'A.F.C. sur la matrice générale (127 stations)

(2) F_2 n'intervient que pour discriminer, grâce au Pipit des arbres, le mélèzein de l'ensemble des autres formations forestières. F_3 joue donc ici le rôle tenu par F_2 dans les analyses où le mélèzein fait défaut.

moyennes. La situation semble plus favorable pour les pinèdes sylvestres, mieux groupées, dans le plan $F_1 - F_4$ (voir fig. 3), mais le recouplement des polygones respectifs n'est pas amélioré en fait : 37 contre 34 %.

La séparation de ces pinèdes d'une part, des pinèdes d'Arole de l'autre, est par contre totale dès le plan $F_1 - F_3$ de l'analyse générale, séparation acquise grâce à la présence dans les Aroles d'espèces comme le Merle à plastron (subalpin typique), le Grimpereau des bois et le Pouillot véloce; la Mésange boréale et l'Accenteur mouchet sont également plus abondants, mais l'on notera l'absence des Mésanges noire et huppée (3) (vicariance ?), ainsi que la faiblesse du Bouvreuil (voir LEBRETON *et al.*, 1976).

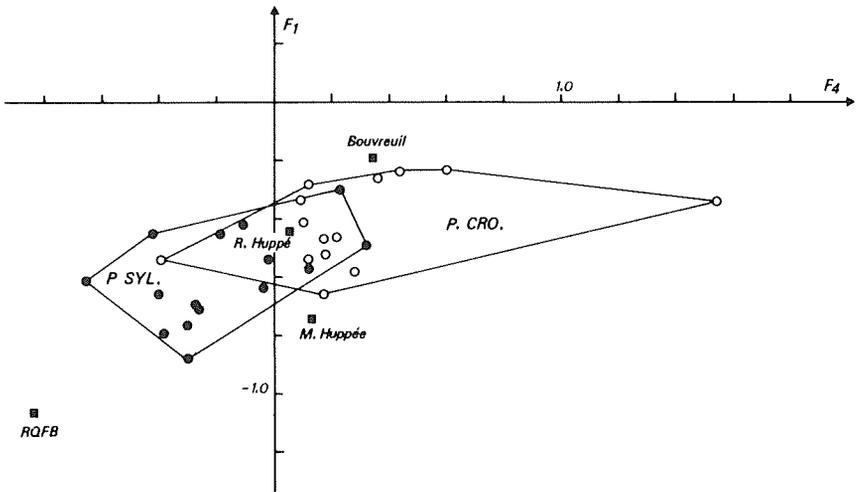


FIG. 3. - Plan $F_1 - F_4$ de l'A.F.C. sur la matrice générale (127 stations)

Estimant que la médiocre séparation des pinèdes à Pin sylvestre et à Pin à crochet pouvait être due au « bruit de fond » apporté par les autres stations forestières et leur avifaune, particulière ou non, nous avons conduit une nouvelle A.F.C. à partir de la sous-matrice Pinèdes réduite au format 30 stations \times 28 espèces. Dans ces conditions, et comme le démontre la figure 4, la résolution est ici quasi totale, le recouplement des deux polygones étant de l'ordre de 1 % seulement. Le tableau IV permet également de saisir l'amélioration obtenue au niveau informatique : pourcentage de l'information globale contenue dans les plans respectifs $F_1 - F_3$ et $F_1 - F_2$, corrélations canoniques des axes homologues.

(3) P. GEROUDET signale également l'absence des Mésanges noire et huppée dans une pinède d'aroles du Parc National Suisse (P. GEROUDET, 1969. - *Les Oiseaux en Suisse*, Edit. Avanti, p. 15) mais il serait peut-être imprudent de généraliser ces observations.

TABLEAU IV
 Résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances

	F_1 et ρ_1	F_2 et ρ_2	F_3 et ρ_3	F_4 et ρ_4
<u>Matrice 30 X 28</u>	15,8 % 0,439	11,6 % 0,377	10,1 % 0,351	9,2 % 0,336
	[$F_1 + F_2 \rightarrow 27,4 \%$]			
<u>Matrice 127 X 43</u>	17,7 % 0,427	9,2 % 0,394	7,8 % 0,316	5,0 % 0,303
	[$F_1 + F_3 \rightarrow 25,5 \%$]		[$F_1 + F_4 \rightarrow 22,7 \%$]	
<u>Matrice 30 X 28</u>	\bar{F}_1 (σ_1)	\bar{F}_2 (σ_2)	\bar{F}_3 (σ_3)	\bar{F}_4 (σ_4)
Pin sylvestre	+ 0,266 (0,251)	+ 0,046 (0,415)	- 0,012 (0,446)	- 0,024 (0,354)
Pin à crochet	- 0,443 (0,343)	- 0,102 (0,341)	+ 0,006 (0,148)	+ 0,038 (0,349)
<u>Matrice 127 X 43</u>	\bar{F}_1	(\bar{F}_2)	\bar{F}_3	\bar{F}_4
Pin sylvestre	- 0,60	+ 0,27	+ 0,66	- 0,16
Pin à crochet	- 0,44	+ 0,24	+ 0,52	+ 0,28

De plus, le risque de contamination par les autres formations étant écarté (3) et les corrélations canoniques étant relativement élevées (4), il devient licite de représenter sur un même graphe et dans la même métrique les stations et les espèces, afin de saisir leurs co-responsabilités; la figure 4 a été réalisée à cet effet, les oiseaux accidentels ($\bar{F} < 25 \%$) ayant été écartés de la représentation.

Outre le fait que la séparation est acquise uniquement sur F_1 (cf. ordonnées moyennes et écarts-types rapportés dans la seconde partie du tableau IV), il est vite évident que le noyau central des ubiquistes, constants dans toutes les stations des deux formations: les 3 Mésanges, le Pinson, ne saurait nous apporter beaucoup d'éléments à cet égard; tout au plus le Pinson est-il « tiré vers le bas » en raison de sa densité plus élevée dans les Pins sylvestres.

Le Bruant fou est a priori intéressant, absent des pinèdes de Pin à crochet; mais il manque en 1973 (voir tabl. V) dans les pinèdes sylvestres, et sa présence résulte plutôt d'un effet de lisière compte-tenu de ses caractéristiques écologiques. Le Roitelet huppé peut être envisagé, car il est annuellement

(3) Le déplacement du Roitelet huppé de la figure 3 à la figure 4 est particulièrement significatif.

(4) Pour 27 degrés de liberté, le seuil de risque 1 % est acquis pour la valeur 0,470 du coefficient de corrélation; celui de 5 % pour la valeur 0,367.

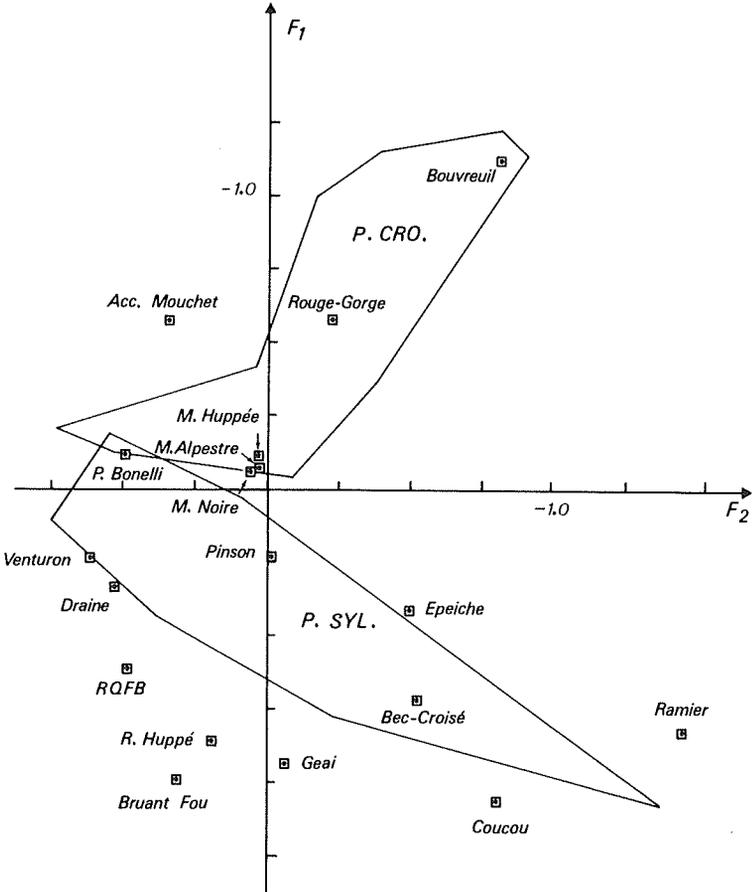


FIG. 4. - Plan F_1 - F_2 de l'A.F.C. sur la matrice particulière (30 stations)

constant (tabl. V) dans les pinèdes à Pin sylvestre, et accidentel ou absent des pinèdes de Pins à crochet; mais sa présence est probablement due à la contamination, signalée ci-dessus, de sapins et d'épicéas, et l'écologie fine de l'espèce est insuffisamment connue pour que celle-ci puisse nous servir à titre de caractéristique (5).

En fin de compte, nous préférons nous adresser à deux groupes d'espèces, d'autant qu'il semble possible d'y attacher une interprétation d'ordre écologique : pour les pinèdes de Pin sylvestre d'une part, il s'agit du Rougequeue à

(5) Prudence d'autant plus justifiée que, dans les Pyrénées espagnoles (voir ci-dessous), le Roitelet huppé est plus abondant au contraire dans les pinèdes de Pins à crochet (l'inverse pour le Roitelet triple-bandeau).

TABLEAU V
Variabilité annuelle de quelques espèces aviennes

		Pin sylvestre	Pin à crochet
Roitelet huppé	{ 1971	80%	0%
	{ 1972	80%	14%
	{ 1973	80%	0%
Venturon	{ 1971	60%	0%
	{ 1972	80%	43%
	{ 1973	60%	0%
RQFB	{ 1971	100%	0%
	{ 1972	80%	0%
	{ 1973	20%	20%
Bruant fou	{ 1971	80%	0%
	{ 1972	40%	0%
	{ 1973	0%	0%
Bouvreuil	{ 1971	20%	100%
	{ 1972	20%	100%
	{ 1973	60%	60%
Accenteur mouchet	{ 1971	40%	100%
	{ 1972	80%	86%
	{ 1973	60%	60%
Rougegorge	{ 1971	80%	67%
	{ 1972	80%	100%
	{ 1973	60%	100%

front blanc ($\bar{F} = 67 \%$; $d = 1,9$) et du Venturon ($\bar{F} = 67 \%$; $d = 1,3$), voire de la Grive draine ($\bar{F} = 60 \%$; $d = 0,42$); pour les pinèdes de Pin à crochet d'autre part, il s'agit surtout du Bouvreuil ($\bar{F} = 87 \%$; $d = 3,9$), voire de l'Accenteur mouchet ($\bar{F} = 80 \%$; $d = 2,7$) et du Rougegorge ($\bar{F} = 93 \%$; $d = 2,8$).

Dans le second cas, les 3 espèces évoquent des boisements plutôt frais, aux strates buissonnante et arbustive relativement bien fournies; dans le premier cas, les 3 espèces correspondantes appellent plutôt l'image d'une strate arborée plus conséquente, mais restant ouverte, « aérée ». La référence à la figure 1 n'est évidemment pas inutile à cet égard.

III. - ÉTUDE COMPARATIVE DE PINÈDES OUEST-EUROPÉENNES

De même qu'un récent travail (TOURNIER *et al.*, Trav. sci. P.N. Vanoise, X, 83-109) nous a permis de confronter l'avifaune de diverses pessières d'Europe occidentale, de même nous proposons-nous de dresser ici un tableau comparatif de plusieurs pinèdes étudiées par des ornithologues de France, d'Espagne et de Grande-Bretagne, afin d'en tirer une éventuelle « image avifaunistique moyenne ».

