Matériaux pour le synopsis bryosociologique comtois : le *Microlejeuneo* ulicinae – Metzgerietum temperatae

par Gilles Bailly

Gilles Bailly, 5 route des Forges, F-39700 Dampierre Courriel: gilles.bailly3@wanadoo.fr

Résumé – Une nouvelle association épicorticole est proposée à partir de relevés réalisés dans les plaines comtoises (plaine de Gray, forêt de Chaux et Bresse jurassienne nord). Le *Microlejeunea ulicinae* – *Metzgerietum temperatae* est une association sciaphile aérohygrophile, proche du *Microlejeuneo ulicinae* – *Ulotetum bruchii* Lecointe 1979 dont elle constitue un vicariant caractérisant la frange subocéanique du domaine médioeuropéen. Dans la dition, le syntaxon est principalement représenté par la sous-association *platygyrietosum repentis*, répondant probablement à des facteurs trophiques et mésoclimatiques. Sur le territoire étudié, au relief très peu marqué, l'association est très dépendante de l'existence dans les massifs prospectés de « compartiments dryadiques », c'est-à-dire de secteurs dont l'ambiance ombragée est sous la dépendance de la canopée dense fournie par des bouquets de hêtres adultes.

Abstract – A new epicorticolous association is proposed from records collected from north plain of Saône, north Bresse and forest of Chaux. The *Microlejeunea ulicinae* - *Metzgerietum temperatae* is a sciaphilous and aerohygrophilous association of the suboceanic fringe of the medioeuropean domain, close to the more oceanic *Microlejeuneo ulicinae* – *Ulotetum bruchii* Lecointe 1979. Locally, the association is mainly represented by the *platygyrietosusm repentis* sub-association probably related to trophic and mesoclimatic regional factors. In this low-relief region, the *Microlejeuneo* – *Metzgerietum* is strongly dependant of the dense canopy supply by spots of grow-up beeches.

Mots-clés : associations corticoles bryo-lichéniques, *Microlejeunea ulicina, Metzgeria temperata, Platygyrium repens,* plaine de Saône, Bresse.

Keywords : bryo-lichenics corticolous associations, *Microlejeunea ulicina*, *Metzgeria temperata*, *Platygyrium repens*, plain of Saône, Bresse

Référentiel utilisé: TAXREF v9 (Gargominy et al., 2015).

a bryosociologie occupe une place encore marginale dans les efforts de recensement de la biodiversité, probablement parce que le croisement entre les pratiques de la bryologie et de la phytosociologie réduit le nombre de contributeurs potentiels, mais aussi du fait que, dans nos régions tempérées, les bryophytes ne sont pas des éléments structurants majeurs du paysage végétal, à l'exception de formations très spécialisées comme les hauts-marais et les tufs. Les bryophytes restent peu sollicitées dans les programmes d'inventaire et d'évaluation des habitats, d'autant que leur reconnaissance exige un niveau d'expertise approprié.

Concernant les milieux forestiers, on assiste à un regain d'intérêt pour les micro-communautés saprolignicoles exploitant la nécromasse ligneuse. Celles-ci sont conçues comme des paramètres pour l'évaluation de la naturalité et de la biodiversité des habitats, mais elles ne sont généralement pas intégrées dans la définition même de l'habitat global. Il en

est de même pour les communautés épiphytes corticoles dont l'existence constitue pourtant l'un des traits les plus spécifiques des formations ligneuses.

La démarche la plus aboutie pour une intégration explicite des communautés bryo-lichéniques dans la définition des phytocénoses forestières est sans doute celle initiée par F. Gillet (1986, 1988) lors des fondements de l'école synusiale. On en retiendra que la caractérisation des phytocénoses forestières, peut être sensiblement renforcée par la

prise en compte de l'ensemble des micro-communautés dépendantes du macro-habitat. La proposition synusiale est, bien sûr, plus radicale que cet énoncé puisqu'elle attribue la même valeur aux divers composants de la phytocénose forestière, indépendamment de leur nature ligneuse, herbacée ou muscinale.

Le projet de cet article est plus modeste : des prospections personnelles, menées depuis quelques années, nous ont convaincu que la diversité des formations corticoles bryo-lichéniques régionales restait actuellement sous-estimée. Plusieurs nouveaux syntaxons, du rang de l'association ou de la sousassociation, seraient probablement à définir et leurs relations avec les phytocénoses hôtes à préciser. La caractérisation d'un nouveau syntaxon est proposée en espérant qu'il trouve sa place dans le synopsis des bryo-associations régionales récemment initié par le CBNFC-ORI en collaboration avec les bryologues régionaux.