Le tableau VI résume les densités des principales espèces aviennes, que complète à plusieurs titres le tableau VII. Écartant les pinèdes de Pin arole, étudiées en Vanoise seulement, nous concentrerons notre attention sur les pinèdes de Pin sylvestre et/ou de Pin à crochet des Alpes, des Pyrénées, d'Écosse et de Bretagne (ces dernières plantées).

Si nous recherchons les espèces, dominantes ou subdominantes, présentes dans les 6 formations retenues, et pouvant donc éventuellement qualifier « la » Pinède-type, trois seulement répondent à ces conditions : le Pinson (densité moyenne 10,5 couples/10 ha, un biais important provenant de la pinède écossaise - voir ci-dessous), le Rougegorge ($d = 3,2 \pm 1,2$ c/10 ha) et la Mésange huppée ($d = 4,1 \pm 2,1$ c/10 ha) (6). Deux de ces oiseaux sont des ubiquistes notoires, présents de la plaine à la montagne, en milieu feuillu comme résineux ; seule la Mésange huppée peut donc servir à qualifier les pinèdes (Arole excepté, rappelons-le), d'autant que la forêt bretonne plantée constitue pour elle une station artificielle et « abyssale ».

Tel n'est point le cas de la Mésange noire, authentiquement « naturelle » puisqu'absente de la seule pinède bretonne (7) ; mais comme cette espèce apparaît en montagne comme une adepte de la quasi totalité des résineux (Arole excepté, à nouveau), nous conservons à la Mésange huppée une signification particulière de *caractéristique relative* des pinèdes (Pins sylvestre et à crochet), ce que résume le tableau VIII.

Si la Mésange noire présente dans les diverses pinèdes des densités sensiblement affranchies de l'essence et de l'altitude, il n'en est pas de même du Pinson : la densité de cette espèce varie d'un facteur supérieur à 4 de la pinède bretonne à la pessière savoyarde, alors que nous assistons en Écosse à

(6) On veillera toutefois à ne pas accorder trop de valeur absolue à des densités obtenues par des techniques de comptage différentes.

(7) D'autant que la Mésange noire connaît elle aussi des stations de basse altitude dans l'Ouest de la France, nettement moins denses cependant que celles de la Mésange huppée (voir YEATMAN, 1976).

TABLEAU VI
Principales espèces aviennes de pinèdes ouest-européennes

Espèces (c/10 ha)	VANOISE		PYRENEES		BRETAGNE	ECOSSE
	I	II	III	IV	V	VI
	Pin sylvestre	Pin à crochet	Pin sylvestre	Pin à crochet	Pin sylvestre	Pin sylvestre
{ Mésange boréale	6,8	5,3	0,0	0,0	0,0	0,0
{ Mésange noire	5,8	5,0	7,0	7,5	0,0	10
{ Mésange huppée	7,2	6,1	2,9	2,2	3,5	2,5
{ Grimpeur des bois	0,8	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
{ Grimpeur des jardins	0,0	0,0	1,9	1,4	0,0	0,0
{ Roitelet huppé	4,3	0,3	0,4	3,5	3,2	16,2
{ Roitelet triple bandeau	0,0	0,0	6,5	2,4	0,0	0,0
{ Pinson	6,5	2,9	7,1	2,5	2,4	41,8
{ Venturon	1,3	0,5	0,0	0,4	0,0	0,0
{ Bouvreuil	1,0	3,9	0,4	0,0	0,2	0,0
{ Rouggorge	2,8	2,0	5,6	2,9	2,8	3,1
{ Troglodyte	0,0	0,0	5,9	0,4	8,0	1,9

TABLEAU VII
 Comparaison avifaunistique de pinèdes ouest-européennes

Pin sylvestre	Localisation	S _t	\bar{S}	d c/10ha	Σ Bi g/10ha	H' bits	E %	Trois premières espèces	Référence
1 (I)	Savoie (Vanoise) 1 470 m	25	12,6	45	1 740	3,69	78	Mésange huppée, Mésange boréale, Pinson	Ce travail, et 1976
2 (III)	Pyrénées espagnoles 1 000 - 1 300 m	37	17,3	58	4 400	4,26	82	Pinson, Mésange noire Roitelet triple bandeau	PURROY, 1974
3 (V)	Bretagne	(12)	9	24,5	1 180	2,92	81	Troglodyte, Mésange huppée Pouillot véloce	CONSTANT, 1973
4 -	Région parisienne	(16)	-	26,5	800	-	-	Mésanges noire et huppée	LE LOUARN, 1970
5 (VI)	Ecosse (naturel)	8	-	87	2 660	2,24	75	Pinson, Mésanges noire et huppée	WATSON, 1969
6 -	Angleterre (artificiel)	11	-	4,9	370	2,90	84	Pinson, Mésanges noire et huppée	WATSON, 1969

Pin à crochet									
7 (II)	Savoie (Vanoise) 1 510 m	20	8,8	32	1 140	3,26	75	Mésanges huppée, noire et boréale	Ce travail, et 1976
8 (IV)	Pyrénées espagnoles	16	10,3	25	1 330	3,17	79	Mésange noire, Roitelet huppé, Rouge-gorge	PURROY, 1974

TABLEAU VIII
Oiseaux de pinèdes et pessières

	Mésange huppée	Mésange noire	Pinson	Rougegorge
Pinèdes de montagne (quatre : Alpes et Pyrénées)	4,6 ± 2,4	6,3 ± 1,1	4,8 ± 2,4	3,3 ± 1,6
Pinèdes "atlantiques" (Bretagne et Ecosse)	3,0 ± 0,5	0 et 10	2,4 et 41,8 (!)	3,0 ± 0,2
Pessières de montagne (huit : Alpes et Jura)	3,6 ± 2,2	4,5 ± 1,9	9,0 ± 5,0	3,0 ± 1,1

une « hyper-dominance » que seule la latitude élevée peut justifier (8); en outre, les pinèdes sylvestres – de Vanoise et des Pyrénées – connaissent le Pinson à raison de $6,8 \pm 0,3$ c/10 ha, alors qu'il atteint seulement $2,7 \pm 0,2$ c/10 ha dans les pinèdes de Pin à crochet des deux mêmes régions. En fin de compte, c'est le Rougegorge qui, de toutes les espèces aviennes, apparaît comme la plus remarquablement constante et ubiquiste, avec une densité moyenne de $3,0 \pm 1,0$ c/10 ha (calculé sur 14 formations).

Inversement, d'autres espèces peuvent servir à discriminer diverses formations, considérées isolément et globalement.

Ainsi la Mésange boréale (espèce orientale qui ne dépasse pas en France la diagonale Cherbourg-Nice) ne se rencontre-t-elle qu'en Vanoise, alors que le Grimpereau des jardins, espèce généralement plutôt planitiaire et collinéenne, présente des densités très honorables dans les Pyrénées. Pour des raisons comparables à celles de la Mésange boréale, le Venturon n'est présent que dans les Alpes et les Pyrénées. Le Troglodyte présente des densités très irrégulières, qui ne semblent dépendre ni de l'altitude ni de la situation géographique, mais proviennent sans doute des particularités de la végétation au niveau des strates herbacée et buissonnante. De même, si le Roitelet huppé est – comme en Vanoise – abondant dans les pinèdes sylvestres de Bretagne et d'Écosse, régresse-t-il très nettement devant le Roitelet triple-bandeau dans les pinèdes sylvestres des Pyrénées, ce qui justifie a posteriori nos réticences à utiliser cette espèce (et ce genre) comme indicateur écologique, en l'état actuel de nos connaissances.

Plus intéressant par contre apparaît le genre *Phylloscopus* (les Pouillots) : on trouve en effet le Pouillot fitis – espèce septentrionale – dans les pinèdes d'Écosse, le Pouillot véloce – médioeuropéen – dans les pinèdes sylvestres des Pyrénées et la pinède bretonne, le Pouillot de Bonelli – méridional – dans les pinèdes sylvestres des Pyrénées et les deux pinèdes de Savoie.

(8) D'une manière générale en effet, il est connu que les biocénoses marginales sont très souvent simplifiées et déséquilibrées du point de vue spécifique; c'est ici typiquement le cas (cf. $H' = 2,24$).

Plus globalement, la technique des coefficients d'affinité (9) (calculés sur les 8 premières espèces de chaque formation, avec élimination des trois espèces communes à l'ensemble) permet d'apprécier la « proximité » des six pinèdes et de faire la part des influences géographiques ou écologiques, comme le traduit le diagramme ci-dessous :

	II	I	III	VI	IV	V
II CROCHET VANOISE		60	40	20	20	0
I SYLVESTRE VANOISE	60		40	40	40	20
III SYLVESTRE PYRENEES	40	40		40	40	20
VI SYLVESTRE ECOSSE	20	40	40		40	40
IV CROCHET PYRENEES	20	40	40	40		40
V SYLVESTRE BRETAGNE	0	20	20	40	40	

D'une manière générale, l'influence géographique paraît l'emporter sur l'influence écologique (locale), les 2 pinèdes de Pin à crochet étant loin de s'homologuer, tandis que la Vanoise forme un ensemble plus cohérent que les autres formations.

Mais d'autres paramètres plus globaux encore permettent d'éprouver la signification des avifaunes respectives (tabl. VII).

Du point de vue *qualitatif* (richesse S, diversité H'), les deux pinèdes sylvestres de Vanoise et de Pyrénées l'emportent très largement sur les pinèdes de plaine, même naturelles (Ecosse) (10), alors que les pinèdes de Pin à crochet - milieu à priori ingrat - sont en position intermédiaire. Si nous considérons les 4 pinèdes de montagne, il existe d'ailleurs une relation linéairement décroissante ($r = -0,940$; $v = 3$; $p \sim 2\%$) entre l'altitude et le nombre total d'espèces.

(9) Formule de SØRENSEN,

$$J \% = \frac{2c}{a+b}$$

où a et b sont le nombre d'espèces propres à chaque ensemble, et c le nombre d'espèces en commun dans les 2 ensembles.

(10) On voit là l'effet péjorant de l'artificialisation (Région parisienne, Bretagne, Angleterre) ou de la marginalisation (Ecosse) sur la diversité avienne, ce qui confirme la valeur indicatrice de l'avifaune.

Et, de même qu'en Vanoise la pinède sylvestre l'emportait sur la pinède de Pin à crochet, de même notons-nous les valeurs respectives suivantes pour les deux formations homologues des Pyrénées espagnoles : 17,3 contre 10,3 espèces en moyenne par relevé (37 et 16 au total), 4,26 et 3,17 bits pour la diversité informatique, 58 contre 25 couples pour 10 hectares, 4 400 et 1 330 grammes de biomasse totale pour 10 hectares.

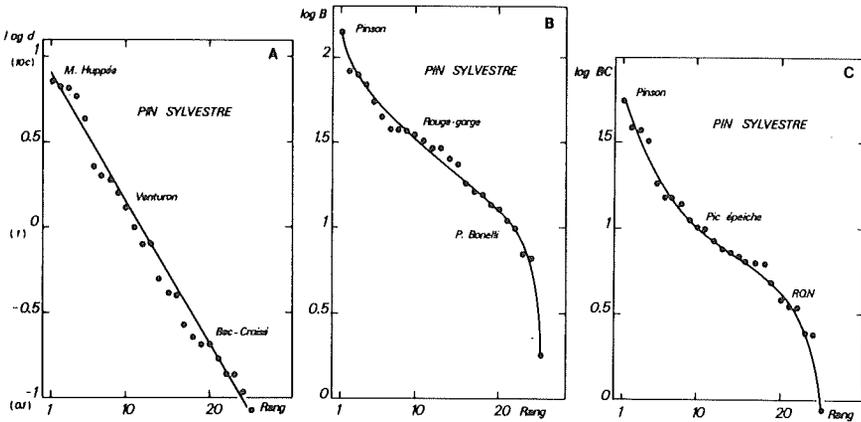


FIG. 5. — Relations (de type semi-logarithmique) entre densités et rang des espèces.

a : densité en couples/10 ha

b : densité en biomasse (g/10 ha)

c : densité en biomasse consommante ($BC = B^{0.7}$). Pin sylvestre, Vanoise.