Contexte de l'étude

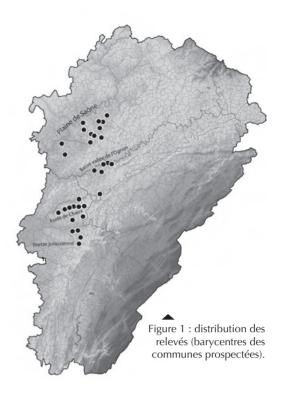
L'intérêt porté à cette communauté a été initié par une mission d'inventaire consacrée à Dicranum viride en forêt domaniale de Chaux, réalisée pour le compte de la Diren de Franche-Comté (Bailly, 2002). Les prospections avaient permis de noter la co-occurrence de Metzgeria temperata et de Microlejeuna ulicina dans les stations favorables à Dicranum viride. Par la suite, de nouvelles prospections menées à titre privé ou professionnel ont montré que le trio Dicranum viride-Metzgeria temperata-Microlejeunea ulicina était très fidèlement représenté dans un type d'habitat forestier largement répandu dans les secteurs planitiaires comtois. Actuellement, les relevés présentant ces espèces

sont rapprochés du Microlejeuneo ulicinae – Ulotetum bruchii, association atlantico-montagnarde définie par A. Lecointe (1979) à partir de matériel principalement armoricain. Il s'agit effectivement du syntaxon le plus proche du groupement comtois parmi ceux listés dans le synopsis bryosociologique national (Bardat & Hauguel, 2002). La pertinence du rattachement devait être testée eu égard à l'éloignement des deux territoires.

Le secteur prospecté recouvre un territoire de l'ordre de 2000 km² (30 km x 75 km) et intègre la partie septentrionale de la plaine de Saône (plaine de Gray), le débouché occidental de la vallée de l'Ognon et un ensemble nordbressan composé de la forêt de Chaux et des secteurs attenants de la Bresse jurassienne (figure 1). Des prospections plus ponctuelles ont concerné les hautes terrasses de la partie occidentale de la vallée du Doubs. Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 850 à 950 mm et sont à peu près équitablement réparties sur les quatre saisons, ce qui est à rapprocher des données armoricaines (900 à 1000 mm). Néanmoins le régime régional est moins tamponné, avec des épisodes pluvieux plus concentrés et des amplitudes thermiques beaucoup plus importantes.

Méthode

Un corpus de 53 relevés a été collecté. Ceux-ci ont été réalisés d'après la méthode sigmatiste classique



en apportant un soin particulier à l'homogénéité physionomique du matériel : pour les communautés dominées par un petite nombre de taxons, on a évité de combiner des faciès distincts; pour les communautés à structure plus équilibrée, on a vérifié que les spots formés par les taxons étaient répartis de manière à peu près équilibrée sur la surface en évitant autant que possible les structures en gradient. Les gradients étant plus prononcés horizontalement (selon la circonférence de l'arbre) que verticalement, il en résulte des aires de relevé allongées verticalement de l'ordre de 40 cm de largeur sur 75 cm de hauteur. Les communautés basales dominées par quelques espèces à large spectre sociologique ont été ignorées. Dans l'ensemble, les surfaces relevées s'avèrent assez constantes, avec une moyenne de 30 dm².

Pour chaque relevé, les paramètres suivants ont été systématiquement notés :

identification de l'essence du phorophyte;

- diamètre du phorophyte vers
 1,5 m de hauteur;
- pente à l'endroit du relevé; dans la plupart des cas, elle est bien évidemment proche de 90° mais le support peut être plus ou moins penché, surtout pour les brins issus de cépée. Le côté exposé au ciel a une pente inférieure à 90°, alors qu'elle est supérieure à 90° pour la partie abritée. La différenciation entre ces deux faces, même avec des écarts minimes, joue un rôle important dans la zonation des communautés corticoles, les ruissellements sur le tronc s'effectuant principalement sur la partie exposée. Les formations muscinales de grandes pleurocarpes tendent à coloniser cette face, la partie abritée hébergeant des formations plus xérophiles, souvent à dominante lichénique. Cette asymétrie prévaut sur les déterminismes habituels associés aux vents dominants et à l'ensoleillement, atténués en milieu forestier. La pente a été mesurée avec un clinomètre de terrain posé sur l'écorce vers le centre du relevé;
- l'exposition principale;
- la hauteur inférieure de l'extension verticale de la communauté sur le phorophyte;
- la hauteur maximale d'extension verticale de la communauté; celleci ne peut être qu'estimée pour des hauteurs supérieures à 2,5 m, dans la mesure où on ne peut plus vraiment vérifier la composition floristique à partir du sol;
- l'ombrage de la station sur une échelle de 0 (pleine lumière) à 4 (très ombragé).