Pour l'ensemble des 6 formations, les paramètres *quantitatifs* sont néanmoins plus capricieux, surtout pour les biomasses. Certes, les densités des pinèdes d'altitude ne sont jamais négligeables (25 à 58 c/10 ha), mais celles de pinèdes artificielles de plaine sont relativement proches (Région parisienne et Bretagne : environ 25 c/10 ha), alors que la pinède sylvestre d'Écosse est remarquablement dense (87 c/10 ha) : nous avons déjà vu que le Pinson est là très commun, et qu'il s'agit d'une biocénose particulièrement mal équilibrée (cf. $H' = 2,24$ bits).

Du point de vue de la biomasse totale, les pinèdes de Pin à crochet ne sont certes pas très riches (au moins autant cependant que les pinèdes sylvestres artificielles), mais c'est la pinède sylvestre espagnole qui l'emporte nettement, nous l'avons vu, phénomène dû à la présence du Pigeon ramier et du Grand Corbeau aux deux premiers rangs de densité.

Ainsi, dans tous les cas, les milieux naturels apparaissent-ils plus divers, et plus denses, que les milieux artificiels, même lorsque ceux-ci bénéficient de conditions climatiques — notamment hivernales — nettement plus clémentes. Du point de vue écologique, l'avifaune réagit donc plus nettement à la structure (la « physionomie », l'architecture) du milieu qu'à ses composantes climatiques, sans que nous puissions nous prononcer ici sur l'influence trophique, elle-même fonction des mêmes paramètres.

IV. - CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Deux principaux types de conclusions, méthodologiques et écologiques, nous paraissent pouvoir être tirés des précédents résultats :

Comme il était d'ailleurs possible de l'escompter sur des bases théoriques, le *traitement de sous-matrices* de données est un moyen d'augmenter la résolution de l'analyse multivariée au niveau de cas particuliers. Certaines espèces aviennes permettent de caractériser les formations forestières les abritant, ceci à divers niveaux : la Mésange huppée est une *caractéristique* relative des Pinèdes (Pins sylvestres et à crochet), tandis que le Rougequeue à front blanc peut tenir en Vanoise le rôle d'espèce *différentielle* Pinèdes sylvestres *vs.* Pinèdes de Pin à crochet. Il semble toutefois préférable de s'adresser à des *groupements d'espèces* pour atteindre plus sûrement les mêmes résultats, cette notion étant moins sujette à variations d'ordre stationnel ou annuel. L'analyse factorielle des correspondances, appliquée aux formations de Vanoise, s'est confirmée comme un outil de choix à cet effet : Rougequeue à front blanc, Venturon et Grive draine qualifient les pinèdes sylvestres, alors que Bouvreuil et Accenteur mouchet tiennent ici le même rôle pour les formations de Pin à crochet.

Cependant l'étude d'autres pinèdes ouest-européennes (Pyrénées espagnoles, Bretagne, Ecosse) souligne la relativité de telles « caractéristiques », les considérations d'ordre biogéographique venant brouiller le tableau (cas de la Mésange boréale, du Venturon, du Grimpereau des jardins), bien que Mésanges huppée et noire soient constantes dans les formations naturelles.

Un degré supérieur d'intégration de l'information est alors nécessaire : plus que la densité, ou la biomasse, ce sont les variables quali-quantitatives de variété (nombre d'espèces total ou moyen) et de diversité (selon SHANNON et WEAWER) qui rendent alors le meilleur compte des diverses formations : les pinèdes sylvestres sont significativement plus riches que les pinèdes de Pin à crochet (effet probable de l'altitude), mais toutes l'emportent nettement sur les formations de basse altitude, artificielles (Bretagne) ou marginales (Ecosse).

Ainsi, même dans des situations relativement peu tranchées, l'avifaune demeure susceptible de jouer son rôle indicateur pour peu que l'observateur sache utiliser les techniques appropriées et tenir compte des nuances biologiques propres à chaque milieu considéré.

NOTE AJOUTÉE SUR ÉPREUVES

Ce travail rédigé, nous avons pris connaissance (lors du XX^e Colloque Ornithologique Interrégional tenu à St-Etienne le 16 novembre 1980; manuscrit à paraître) du travail de Y. MULLER sur « L'avifaune nicheuse d'une futaie de pins sylvestres dans les Vosges du Nord ».

Il s'agit d'une vieille futaie (140 ans environ) « semi-naturelle » située à 250 m d'altitude, avec un recouvrement de 25 % (plus quelques chênes et épiceas); un important sous-bois (recouvrement 50 %) est de nature fondamentalement feuillue (chêne sessile, hêtre, bouleau), avec tapis (recouvrement 70 %) de myrtille *Vaccinium myrtillus* pour l'essentiel.

La technique des I.P.A. (12 relevés) permet de dénombrer (1979 et 1980), après conversion, 53 ± 2 couples/10 ha appartenant à 18 espèces (20 espèces au total sur les 2 années). Par ordre d'abondance, les 12 premières espèces sont : le Pinson des arbres (15,2 %), la Mésange noire (10,7 %), le Rougegorge (8,4 %); le Gobemouche noir (7,7 %), la Mésange nonnette (7,6 %), la Mésange huppée (7,4 %), la Mésange charbonnière (6,8 %), le Grimpereau des bois (5,1 %), le Troglodyte (4,9 %), la Sittelle (3,6 %), les Roitelets huppé (2,9 %) et triple-bandeau (2,8 %).

On peut aisément distinguer, dans cette liste, 3 sous-ensembles :

1 - celui des oiseaux liés au pin sylvestre (ou, d'une manière plus large, aux résineux) : Mésanges noire et huppée, Grimpereau des bois et Roitelet huppé;

2 - celui des oiseaux liés aux feuillus et/ou aux faibles altitudes : Mésanges nonnette et charbonnière, Sittelle;

3 - celui des espèces « ubiquistes » : Pinson, Rougegorge, Troglodyte. Comme le note l'auteur, « la superposition de la strate arborescente supérieure de pins et de la strate arborescente inférieure de feuillus donne donc ici la plus forte densité recensée dans ces 5 futaies de pins sylvestres ».

Le travail de Y. MULLER offre, en effet, l'intérêt supplémentaire d'étendre à l'Europe centrale la bibliographie relative à l'avifaune des pinèdes. Citant le travail de Le LOUARN (1970) et notre étude générale (1976), ignorant par contre les données « occidentales » de CONSTANT (1973), PUROY (1974) et WATSON (1969), MULLER mentionne l'étude faite par DIERSCHKE (1973) dans le Nord de l'Allemagne, et celle réalisée en Pologne par MRUGASIEWICZ (1974).

Dans le premier cas (forêt de 60-120 ans avec strate arbustive feuillue), la densité - 58 couples/10 ha - est pratiquement égale à celle notée dans les Vosges; dans le second cas, par contre (futaie sèche de pins sylvestres, sans sous-bois, mais en lisière), les caractéristiques sont proches de celles notées en Vanoise : 50 couples/10 ha et 23 espèces (relevés sur 10 ha).

En conclusion, les 3 travaux cités ici confirment bien l'attachement de certains oiseaux au milieu pinède : Mésanges noire et huppée particulièrement; densité et diversité aviennes dépendent davantage de la physionomie végétale : degré d'ouverture des strates et, surtout, importance des feuillus et d'un sous-bois (que traduit par exemple la présence du Troglodyte).

DIERSCHKE (F.) 1973. - Die Sommervogelbestände nordwestdeutscher Kieferforsten *Vogelwelt*, 94, p. 201-225.

MRUGASIEWICZ (A.) 1974. - Recherches quantitatives des oiseaux nicheurs des forêts de la région de Milicz - *Acta Universit. Wratislav.*, n° 223, p. 17-35.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTOLI (Ch.) 1966. - Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. Forest.*, XXIII, fasc. 3, 1-321.
- BLONDEL (J.), FERRY (C.) et FROCHOT (B.) 1970. - La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés d'avifaune par « stations d'écoute ». *Alauda*, 38, 55-71.
- CONSTANT (P.), EYBERT (M.C.) et MAHEO (R.) 1973. - Recherches sur les oiseaux nicheurs dans les plantations de résineux de la forêt de Paimpont (Bretagne). *Alauda*, 41, 371-384.
- LEBRETON (Ph.), TOURNIER (H.) et LEBRETON (J.D.) 1976. - Etude de l'avifaune du parc national de la Vanoise. VI. Recherches d'ordre quantitatif sur les oiseaux forestiers de Vanoise. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, VII, 163-243.
- LE LOUARN (H.) 1970. - Comparaison des densités de population des Passereaux nicheurs dans divers types de forêts. *Passer*, n° 6, 60-77.
- PURROY (F.J.) 1974. - Contribucion al Conocimiento ornitologico de los Pinares pirenaicos. *Ardeola*, 20, 245-261.
- TOURNIER (H.), LEBRETON (Ph.), MAGNOULOUX (D.) et BETHMONT (M.) 1979. - Etude de l'avifaune du parc national de la Vanoise. VII. L'avifaune des Pessières savoyardes. *Trav. Sci. Parc Nation. Vanoise*, X, 83-109.
- WATSON (A.) 1969. - Preliminary Counts of Birds in central Highland pine woods. *Bird Study*, 16, n° 3, 158-163.

Travail partiellement réalisé dans le cadre de l'appel d'offres (Thème : Espèces Indicatrices) du Comité Faune-Flore du Haut-Comité à l'environnement (Contrat n° 7198).

OBSERVATIONS SUR LA PATHOLOGIE
DES RUMINANTS SAUVAGES DE MONTAGNE
(CHAMOIS, BOUQUETINS, MOUFLONS),
DANS LE DÉPARTEMENT DE LA SAVOIE
DU 1^{er} JUILLET 1977
AU 30 JUIN 1980 *

par Gérard MONTAGUT (1), Jean HARS (2), Philippe GIBERT (3),
Christiane PRUD'HOMME (1) et Lucette HUGONNET (4).

I. - Milieu naturel, animaux examinés, méthodes d'examen.....	202
II. - Maladies infectieuses, accidents traumatiques, affections diverses	207
III. - Parasitisme	216
Conclusion	223
Bibliographie	224

Résumé. - Les observations effectuées, en Savoie, pendant trois ans, sur la pathologie des ruminants sauvages de montagne (chamois, bouquetins, mouflons) ont portées sur 40 animaux dont 36 chamois. Les animaux morts, en bon état de conservation, provenant de trois massifs montagneux : Vanoise, Beaufortin, Bauges, ont été autopsiés, soumis à des examens de laboratoire et à des bilans parasitaires (helminthes). Les dominantes pathologiques observées ont été les bronchopneumonies infectieuses, les accidents traumatiques, les entérites et les infections à *Clostridium*. Les examens helminthologiques du tube digestif et des poumons ont permis d'identifier 29 espèces de vers parasites. Le parasitisme gastro-intestinal n'a pas de conséquence néfaste, en revanche la strongylose pulmonaire est parfois grave. Les ectoparasites sont peu fréquents et peu nombreux. Un seul cas de maladie à protozoaire (coccidiose) a été observé. Une surveillance sanitaire permanente des populations animales est nécessaire.

Mots-clés : *Montagne de Savoie - ruminants sauvages - maladies - parasitisme.*

* Travaux réalisés dans le cadre d'une convention de recherches passée entre l'Office National de la Chasse et l'École Nationale Vétérinaire de Lyon - Parc National de la Vanoise - Laboratoire vétérinaire de la Savoie.

(1) Laboratoire Vétérinaire de la Savoie - 321 chemin des Moulins - BP 1113, 73011 Chambéry Cedex.

(2) Termignon, 73500 Modane.

(3) 25, rue de Warens, 73000 Chambéry.

(4) Laboratoire de Parasitologie de l'École Nationale Vétérinaire de Lyon, Marcy l'Étoile, 69260 Charbonnières les Bains.

Summary. - OBSERVATIONS ON PATHOLOGY OF MOUNTAIN WILD RUMINANTS (*RUPICAPRA RUPICAPRA*, *CAPRA IBEX*, *OVIS MUSIMON*) IN THE DISTRICT OF SAVOY FROM JULY 1977 TO JUNE 1980.

During three years, in Savoy, observations have been carried out on pathology of mountain wild ruminants (*Rupicapra rupicapra*, *Capra ibex*, *Ovis musimon*), 40 animals (36 chamois) have been examined. Post mortem examinations, laboratory investigations and parasitology research were performed on recently dead animals coming from three mountain ranges (Vanoise, Beaufortin, Bauges). Prevailing diseases were: infectious pneumonia, enteritis, traumatic accidents and clostridial infections. Gastro-intestinal helminths and lungworms have been collected, 29 helminth species have been identified. Gastro-intestinal parasitism had no clinical consequences, verminous pneumonia was sometimes serious. Ectoparasites were not numerous and rarely found. Only one case of protozoa disease (coccidiosis) was observed. A permanent sanitary survey of animal populations is necessary.

Key words: *Savoy mountains - wild ruminants - diseases - parasitism.*

La pathologie des ruminants sauvages de montagne a, jusqu'à présent, été peu étudiée en France par rapport à d'autres pays alpins, notamment la Suisse, l'Italie et l'Autriche. Ces pays ont créé avant la France des réserves ou des parcs naturels dans lesquels les animaux font l'objet, depuis plusieurs décennies, d'une surveillance permettant de connaître leur état sanitaire. Les animaux morts sont soumis à des examens approfondis dans des laboratoires s'intéressant à leur pathologie (par exemple, en Suisse, l'Institut Galli Valerio).

En Savoie, le développement de la surveillance sanitaire des animaux dans le Parc National de la Vanoise ainsi que dans les réserves de chasse nous a permis d'examiner, de manière assez approfondie, sur une période de 3 ans, une quarantaine d'animaux, surtout des chamois (*Rupicapra rupicapra*) mais aussi quelques bouquetins (*Capra ibex*) et mouflons (*Ovis musimon*).

I. - MILIEU NATUREL, ANIMAUX EXAMINÉS, MÉTHODES D'EXAMEN

A) LES MASSIFS MONTAGNEUX CONCERNÉS (fig. 1)

Les animaux examinés proviennent de trois massifs montagneux du département de la Savoie :

- le massif de la Vanoise, dont une partie constitue le Parc National, s'étend entre les hautes vallées de l'Arc et de l'Isère et la frontière italienne à l'Est où il jouxte le massif du Grand Paradis. Il culmine à 3 855 mètres à la Grande Casse. Les sommets de plus de 3 000 mètres y sont nombreux.

En 1979, la population de chamois était évaluée à 4 200 individus, celle de bouquetins à 400; en septembre 1980, on comptait 47 mouflons.

- le massif du Beaufortin est situé à l'extrémité Sud-Ouest du massif du Mont Blanc et limité au Sud par la vallée de l'Isère. Le Roignais, point le plus élevé du massif atteint 2 999 mètres d'altitude.

Le nombre des chamois était estimé en 1979 à 400, celui des mouflons à 80.

- le massif des Bauges est limité au Nord-Est par la cluse Annecy-Ugine, au Sud-Est par la vallée de l'Isère, sa bordure ouest s'étend le long d'une ligne droite reliant Chambéry à Annecy. C'est un massif préalpin dont l'altitude maximum atteint 2 217 mètres à l'Arcalod.

En 1979, l'effectif de chamois se situait entre 600 et 650 individus, l'effectif de mouflons entre 280 et 320.

Les trois massifs accueillent pendant l'été des bovins et des ovins transhumants.

Le bouquetin n'existe que dans le massif de la Vanoise. Le mouflon a été introduit dans les trois massifs, d'abord dans les Bauges en 1954 puis dans le Beaufortin et la Vanoise.

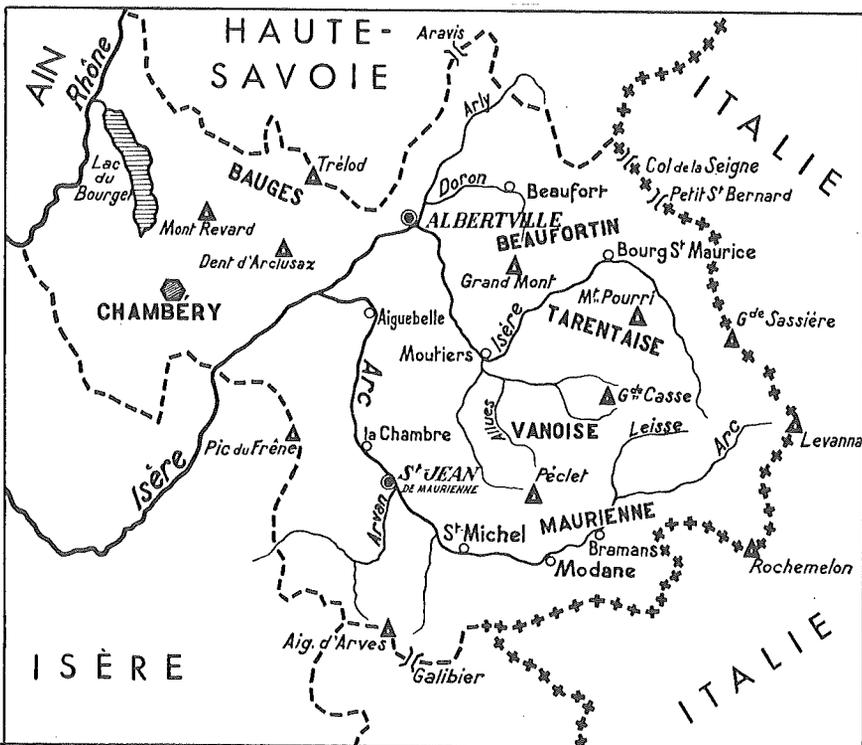


FIG. 1. - Carte de situation des massifs montagneux considérés.

B) LES ANIMAUX

a) Recueil des cadavres et des prélèvements

La surveillance sanitaire des ruminants sauvages de montagne dans le département de la Savoie est d'abord exercée par les gardes qui se trouvent sur le terrain (Parc National de la Vanoise, Office National de la Chasse, Fédération Départementale des Chasseurs). Ceux-ci, à l'occasion de leurs sorties, repèrent les animaux malades qui devront éventuellement être capturés et acheminent les cadavres qu'ils ont découverts au laboratoire. Lorsque le transport des cadavres est impossible ou trop pénible, ils prélèvent sur place les organes qui leur paraissent lésés. Un vétérinaire se déplace quelquefois sur le terrain avec des gardes, le cas échéant il effectue des autopsies sur place et fait des prélèvements en vue d'examens complémentaires. En règle générale, chaque fois que cela est possible, les cadavres entiers sont transportés au laboratoire où ils sont autopsiés et subissent un certain nombre d'examens; seuls les cadavres en bon état de conservation sont examinés de manière approfondie.

Lorsque cela est possible, sur les animaux capturés vivants, des prélèvements coprologiques pour examen parasitologique sont faits ainsi que des prélèvements de sang qui sont ensuite soumis aux recherches sérologiques couramment pratiquées sur les ruminants domestiques du département.

b) Distribution des observations dans l'espace et dans le temps

Le chamois est de loin l'espèce la plus représentée : 36 cadavres entiers en bon état de conservation ont été autopsiés et soumis à des examens bactériologiques et parasitologiques, des organes ont été prélevés sur des chamois abattus

TABLEAU I
Répartition des cadavres de chamois examinés.

ANNEE	VANOISE	BAUGES	BEAUFORT	VALLOIRE	TOTAL PAR ANNEE
1977	4	0	0	0	4
1978	4	1	0	1	6
1979	7	3	1	0	11
1980 (1er semestre)	12	0	3	0	15
Total par massif	27	4	4	1	Total général 36

à la chasse et des prises de sang ont été faites sur des animaux vivants. En revanche, seulement 2 mouflons (l'un en provenance des Bauges, l'autre de la Vanoise) et 2 bouquetins ont été recueillis et examinés.

En ce qui concerne le chamois, les observations se répartissent de manière inégale entre les trois massifs montagneux (tabl. I) : les 3/4 des animaux examinés proviennent de la Vanoise, seulement quatre animaux entiers de chacun des deux massifs des Bauges et du Beaufortin ont été examinés. Une observation isolée concerne un chamois de la région de Valloire abattu en période de chasse prohibée.

Il faut préciser qu'aucun des chamois victimes de l'épizootie de kérato-conjonctivite, qui a sévi dans les Bauges pendant l'été 1977, n'a été examiné par nos soins. Les études concernant cette maladie ont été conduites par l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon.

La répartition, selon les périodes de l'année, des chamois recueillis et examinés est hétérogène (fig. 2). Sur l'ensemble des 3 années, 28 cadavres ont été recueillis au cours du premier semestre contre 8 seulement au cours du deuxième semestre. Il est vraisemblable que, dans la réalité, la fréquence des mortalités est encore plus importante au cours du premier semestre car, au

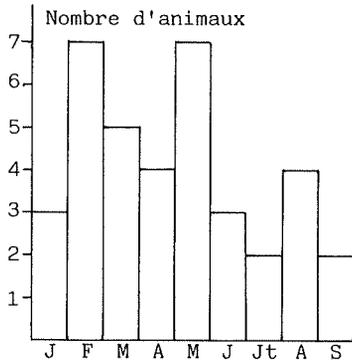


FIG. 2. - Répartition, selon les mois de l'année, des cadavres de chamois recueillis au cours des 3 années.

moins pendant les trois ou quatre premiers mois de l'année, le mauvais temps et l'enneigement ne permettent pas un bon repérage des cadavres et diminuent fortement les possibilités de sortie des gardes.

La figure 3 souligne la fréquence accrue des mortalités dans les classes d'âge de 2 ans et au-dessous de 2 ans. Ce que le bon sens permet de prévoir apparaît clairement, à savoir qu'au cours de l'hiver une sélection naturelle particulièrement sévère s'opère sur les jeunes.

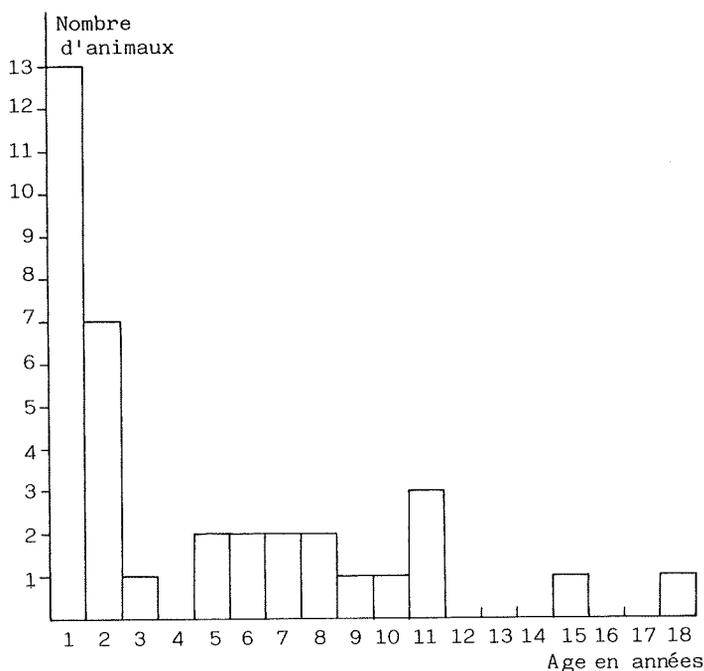


FIG. 3. - Répartition selon leur âge des chamois trouvés morts.