L'association identifiant l'habitat forestier a été notée de manière moins régulière mais elle s'est avérée très homogène.

Certains taxons ont été régulièrement prélevés et contrôlés :

- parmi les *Metzgeria* propagulifères, le couple *M. violacea/M. temperata* et plus occasionnellement la var. *ulvula* de *M. furcata*;
- Microlejeunea ulicina;
- la plupart des Orthotrichaceae; pour les *Ulota*, l'ornementation de la face interne de l'endostome a été utilisée autant que possible pour la différenciation entre U. bruchii et U. crispa; les autres critères (différenciation des cellules distales des sillons de l'exothécium, forme de la capsule à l'état sec...) ont été utilisés par défaut. Ulota crispula a été recherchée lors de la dernière année de prospection sous l'influence des travaux récents de Caparrós et al. (2016); l'occurrence du taxon est donc probablement un peu sousestimée dans l'ensemble des relevés mais des prospections récentes semblent indiquer qu'il est rare dans la région relativement à *U. crispa* et U. bruchii. Ulota intermedia n'a pas été observée;
- en l'absence de capsules operculées, la structure des oreillettes des feuilles d'Hypnum a été contrôlée pour différencier H. cupressiforme d'H. andoi. Hypnum andoi s'avère rare dans la dition, il n'a été reconnu qu'à une seule occasion. Dans la communauté étudiée, H. cupressiforme n'est probalement représenté que par sa variété filiforme mais sous un aspect atypique, en colonies prostrées, correspondant vraisemblablement à un stade juvénile. L'aspect typique, à rameaux pendants, n'apparaît que dans les stades matures ou sénescents du groupement lorsque le taxon tend à devenir dominant. Il n'est pas rare d'observer des zones nécrosées dans les stades prostrés du taxon, plus particulièrement dans les faciès à Lepraria sans qu'on puisse avan-

cer une explication (phénomènes d'alélopathie ?);

- les premières récoltes de lichens ont été identifiées par Y. Ferrez; le groupement s'avère pauvre en lichens en dépit de la fréquence des Lepraria et de Normandina pulchella. Les lichens foliacés n'ont été que très rarement observés. Cladonia conio*craea* est occasionnellement présent dans les stades les plus évolués du groupement. Les Lepraria observés se présentent sous un aspect homogène et ont été rapportés à Lepraria incana, taxon le plus probable d'après l'aspect et l'écologie, mais sans certitude dans la mesure où la détermination à l'espèce nécessite la réalisation de chromatogrammes (http://www.afl-lichenologie. fr/Photos_AFL/Photos_AFL_L/ Lepraria_incana.htm).

Plusieurs relevés ont pu être réalisés dans une même parcelle, toujours sur des arbres différents, en sélectionnant toutefois des faciès suffisamment distincts pour appréhender la variabilité du groupement, mais les répétitions ont été limitées à deux ou trois relevés de manière à éviter les artefacts de proximité dans le classement des relevés. Les sites prospectés ont été choisis principalement à partir de critères géomorphologiques (hautes-terrasses d'origine plio-quaternaire) puis en fonction de la nature des habitats forestiers et de la structure des peuplements.

Analyse et caractérisation floristique

L'ensemble des 53 relevés forme un corpus très homogène quant à la composition floristique comme en atteste un indice de Jaccard moyen de 0,55 et un indice minimum de 0,20. Les indices de Steinhaus, avec

une moyenne de 0,40 et un minimum de 0,01 suggèrent que la variabilité interne de l'ensemble est principalement d'ordre structural.