C) LES MÉTHODES

Chaque animal entier en bon état de conservation fait l'objet d'une autopsie minutieuse, les organes lésés sont soumis à des examens complémentaires en fonction de la nature des lésions observées (bactériologie, parasitologie, histologie, toxicologie...). Certains examens, qui ne sont pas réalisés au laboratoire vétérinaire de la Savoie, sont confiés à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon (notamment les examens histologiques et toxicologiques).

L'inventaire des vers parasites du tube digestif, du foie et de l'appareil respiratoire est effectué selon la méthode décrite par EUZEBY (1958). En ce qui concerne l'appareil digestif, les formes imaginaires présentes dans la lumière des organes sont seules recherchées et dénombrées. Les strongles pulmonaires sont recherchés dans les bronches et dans le parenchyme par digestion pepsique de celui-ci. Les examens coproscopiques utilisent une technique de flottaison à l'iodo-mercurate de potassium avec dénombrement sur lame de MAC MASTER.

Les examens sérologiques sont ceux couramment pratiqués sur les petits ruminants domestiques du département; ils intéressent les maladies infectieuses suivantes :

- brucellose (épreuve à l'antigène tamponné, séroagglutination de WRIGHT, fixation du complément);

- chlamydirose, fièvre Q (fixation du complément en micro-méthode) (GIAUFFRET et RUSSO, 1976);
- salmonellose à *Salmonella abortus ovis* (séroagglutination lente);
- paratuberculose (fixation du complément en micro-méthode, antigène IFFA MERIEUX).

II. - MALADIES INFECTIEUSES, ACCIDENTS TRAUMATIQUES AFFECTIONS DIVERSES

Si on classe les maladies et affections reconnues par ordre de fréquence décroissante, en premier lieu se situent les affections pulmonaires qui représentent la pathologie la plus fréquemment observée. On trouve ensuite les lésions résultant de traumatismes, les entérites, les infections à *Clostridium* et enfin divers processus pathologiques peu fréquents ou isolés.

Souvent plusieurs maladies coexistent chez le même animal (broncho-pneumonie à *Pasteurella haemolytica* et infection à *Clostridium*, broncho-pneumonie et entérite...).

A) PATHOLOGIE PULMONAIRE

Le poumon est l'organe le plus souvent porteur de lésions, au premier rang desquelles figurent les lésions de strongylose pulmonaire. La plupart des poumons que nous avons examinés étaient porteurs de lésions de strongylose en général bénignes, peu nombreuses et peu étendues (les observations concernant cette maladie parasitaire et les parasites responsables sont rapportées dans le chapitre consacré au parasitisme). En revanche, les cas de bronchopneumonies d'origine infectieuse avaient toujours un caractère de gravité.

Parmi les 36 chamois autopsiés, 19 présentaient, indépendamment de la présence habituelle de foyers bénins de strongylose pulmonaire, des lésions de bronchopneumonie d'origine infectieuse. Dans la majorité des cas (chez 14 animaux), ces lésions correspondaient à une forme aiguë ou subaiguë de la maladie (hépatisation rouge), cinq animaux présentaient des lésions anciennes résultant d'une évolution chronique de la maladie. Qu'il s'agisse de forme aiguë ou chronique, les lésions de bronchopneumonie infectieuse intéressaient les lobes apicaux et cardiaques; dans les cas les plus graves, elles s'étendent aux portions antéro-inférieures des lobes diaphragmatiques.

Dans les cas de bronchopneumonies aiguës et subaiguës, les examens bactériologiques des lésions au stade d'hépatisation rouge ont permis d'isoler *Pasteurella haemolytica* sur 9 animaux, le plus souvent seule, quelquefois

associée soit à des bactéries du genre *Neisseria* soit à *Klebsiella pneumoniae* soit à *Aeromonas hydrophila*. *Neisseria animalis* a été isolée seule une fois (tabl. II).

Dans les formes chroniques *Corynebacterium pyogenes* est la bactérie la plus fréquemment isolée, soit seule, soit avec une *Neisseria* ou un colibacille. Deux animaux présentaient des abcès caséeux, dûs à *Corynebacterium pyogenes*, au niveau des poumons ainsi que de plusieurs masses musculaires et ganglions lymphatiques, réalisant le tableau nécroscopique de la maladie caséuse fréquente chez le mouton et la chèvre. Cette maladie est également signalée chez les chamois du massif des Ecrins et les isards du parc National des Pyrénées occidentales.

TABLEAU II
Pathologie pulmonaire

Nature des lésions	Nombre de cas	Nombre d'exams bactériologiques	Germes isolés
Bronchopneumonie aiguë ou sub-aiguë sans pleurésie ni péri-cardite	8	7	Pasteurella haemolytica seule : 3 fois Past. haem. + Neisseria : 2 fois Past. haem. + Klebsiella : 1 fois Neisseria seule : 1 fois
Bronchopneumonie aiguë ou sub-aiguë avec pleurésie	4	4	Pasteurella haemolytica seule : 3 fois Bactériologie négative : 1 fois
Bronchopneumonie aiguë ou sub-aiguë avec pleurésie et péri-cardite	2	0	
Lésions anciennes	5	4	Corynebacterium pyogenes seul : 1 fois Coryneb. pyogenes + Escherichia coli : 1 fois Coryneb. pyogenes + Neisseria : 1 fois Escherichia coli seul : 1 fois

Pasteurella haemolytica apparaît comme le principal germe responsable des bronchopneumonies aiguës et subaiguës; elle a été isolée 9 fois en 2 ans (1979 et 1980) sur 7 chamois de Vanoise et 2 du Beaufortin, la plupart âgés de moins de 2 ans.

Les cas observés sont sporadiques, à la différence de l'enzootie de pleuro-pneumonie, due également à *Pasteurella haemolytica*, qui a frappé les bouquetins dans la partie sud-ouest du Parc de la Vanoise au cours de l'hiver 1975-1976 (PAIRAUDEAU et coll., 1977).

Quant à la pathogénie de cette maladie, on peut émettre l'hypothèse qu'un certain nombre de porteurs sains hébergent *Pasteurella haemolytica* au niveau du nasopharynx. L'infection pulmonaire surviendrait à la mauvaise saison, à l'occasion d'un affaiblissement de l'animal provoqué par l'enneigement, le froid, la difficulté de se nourrir.

L'intervention de mycoplasmes associés à *Pasteurella haemolytica* est possible, nous n'avons pas recherché ces microorganismes; il faudrait le faire dans l'avenir.

Le rôle des strongles pulmonaires, considérés classiquement comme un facteur prédisposant à l'apparition des bronchopneumonies infectieuses, semble plutôt s'exercer de manière indirecte en affaiblissant l'animal que directement au niveau du poumon. En effet, d'une part les lésions de strongylose se localisent aux lobes diaphragmatiques alors que les foyers de bronchopneumonie infectieuse intéressent d'abord les lobes apicaux et cardiaques, d'autre part les animaux atteints de bronchopneumonie infectieuse ne sont pas ceux qui présentent les lésions de strongylose les plus importantes.

Enfin, il est peu probable que les ovins en estive soient à l'origine de la maladie des chamois, les bronchopneumonies à *Pasteurella haemolytica* survenant chez ces derniers au cours de la mauvaise saison, c'est-à-dire plusieurs mois après que les moutons aient quitté les alpages.

B) LÉSIONS D'ORIGINE TRAUMATIQUE

De telles lésions sont fréquemment observées, elles présentent des degrés de gravité très variables depuis la simple ecchymose jusqu'aux fractures multiples avec hémorragies abondantes. Lors des autopsies, il convient de distinguer les lésions traumatiques récentes contemporaines de la mort et responsables (en totalité ou en partie) de celle-ci, des lésions anciennes qui ont laissé l'animal survivre. Sur 9 chamois porteurs de lésions d'origine traumatique, 7 sont morts pratiquement immédiatement, 2 ont survécu quelques mois.

1) Animaux porteurs de lésions traumatiques contemporaines de la mort

Un garde du Parc National de la Vanoise a assisté à l'enlèvement d'un éterlou âgé de 10 mois par un aigle qui l'a laissé tomber au cours de son vol. A l'autopsie, le cadavre de l'éterlou présentait de nombreuses fractures des os

longs, du crâne et des vertèbres; les poumons portaient des foyers de pneumonie à *pasteurella haemolytica*. On peut supposer que l'animal, affaibli par sa pneumonie, a été une proie facile pour l'aigle.

Un mouflon atteint de cenurose cérébrale, mort au pied d'une falaise dans la région de Champagny en Vanoise, présentait une fracture du crâne et un éclatement du foie avec hémopéritoine. Les troubles nerveux dûs à la cenurose ont provoqué sans aucun doute la chute de l'animal du haut de la falaise.

Deux adultes morts dans des avalanches en Vanoise présentaient de nombreuses fractures accompagnées d'hémorragies abondantes. Un éterlou du Beaufortin avait une fracture du fémur avec hémorragie abondante.

Souvent les blessures par coup de feu ne sont pas décelables par examen externe du cadavre, il est nécessaire de pratiquer une autopsie (COUTURIER, 1938). Un chamois abattu par balle en mai 1978 près de Valloire ne portait aucune lésion externe, les impacts et le trajet de la balle n'ont pu être déterminés qu'après dépouillement et autopsie. La balle avait traversé le cœur de part en part, provoquant un hémothorax et un hémopéricarde.

Il est surprenant de constater parfois l'absence de fractures osseuses en présence de lésions splanchniques importantes d'origine manifestement traumatique. Ainsi à Tignes, un chamois, déposé en février 1980 devant une cabane par un skieur inconnu, présentait un éclatement du foie avec hémopéritoine très abondant, plusieurs hématomes sous pleuraux ainsi qu'une hémorragie sous durale au niveau du cervelet sans aucune fracture osseuse.

La capture au moyen de cages semble dangereuse; deux observations confortent cette hypothèse. Dans les Bauges, un chamois, mort après s'être vigoureusement débattu dans une cage de capture, ne portait pas d'autres lésions que des ecchymoses et hématomes sans gravité. Ces lésions traumatiques légères ne pouvaient pas avoir provoqué la mort. Il est vraisemblable que la frayeur engendrée par la capture a pu entraîner des réactions neuro-végétatives violentes provoquant la mort de l'animal. L'utilisation du fusil anesthésique paraît préférable à la cage de capture car il évite le stress et l'emprisonnement prolongé pouvant être à l'origine de la mort. Le cas s'est produit en juin 1980 dans le massif de la Vanoise où une cage de capture, qui n'avait pas pu être contrôlée pendant plusieurs jours du fait de l'arrivée brusque du mauvais temps, a été trouvée au retour du beau temps contenant une mère et son petit de quelques jours, morts.

2) Animaux porteurs de lésions traumatiques anciennes

Un chamois de Vanoise, âgé de 8 mois, trouvé en février, présentait une arthrite ouverte purulente du genou droit faisant suite à une blessure profonde, compliquée d'ostéomyélite du radius.

Un chamois de 6 ans mort en mars 1978 à Lanslevillard était amputé du membre antérieur gauche juste en dessous du coude, le moignon était parfaitement cicatrisé. L'animal vivait donc ainsi depuis plusieurs mois (depuis la période de chasse peut-être), au moment de sa mort (provoquée par une péritonite) il était cachectique. Il est étonnant qu'un animal ainsi handicapé ait

pu survivre dans un milieu aussi difficile à la plus mauvaise saison. Des cas identiques sont rapportés par BOUVIER et coll. (1958) et COUTURIER (1938).

C) ENTÉRITES

Six animaux présentaient des lésions d'entérite, le plus âgé avait un an et demi, les cinq autres étaient âgés d'un an ou de moins d'un an (le plus jeune avait un mois et demi). Parmi ces six animaux, cinq étaient aussi atteints d'autres maladies intéressant d'autres organes que l'intestin, quatre d'entre eux portaient également des lésions de bronchopneumonie accompagnée ou non de pleurésie, le cinquième présentait une méningo-encéphalite. Les six chamois provenaient du massif de la Vanoise.

Chez deux animaux atteints d'entérite aiguë catarrhale, un colibacille a été mis en évidence, une fois seul, une fois associé à *Staphylococcus aureus*.

Un jeune âgé de 2 mois (trouvé en août) était atteint de coccidiose. Il présentait une inflammation de l'intestin grêle en foyers disséminés. L'examen microscopique du produit de grattage de la muqueuse intestinale, au niveau des lésions, a permis d'observer des coccidies à divers stades du cycle d'évolution. L'examen coproscopique quantitatif a révélé la présence de deux millions d'ookystes. Les espèces de coccidies présentes n'ont pas été identifiées.

Nous n'avons jamais observé d'entérite en relation avec une infestation heminthique aussi bien chez le chamois que chez le mouflon et le bouquetin.

D) INFECTIONS À *CLOSTRIDIUM*

La première observation a eu lieu au printemps 1979 sur un chamois femelle, âgé de 10 mois environ, trouvé mort dans la neige à 2 000 m d'altitude à Val d'Isère. L'animal avait été vraisemblablement attaqué par un rapace : en effet, la cavité orbitaire gauche était béante, l'œil ayant été arraché, la boîte crânienne était fracturée en arrière de la corne droite (par des coups de bec ?), le creux du flanc gauche était déchiqueté.

A l'autopsie, le foie était congestionné, la rate très hypertrophiée et boueuse, évoquant tout à fait une rate charbonneuse. L'examen bactérioscopique de calques spléniques mettait en évidence de très nombreux bacilles GRAM positifs. L'animal présentait en outre des lésions de pneumonie aiguë intéressant les lobes apicaux et cardiaques droits et gauches. *Clostridium sordellii* a été isolé en abondance de plusieurs viscères et du sang du cœur. On peut se demander si ce jeune chamois a été partiellement dévoré après sa mort ou si, déjà fortement affaibli par sa pneumonie, il a pu être attaqué vivant par un rapace qui lui aurait inoculé *Clostridium sordellii*, provoquant une septicémie foudroyante.

Cette première observation a été suivie, quelques mois plus tard, d'un cas semblable concernant un chevreuil femelle de 3 ans du massif des Bauges, mort après sa capture. L'animal présentait des lésions identiques à celles du chamois de Val d'Isère et *Clostridium sordellii* a aussi été isolé en abondance. A partir de ce moment là, les *Clostridium* ont été recherchés systématiquement dans la rate, le foie et le sang du cœur des animaux autopsiés. Ils ont été mis en évidence sur 3 autres animaux, deux chamois et un bouquetin, au printemps 1980.

Deux chamois femelles adultes du Beaufortin, en gestation avancée, trouvées vivantes mais couchées, incapables de se déplacer, ont été capturées par des gardes chasse puis sacrifiées. L'une présentait des lésions d'origine traumatique, placards ecchymotiques sous cutanés et côtes fracturées, ainsi qu'une rate congestionnée et légèrement hypertrophiée. *Clostridium sordellii* a été isolé en abondance de la rate, du sang du cœur et du placenta. L'autre était cachectique, couverte de poux, et atteinte d'une bronchopneumonie avec péricardite; les viscères abdominaux (notamment le foie et la rate) présentaient un aspect normal. L'examen bactériologique a permis d'isoler *Pasteurella haemolytica* du poumon, *Clostridium sordellii* et *Clostridium novyi B* (œdematiens B) du foie.

Enfin, *Clostridium novyi B* (agent de l'hépatite nécrosante du mouton) a été isolé seul du foie d'un bouquetin mâle de 5 ans, capturé au fusil anesthésique puis transporté en voiture. Au cours du transport, l'animal a été victime d'une fracture du fémur nécessitant son abattage. L'animal portait des abcès anciens sur le rein et l'épididyme gauches, son foie présentait un aspect tout à fait normal.

En ce qui concerne ces trois dernières observations, la mise en évidence des *Clostridium* a eu lieu sur des prélèvements frais (les animaux sacrifiés ont été conservés au froid et autopsiés moins de 24 h après leur mort). Ainsi se trouve exclue la possibilité du développement de *Clostridium* par suite d'une conservation trop longue ou défectueuse des prélèvements. L'absence de lésions ou leur faible intensité, par rapport à celles observées sur la jeune femelle de Val d'Isère et le chevreuil des Bauges, s'explique par la sacrifice des animaux qui a interrompu l'évolution de l'infection et le développement des lésions.

Il ressort que, dans tous les cas observés, les animaux étaient déjà affaiblis (blessés, malades ou cachectiques) lorsque l'infection à *Clostridium* est intervenue. Il faut noter que chez l'agneau *Clostridium sordellii* est de plus en plus souvent à l'origine de septicémies à évolution aiguë ou suraiguë.

E) MALADIES ET AFFECTIONS DIVERSES

Ce paragraphe regroupe les processus pathologiques peu fréquents ou observés de manière isolée.

— L'observation la plus inattendue concerne un cas de fluorose sur un chamois mâle de trois ans et demi, trouvé mort sur la commune de Modane en janvier 1980. L'animal portait des lésions dentaires importantes : les incisives

avaient un aspect crayeux, les molaires et prémolaires présentaient une irrégularité d'usure très marquée avec des échancrures profondes atteignant parfois les gencives. Un demi maxillaire inférieur a été examiné par le laboratoire de toxicologie de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon; les résultats du dosage du fluor ont été les suivants :

Teneur en fluor du maxillaire inférieur :

Fluor en mg/kg de cendres : 7 500 mg

Fluor en mg/kg de matière sèche : 5 275 mg

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenues par MILHAUD et coll. (1980) au cours d'une étude expérimentale de la fluorose caprine. La teneur du maxillaire inférieur des chèvres atteintes de fluorose clinique varie de 4 600 mg à 6 900 mg de fluor par kg de matière sèche. Malgré l'absence de référence précise chez le chamois, il est certain que celui-ci était atteint de fluorose compte tenu de l'importance de ses lésions dentaires et de la teneur en fluor de son maxillaire inférieur.

- Deux chamois adultes, trouvés morts à un mois d'intervalle sur le territoire de la commune de Lanslevillard au début du printemps de 1978, présentaient des lésions identiques à celles observées en période de guérison chez le mouton atteint d'ecthyma contagieux. Les lèvres portaient des croûtes circulaires d'un centimètre de diamètre environ, se détachant facilement et laissant apparaître une petite cicatrice (photo 1). Des croûtes ont été prélevées et expédiées pour la mise en évidence du virus de l'ecthyma contagieux au microscope électronique (cet examen permettant un diagnostic de certitude); malheureusement les croûtes n'ont pas été examinées. La suspicion d'ecthyma contagieux, maladie signalée chez le chamois et le bouquetin, concernant ces deux animaux n'a donc pas pu être confirmée.

Ces deux animaux présentaient également une péritonite aiguë généralisée, pour l'un *Coynebacterium pyogenes*, *Staphylococcus aureus* et *Escherichia coli* ont été isolés du liquide péritonéal, pour l'autre, seul *Escherichia coli* a été mis en évidence.

- A deux reprises, des éagropiles, encore appelés trichobézoards, ont été trouvés dans des panses de chamois. Ils avaient la forme d'une pomme de terre allongée de couleur brun foncé et étaient constitués d'un enchevêtrement dense de fibres ligneuses entourées d'une écorce dure et brillante (photo 2). De telles formations ont été souvent signalées chez le chamois; on leur attribuait des vertus thérapeutiques diverses (BOUVIER et coll., 1958; COUTURIER, 1938). Lorsqu'ils sont dans la panse, ils n'ont aucune incidence pathologique.

- Le jeune chamois atteint d'entérite coccidienne (cf. *supra*) capturé vivant, présentait également une paralysie flasque des membres postérieurs. Le cerveau de l'animal a été adressé à l'Institut Pasteur de Lyon pour recherche de la rage; l'examen histologique a révélé l'existence d'une méningo encéphalite avec présence « de nombreux filaments et grains dans l'espace méningé ». La conclusion était la suivante : « lésions de méningo-encéphalite, peut-être de nature mycotique ».

- Un chamois femelle âgé de 17 ans présentait un pyomètre avec ovarite purulente; il n'a pas été effectué d'examen bactériologique.

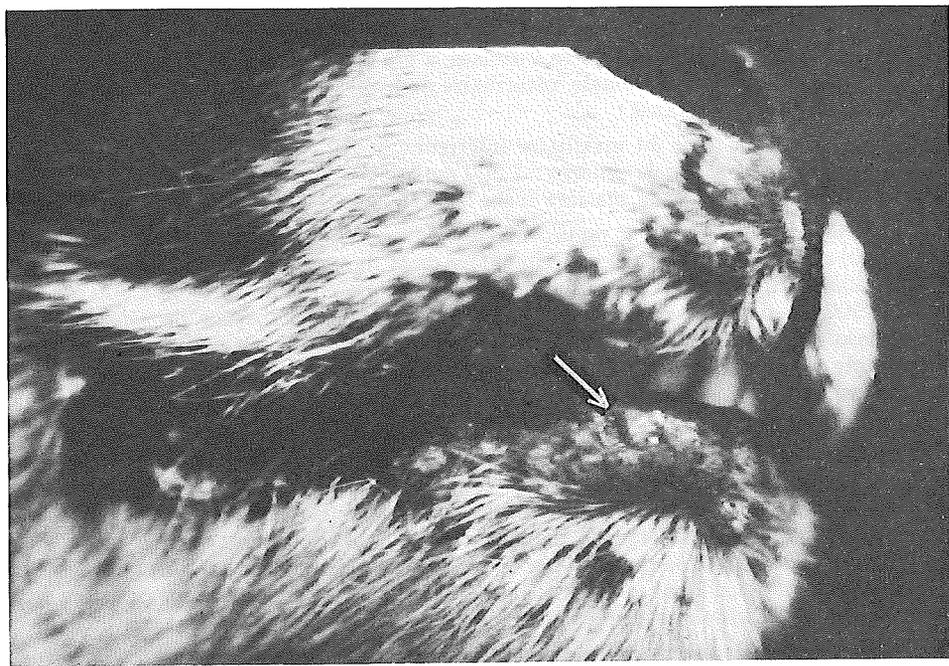


PHOTO 1. - Lésions labiales d'un chamois évoquant l'ecthyma contagieux.
cliché J.P. MARTINOT

- Deux éterlous âgés de 10 mois portaient des lésions de néphrite chronique.

- On a fréquemment observé, sur l'épiploon et le mésentère des chamois, des grains jaunâtres de quelques millimètres à un centimètre et demi de diamètre, de consistance pateuse ou dure lorsqu'ils sont calcifiés. L'origine de ces formations n'a pas pu être établie, elle est peut-être de nature parasitaire. Il ne semble pas qu'il puisse s'agir de cysticerose car on n'a jamais mis en évidence de crochets.

- Un bouquetin portait sur le rein et l'épididyme gauches des abcès anciens contenant un pus semblable à du mastic sans atteinte des ganglions lymphatiques inguinaux. Ces lésions pouvaient évoquer une forme de brucellose du chamois décrite par BOUVIER et coll. (1958) ou encore d'épididymite contagieuse. Les recherches bactériologiques sont restées négatives.