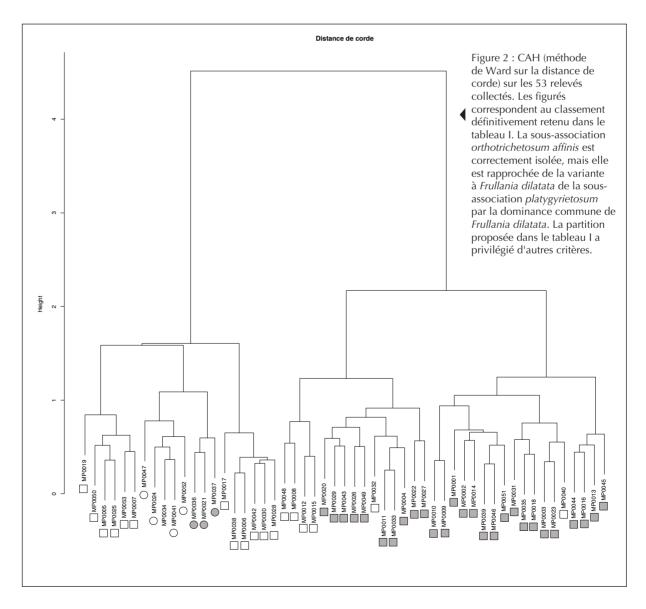
Une classification automatique (CAH sur les relevés en abondance-dominance par la méthode de Ward sur la distance de corde, figure 2) et une ordination (AFC, figure 3) ont été utilisées pour initier l'élaboration du tableau final (tableau I). La classification automatique suggère une bipartition des relevés, tandis que l'analyse factorielle montre que la structure de la donnée est résumée pour l'essentiel dans le premier axe, l'ensemble étant peu organisé sur les axes sui-

vants. Ceci est cohérent avec l'homogénéité révélée par les indices de Jaccard et de Steinhaus.

L'identité de l'ensemble est assurée par un lot d'espèces constantes ou très fréquentes : Radula complanata, Metzgeria furcata, M. temperata, Hypnum cupressiforme var. filiforme, Ulota crispa, Lepraria cf. incana, Microlejeuna ulicina, Platygyrium repens et Frullania dilata, auxquelles on peut adjoindre Normandina pulchella. L'ancrage de la combinaison dans l'alliance du Frullanion dilatatae Lecointe 1975 est bien établi.

On notera la présence de plusieurs taxons d'intérêt patrimonial dans la combinaison spécifique :

- Orthotrichum pulchellum: espèce rare et méconnue en Franche-Comté, aérohygrophile; l'optimum local de ce taxon correspond plutôt aux forêts rivulaires à structure peu fermée, où il colonise préférentiellement des phorophytes à écorce rugueuse et basique (saules, frênes, sureaux). Sa présence sur hêtre en forêt mésoacidiphile fermée est intrigante. Il est présent dans trois relevés qui constituent un sous-ensemble cohérent (variante à O. pulchellum) correspondant à des stades très pionniers du groupement, obser-



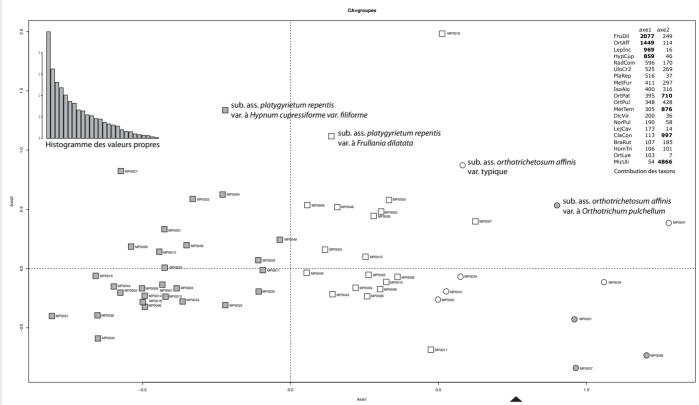


Figure 3 : ordination (AFC) des 53 relevés. L'ordination est conforme avec la diagonalisation proposée dans le tableau I. La structure est principalement résumée dans l'axe 1 défini par les contributions de *Frullania dilatata* et d'*Orthotrichum affine* en opposition à *Lepraria* et *Hypnum cupressiforme*. Le second axe est surtout défini par les faciès à *Microlejeunea ulicina*.

vés sur des arbres de faible diamètre ou dans des jeunes peuplements. Cette espèce est peut-être actuellement en extension à partir de ses foyers alluviaux vers des biotopes plus mésophiles;

- Ulota coarctata: espèce réputée polluo-sensible, aérohygrophile, rare ou méconnue en Franche-Comté, présente dans trois relevés;
- Dicranum viride: espèce médioeuropéenne, indicatrice de boisements anciens, inscrite dans l'annexe II de la directive Habitats, protégée à l'échelon national. Ce taxon est assez répandu dans la dition mais son occurrence (trois relevés) dans la combinaison est faible parce que son optimum se situe dans les communautés de pied d'arbre relevant de diverses associations des Dicranetalia scoparii Barkman 1958;
- Metzgeria violacea : espèce rare en Franche-Comté, aérohygrophile, apparemment plus exigeante que

M. temperata, à distribution plus montagnarde que celle-ci dans la région et à caractère plus basophile. Une seule occurrence dans la variante à Orthotrichum pulchellum (relevé M0037).