PHOTO 2. - Egagrophile. En haut, aspect extérieur; en bas, coupe transversale.
cliché J.P. MARTINOT

F) EXAMENS SÉROLOGIQUES

Les recherches sérologiques effectuées et leurs résultats figurent dans le tableau III; les résultats sont généralement négatifs.

En ce qui concerne la brucellose et la salmonellose à *Salmonella abortus ovis*, aucun sérum n'a montré un résultat positif.

Fièvre Q : un sérum de bouquetin a présenté un taux élevé (+++1/80) d'anticorps fixant le complément.

Chlamydirose : deux chamois et deux bouquetins ont présenté des anticorps fixant le complément à des taux variant de ++1/20 à ++1/40.

Chez les ruminants domestiques, de tels taux de positivité pour chacune des deux maladies sont considérés comme révélateurs d'une infection qui peut - et c'est souvent le cas - ne pas s'exprimer cliniquement.

TABLEAU III
Résultats des examens sérologiques

	Bru-		Salmo-		Fièvre		Chla-		Paratu-	
	cellose		nellese		Q		mydiöse		berculose	
	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
Chamois	0	25	0	13	0	14	2	23	1	1
Mouflons	0	4	0	3	0	3	0	4	0	1
Bouquetins	0	6	0	6	1	5	2	4	0	0

Enfin, un chamois a présenté pour la paratuberculose un taux de positivité en fixation du complément assez élevé. Ce résultat isolé ne permet pas de déclarer l'animal atteint de paratuberculose, des réactions faussement positives pouvant être provoquées par des germes autres que le bacille de JOHNNE (GILMOUR et GOUDSWAARD, 1972). Cependant, un tel résultat doit nous inciter à rechercher plus systématiquement la maladie car le bouquetin y est très sensible, au moins lorsqu'il se trouve en captivité. En effet, entre 1943 et 1950, dans un parc zoologique suisse, malgré des mesures préventives draconiennes, plusieurs dizaines de bouquetins ont été victimes de la paratuberculose (COUTURIER, 1962).

III. - PARASITISME

A) HELMINTHES

1) Inventaire et fréquence des espèces rencontrées

Les espèces d'helminthes rencontrées et leurs fréquences respectives figurent dans le tableau IV.

Les bouquetins et les mouflons étant très peu représentés (2 individus par espèce), le chamois est la seule espèce dont l'effectif permette d'établir un inventaire du parasitisme reflétant la réalité. Pour l'ensemble des animaux examinés, 29 espèces de vers parasites ont été identifiées. Elles se répartissent de la manière suivante : 23 nématodes dont 17 espèces parasites du tube digestif et 6 espèces parasites du poumon, 5 cestodes et un trématode. Chez le chamois, on a inventorié 28 espèces, *cystocaulus ocreatus* n'ayant été rencontré que chez le mouflon.

Il est intéressant de comparer nos résultats avec ceux obtenus en Autriche par PROSL in ONDERSCHEKA et GOSSOW (1978) et dans le Parc National du Grand Paradis en Italie par BALBO et coll. (1973 et 1975).

En Autriche, sur plus de 200 chamois, PROSL reconnaît 46 espèces de vers parasites : 39 nématodes (dont 34 nématodes gastro-intestinaux et 5 nématodes pulmonaires), 5 cestodes et 2 trématodes. En ce qui concerne les nématodes gastro-intestinaux, il ne fait pas de doute que toutes les espèces de vers hébergés par nos chamois n'ont pas été identifiées. Il convient de poursuivre la réalisation des bilans parasitaires pour déceler les espèces peu représentées. Néanmoins, les espèces les plus fréquentes sont les mêmes en Autriche et en Savoie (*Ostertagia marshalli*, *O. circumcincta*, *O. occidentalis*, *Nematodirus fillicollis*).

Les strongles pulmonaires rencontrés sur les chamois autrichiens appartiennent aux mêmes espèces que ceux qui parasitent les chamois de la Savoie.

Parmi les 5 espèces de cestodes mises en évidence par PROSL, 3 correspondent à celles que nous avons rencontrées (*Cysticercus tenuicollis*, *Avitellina centripunctata*, *Moniezia expansa*) une est un *Moniezia* dont l'espèce n'est pas précisée, la dernière *Echinococcus hydatidosus (granulosus ?)* n'a pas été observée en Savoie. PROSL ne signale ni *Coenurus cerebralis* ni *Moniezia benedeni*. Chez les trématodes, il rencontre la grande douve (*Fasciola hepatica*) et la petite douve (*Dicrocoelium lenceolatum*).

Dans le massif du Grand Paradis, voisin de la Vanoise, BALBO a effectué l'inventaire des nématodes gastro-intestinaux sur 27 chamois et 18 bouquetins trouvés morts au cours de l'hiver 1971-1972. Il identifie 17 espèces différentes de nématodes gastro-intestinaux alors que nous en avons identifié 13 en Vanoise ; à nouveau, les espèces les plus fréquentes sont les mêmes dans les deux massifs.

2) Intensité des infestations

- Nématodes gastro-intestinaux :

Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont également celles qui sont les plus abondantes dans les organes cibles des animaux : ainsi les *Ostertagia* (particulièrement *o. marshalli*) et les *Nematodirus* (surtout *N. fillicollis*) représentent, sur l'ensemble des animaux étudiés, plus de 90 % des vers du tube digestif.

Le nombre moyen de nématodes gastro-intestinaux présents par animal en Savoie est sensiblement plus bas que le nombre moyen mentionné par PROSL en Autriche (tabl. V). Il semble varier au cours de l'année et paraît plus faible en automne qu'au printemps et en hiver. Il serait nécessaire d'examiner un plus grand nombre d'animaux pour confirmer cette tendance.

Si on examine, pour chaque genre de nématode, l'infestation la plus importante constatée chez les chamois de la Savoie (tabl. VI), on s'aperçoit que tous les genres se situent nettement en-dessous des chiffres considérés (EUZEBY, 1961-1963) comme seuils d'infestations cliniquement décelables chez les ovins.

TABLEAU IV
Helminthes, inventaire et fréquence des espèces rencontrées

Helminthes	Chamois					Moufflons	Dolquettins
	Vanoise	Vaucise N	Bauges	Deaufort			
Genre <i>Ostertagia</i>	24/29	0/3	6/6	4/4		2/2	2/2
<i>O. circumcincta</i>	25/29	5/2	6/5	3/4		2/2	2/2
<i>O. marshalli</i>	22/29	7/5	2/6	3/4		1/2	2/2
<i>O. occidentalis</i>	7/29	2/4	0/6	1/4		0/2	0/2
<i>O. trifurcata</i>	1/29	3	0/6	0/4		1/2	0/2
<i>Teladorsagia davitiani</i>	2/29	7	0/2	1/4		0/2	0/2
Genre <i>Haemonchus</i>	0/29	0	2/6	3/4		0/2	0/2
<i>H. contortus</i>	0/29	0	2/6	1/4		0/2	0/2
<i>H. placei</i>	0/29	0	0/6	2/4		0/2	0/2
Genre <i>Trichostrongylus</i>	1/29	3	1/6	0/4		1/2	0/2
<i>T. axei</i>	0/29	0	1/6	0/4		1/2	0/2
<i>T. vitrinus</i>	1/29	3	0/6	0/4		0/2	0/2
Genre <i>Nematodirus</i>	21/29	7/2	0/6	3/4		2/2	2/2
<i>N. spathiger</i>	8/29	2/6	0/6	0/4		1/2	1/2
<i>N. fillicolis</i>	13/29	4/5	0/6	3/4		1/2	1/2
<i>N. battus</i>	1/29	3	0/6	0/4		0/2	0/2
<i>Oesophagostomum verulosum</i>	0/28	0	5/5	0/4		0/2	0/2
<i>Chabertia ovina</i>	2/28	7	2/6	1/4		1/2	0/2

TABLEAU IV (suite)

Helminthes	Chamois				Mouflons	Bouquetins
	Vanoise	Vanoise %	Bauges	Beaufort		
Genre Trichuris.....	13/28	46	1/6	1/4	1/2	0/2
<i>T. ovis</i>	12/28	43	1/6	1/4	1/2	0/2
<i>T. discolor</i>	1/28	4	0/6	0/4	0/2	0/2
<i>Skrjabinema ovis</i>	2/28	7	1/6	0/4	0/2	1/2
<i>Avitellina centripunctata</i>	6/29	29	0/6	0/4	0/2	0/2
<i>Moniezia expansa</i>	1/29	3	0/6	0/4	0/2	0/2
<i>Moniezia benedeni</i>	4/29	14	0/6	1/4	0/2	0/2
<i>Cysticercus tenuicollis</i>	8/27	30	3/6	1/4	0/2	0/2
<i>Coenurus cerebralis</i>	1/27	4	0/6	0/4	1/2	0/2
Petite douve; <i>microcoelium lanceolatum</i>	1/27	4	0/6	0/4	1/2	0/2
Genre Protostrongylus.....	14/27	52	1/6	0/4	1/2	0/2
<i>P. rupicaprae</i>	12/27	44	1/6	0/4	1/2	0/2
<i>P. austriacus</i>	11/27	41	0/6	0/4	0/2	1/2
<i>Neostrongylus linearis</i>	4/17*	24	2/3*	1/4*	1/2*	0/1*
<i>Mullerius capillaris</i>	0/17*	0	0/3*	3/4*	0/2*	0/1*
<i>Mullerius tenuispiculatum</i>	5/17*	30	0/3*	2/4*	0/2*	0/1*
<i>Cystocaulus ocreatus</i>	0/17*	0	0/3*	0/4*	2/2*	0/1*

Les chiffres figurant au numérateur indiquent le nombre d'organes cibles parasités.
Les chiffres figurant au dénominateur indiquent le nombre d'organes cibles examinés.

* poumons soumis à la digestion pepsique.

TABLEAU V
 Nombre moyen de nématodes gastro-intestinaux chez les chamois

	Caillette	Intestin grêle	Gros intestin	Total
Autriche (H. PROSL)	931	277	8	1 216
Autriche (Tyrol) (PROSL et coll.)				1 060
Massif de la Vanoise	570	220	20	810

Cette comparaison entre chamois et moutons, scientifiquement peu orthodoxe, a uniquement pour but de fournir des repères pour l'appréciation du parasitisme.

Les résultats des coproscopies parasitaires sont en accord avec le niveau d'infestation; sur 21 coproscopies, 19 excréments contenaient moins de 200 œufs de strongles gastro-intestinaux; 2 excréments en contenaient plus de 200 mais moins de 500. Cependant, la coproscopie quantitative est une méthode assez grossière d'estimation du niveau d'infestation et cette imprécision existe bien pour les strongles gastro-intestinaux car les résultats de coproscopies les plus élevés ne correspondent pas aux infestations les plus fortes.

Enfin, il faut signaler que l'infestation la plus importante a été constatée en mars chez un bouquetin de 8 ans qui hébergeait 3 200 *Ostertagia* et 5 000 *Nematodirus*.

- Strongles pulmonaires :

Ainsi qu'il en a été fait mention à propos de la pathologie infectieuse des poumons, ces organes sont très souvent porteurs de lésions de strongylose pulmonaire ne présentant pas en général de caractères de gravité. Les examens coproscopiques effectués sur les chamois, montrent que les larves de strongles pulmonaires (*Protostrongylins* uniquement, nous n'avons jamais trouvé de *Dictyocaulus*) sont souvent présentes et quelquefois abondantes dans les excréments (tabl. VII).

Les deux dénombrements les plus élevés correspondent effectivement à deux cas graves de strongylose pulmonaire, les seuls qui ont été observés, ayant touché deux chamois du Beaufortin en mai 1979 et en mai 1980. Dans les deux cas, les excréments contenaient 40 000 larves de *Protostrongylins* par gramme et *Mullerius capillaris* a été exclusivement trouvé dans les lésions.

En mai 1979, il s'agissait d'une femelle d'un an dont les poumons présentaient des foyers confluent de bronchopneumonie intéressant la quasi totalité des lobes diaphragmatiques (à l'exception de leur quart inférieur), le lobe moyen droit en totalité et une partie du lobe apical droit. Au niveau des lésions, le poumon était atelectasié et présentait une consistance ferme, des larves (*Mullerius capillaris*) étaient présentes en très grande quantité dans les raclages des surfaces de coupe.

TABLEAU VI

Nématodes gastro-intestinaux : infestations les plus importantes constatées chez le chamois

		Seuils d'infestations cliniquement déce- lables chez les ovins (Euzéby)
Ostertagia	3 200 Ostertagia, en mai sur une femelle venant de mettre bas	8 000 à 10 000
Nematodirus	1 600 Nematodirus en mai sur une femelle d'un an	10 000 à 12 000
Haemoncus	62 Haemoncus chez un mâle âgé de 7 ans en juillet	1 500 à 2 000
Trichostrongylus	90 Trichostrongylus chez une femelle de 4 ans en février	8 000 à 10 000
Cesophgostemon chabertia	Seuls quelques vers sont présents chez les animaux infectés	
Trichuris	Il n'a jamais été trouvé plus de 30 Trichuris chez le même animal	
Skrjabinema ovis	Infestation la plus forte : 200 Skrjabinema ovis	

TABLEAU VII

Quantités de larves de protostrongylinés dans les excréments de 21 chamois

	Absence de larves	Moins de 1 000	1 000 à 10 000	Plus de 10 000	Total examens
Nombre d'examens	4	10	5	2	21

En mai 1980, il s'agissait d'une femelle de 7 ans cachectique, portant un fœtus à terme, qui présentait plusieurs processus pathologiques (déjà rapportés dans le paragraphe consacré aux infections à *Clostridium*). Elle portait des foyers importants de strongylose au niveau des lobes diaphragmatiques.

Enfin, nous avons constaté avec surprise la résistance des larves de *Protostrongylinés* à la congélation prolongée. Cette observation a été faite sur un chamois mort peu de temps après sa capture fin mai, aussitôt congelé et

conservé jusqu'à la fin juillet. Après décongélation, les larves de *Protostrongylinés* présentes dans les poumons étaient encore vivantes et très mobiles. Elles avaient conservé leur vitalité après un séjour de deux mois au congélateur.

— Trématodes et cestodes :

Le tableau de l'inventaire des parasites montre qu'un seul trématode (*Dicrocoelium lanceolatum*) a été mis en évidence une seule fois; il a été trouvé sur un chamois de Haute-Maurienne. Ce chamois présentait une particularité supplémentaire : il portait la plus grande variété d'espèces de vers parasites rencontrés sur le même animal, soit douze espèces différentes (6 nématodes gastro-intestinaux : 3 strongles pulmonaires, 2 cestodes, 1 trématode).

Deux cas de cenurose (*Coenurus cerebralis*) ont été observés sur un chamois et un mouflon. Le chamois, âgé de 1 an, était couché au bord d'une route en Haute-Maurienne, en juin, incapable de se déplacer. Une vésicule cénurique de la grosseur d'une noix se trouvait sous le frontal gauche en arrière de la corne, comprimant l'hémisphère cérébral gauche dans sa partie moyenne. Le mouflon a été trouvé mort près de Champagny en Vanoise (cf. *supra*), il portait une vésicule cénurique éclatée au niveau de la partie antérieure de l'hémisphère cérébral droit.

Quelques *Cysticercus tenuicollis* sont souvent présents dans la cavité abdominale. Les cestodes adultes (*Avitellina*, *Moniezia*) sont assez fréquents dans l'intestin des chamois, leur nombre varie de un à quatre.

B) ECTOPARASITES

Les ectoparasites ne sont pas fréquents sur les cadavres, leur rareté tient peut-être en partie au fait qu'ils quittent rapidement leur hôte après la mort de celui-ci.

En Vanoise, il n'a pas été trouvé d'ectoparasites sur les chamois. Un seul bouquetin était porteur de *Melophagus* dont l'espèce n'a pas été déterminée.

Un des quatre chamois en provenance du Beaufortin était fortement parasité par des *Damalinia*, dont l'espèce n'a pas été identifiée. Son corps en était couvert et ils étaient si nombreux autour des yeux qu'ils formaient une véritable carapace. Cette infestation massive était certainement consécutive à l'état de déficience prononcée de l'animal : en effet, cette femelle était cachectique, portait un fœtus à terme et présentait plusieurs processus pathologiques (cf. *supra* : infections à *Clostridium* et strongles pulmonaires).

Les chamois des Bauges ont été souvent trouvés porteurs de tiques, appartenant à l'espèce *Ixodes ricinus*, la seule rencontrée pour l'instant.

La Savoie ne connaît pas la gale du chamois. Mais, il n'existe pas de certitude absolue que la gale du mouton ne puisse pas atteindre le chamois. Quand on connaît les ravages causés par cette maladie, notamment en Autriche, il faut être vigilant à l'égard des troupeaux ovins transhumants.

C) PROTOZOAIRES

En dehors des examens coproscopiques, où l'on trouve habituellement des ookystes en faible quantité, les protozoaires n'ont été recherchés que lorsque des lésions, dont ils pouvaient être responsables, étaient observées. La seule maladie à protozoaires que nous avons rencontrées est un cas de coccidiose intestinale, déjà rapporté dans le chapitre consacré aux entérites.

CONCLUSION

Les informations que nous avons recueillies sur la pathologie des ruminants sauvages de montagne, au cours de la période allant de l'été 1977 à l'été 1980, nous permettent, au moins pour les chamois de la Vanoise, de porter une appréciation sur l'état sanitaire des animaux et l'importance des maladies observées. Elles nous ont convaincu de la nécessité d'une surveillance sanitaire permanente.

En Vanoise, au cours de ces trois années, l'état sanitaire des chamois a été bon. La bronchopneumonie à *Pasteurella haemolytica*, qui survient à la période critique de l'hiver et du printemps, est la maladie la plus fréquente, son incidence reste cependant limitée. Si notre hypothèse pathogénique est valable, elle devrait demeurer sporadique ou enzootique. Le parasitisme gastro-intestinal n'a pas de conséquence néfaste. En revanche, la strongylose pulmonaire est plus menaçante pour la santé des animaux. Elle semble présenter une certaine gravité dans le Beaufortin où, dans certains secteurs, la densité des animaux est élevée.

La surveillance sanitaire est, en permanence, nécessaire; elle renseigne sur la santé des animaux et enrichit nos connaissances dans le domaine de la pathologie. En effet, elle permet de recueillir sur le terrain les cadavres en bon état, de les soumettre à des autopsies minutieuses, à des examens de laboratoire appropriés, et d'établir ainsi des bilans et des diagnostics précis.

Pour juger du bon (ou du mauvais) équilibre des populations de ruminants sauvages de montagne avec leur milieu, nous devons développer nos connaissances sur chaque espèce, dans chaque massif montagneux. Dans ce but, il faut étudier non seulement la pathologie mais aussi tous les aspects de la biologie de chaque espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- BALBO (T.), COSTANTINI (R.), PERACINO (V.) 1973. - Indagine sulla diffusione dei nematodi gastro-intestinali nello stambecco (*Capra ibex*) e nel camoscio (*Rupicapra rupicapra*) del Parco Nazionale del Gran Paradiso - *Parassitologia* - XV, (3), 273-280.
- BALBO (T.), COSTANTINI (R.), PERACINO (V.) 1975. - Indagine sulla diffusione dei nematodi polmonari nello stambecco (*Capra ibex*) e nel camoscio (*Rupicapra rupicapra*) del Parco Nazionale Gran Paradiso e della riserva di Valdieri - *Parassitologia* - XVII (1-2-3), 65-68.
- BLANCOU (J.), DORCHIES (Ph.), FRANC (M.), DUCOS de LAHITE (J.), ARTOIS (M.) et GUAGNERE (E.) 1980. - Le parasitisme chez une population de chevreuils sauvages. Bilan d'une première enquête coprologique - *Rev. Méd. Vét.* 131, (4), 305-314.
- BOUVIER (G.), BURGESSER (H.) et SCHNEIDER (P.A.) 1958. - *Les maladies des ruminants sauvages de la Suisse* - Lausanne - Fondation B. Galli Valerio, 132 p.
- CALAMEL (M.) et SOULE (C.) 1975. - Contribution au diagnostic coproscopique des maladies parasitaires par amélioration de la technique de flottaison à l'iodo-mercurate de potassium - *Rec. Méd. Vét.* 151 (5) 299-303.
- COUTURIER (M.) 1938. - *Le Chamois* - Grenoble, Arthaud - 2 vol. 855 p.
- COUTURIER (M.) 1962. - *Le Bouquetin des Alpes* - Grenoble, Arthaud, 1564 p.
- EUZEY (J.) 1958. - *Diagnostic expérimental des helminthoses animales* - Paris - Vigot Frères.
- EUZEY (J.) - *Les maladies vermineuses des animaux domestiques* - Paris - Vigot Frères. - *Maladies dues aux nemathelminthes*, t. I, fasc. 1, 1961 et t. I, fasc. 2, 1963 - *Maladies dues aux plathelminthes (cestodes)*, t. II, fasc. 1, 1966.
- GIAUFFRET (A.), RUSSO (P.) 1976. - Enquête sérologique sur la chlamydie des petits ruminants, étude de la réaction de fixation du complément - *Rec. Méd. Vét.* 152 (9), 535-541.
- GIBERT (P.) 1979. - *La réserve nationale de chasse des Bauges, contribution à l'étude de l'étiologie de la kérato-conjonctivite du chamois* - Th. Doct. Vét. Lyon.
- GILMOUR (N.J.L.), GOUDSWAARD (J.) 1972. - *Corynebacterium renale* as a cause of reactions to the complement fixation test for Johne's disease - *J. Comp. Path.* vol. 82, 333-336.
- HUBERT (J.) 1980. - Bilans parasitaires : possibilité de congélation des tractus digestifs avant les examens - *Rec. Méd. Vét.* 156 (1) 47-50.
- MARGARET W. SLOSS, 1970. - *Veterinary clinical parasitology* - Ames - The Iowa state university press.
- MILHAUD (G.), ZUNDEL (E.), CROMBET (M.) 1980. - Étude expérimentale de la fluorose caprine.
 1) Protocole expérimental, comportement des animaux, lésions dentaires - *Rec. Méd. Vét.* 156 (1), 37-46.
 2) Étude du squelette, discussion générale - *Rec. Méd. Vét.* 156 (3), 211-218.

- NEVEU LEMAIRE (M.) 1936. - *Traité d'helminthologie médicale vétérinaire* - Paris - Vigot Frères.
- ONDERSCHEKA (K.), GOSSOW (H.) 1978. - *Tagungsbericht 3. Internales Gamswild - Symposium* - Mayrhofen - Tirol (Compte-rendu du 3^e Symposium International sur la faune sauvage - Mayrhofen - Tirol).
- PAIRAUDEAU (C.), MOULIN (A.), PRAVE (M.), GASTELLU (J.), HARS (J.) et JOUBERT (L.) 1977. - Sur deux enzooties ayant sévi dans le Parc National de la Vanoise : kératoconjunctivite infectieuse du chamois et pleuropneumonie enzootique du chamois et du bouquetin - *Trav. sci. Parc Nation. Vanoise*, VIII, 157-172.
- SARWAR (M.M.) 1959. - A redescription of some little known species of trichuris - *Biologica*, Vol. 5, 48-62.
- SOULSBY (E.J.L.) 1965. - *Text book of veterinary clinical parasitology* - Vol. 1 *Helminths* - Oxford - Blackwell scientific publications.

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN

Publications scientifiques et littéraires

TYPO OFFSET

05002 GAP - Téléphone 51 35 23 -

Dépôt légal 321-1981