Structure et dynamique interne

La variabilité provient essentiellement de la déclinaison du groupement en divers stades de développement liés aux caractéristiques dynamiques des taxons dominants. Un des pôles est défini principalement par *Frullania dilatata*, l'autre par *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme* et *Lepraria* cf. *incana*. Les deux pôles du groupement ont des aspects bien distincts et identifiables sur le terrain :

 le premier est caractérisé par la codominance remarquable des hépatiques pionnières : Frullania dilatata,

avec des coefficients variant de 2 à 4, est régulièrement accompagnée par Radula complanata et Metzgeria furcata, les abondances de Metzgeria temperata et de Microlejeunea ulicina variant fortement. L'ensemble est assez coloré, le brun sombre des Frullania contrastant avec les diverses nuances de vert des autres hépatiques. Composée principalement de rosettes plaquées contre l'écorce, la formation n'excède pas quelques millimètres d'épaisseur. Cet aspect est peu modifié par la présence éparse d'Ulota crispa; la présence d'Orthotrichum affine et d'O. pulchellum différencie de manière assez exclusive les stades les plus ouverts; la moyenne des recouvrements est de 58%, mais ceuxci sont très variables d'un relevé à l'autre (15 et 98% pour les extrêmes, avec un écart-type de 23);

 les deux pleurocarpes Hypnum cupressiforme var. filiforme et Platygyrium repens s'installent assez

Tableau I: relevés comtois du *Microlejeuneo ulicinae – Metzgerietum temperatae*. Col. 1-8: subass. *orthotrichetosum affinis*; col 1-3: var. à *Orthotrichum pulchellum*; col. 4-8: var. typique. Col. 9-53: subass. *platygyrietosum* repentis; col. 9-26: var. à *Frullania dilatata*; col. 27-53: var. à *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme* et *Lepraria*. Fs: *Fagus sylvatica*, Cb: *Carpinus betulus*.

dilatata; col. 27-53 : var. a Hypn	um	cup	ore:	55110	ЭПТ.	ie v	ar.	11111	OFF	ne e	et L	.epr	aria	d. F	s : <i>i</i>	-agi	us s	sylv	auc	d,	CD	. C	arp	mu	15 D	etu	ius.				
n° de colonne	_	2							6	_	=	12	13		15	16	17	18	•				23		25				29		
Identifiant du relevé	MP0036	MP0037	MP0021	MP0047	MP0024	MP0034	MP0041	MP0052	MP0007	MP0025	MP0019	MP0005	MP0053	MP0050	MP0017	MP0006	MP0038	MP0030	MP0028	MP0042	MP0015	MP0012	MP0048	MP0008	MP0032	MP0040	MP0045	MP0013	MP0016	MP0044	MP0033
surface relevée (dm²)	26	21	50	52	36	30	32	12	20	20	35	44	35	40	25	23	80	20	20	\equiv	36	21	32	24	30	19	18	36	26	52	24
% recouvrement	50	75	20	20	55	75	70	50	30	98	75	50	80	15	75	70	35	50	65	55	35	75	09	98	75	80	95	80	85	98	50
haut. moy. formation (mm)	3	2	3	_	2	3	4	2	2	2	_	3	2	_	2	3	2	3	2	2	5	2	3	2	3	3	2	5	3	2	3
nb taxons	8	6	6	8	8	=	=	6	10	13	8	=	6	10	=	6	6	10	10	6	10	12	15	16	12	12	12	12	6	8	10
phorophyte	Fs	Fs	FS	Fs	Fs	Fs	FS	Fs	Fs	FS	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	9	Fs	Es	FS	FS	Fs	Fs	FS	FS	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs
diamètre du tronc (cm)	33	30	27	40	30	80	32	25	40	25	09	09	65	65	40	25			45	15	26	20	45	45	40	30	40	20	09	45	35
pente (°)		88	_	_	_	06		85			06		06		95		_		06					105						95	06
expo	Z		_		_					≷	岁	WSW	>	ž	岁	≥ Z Z			뿔					SSW	NN N			≷	WSW	>	ZZ
haut. max sur le tronc (m)		4	3	5	2	15	4	9	4	20	20	10	5	3	15	9	4	5	15	∞	2	9	4	20	10	2,5	10	10	3	15	15
haut.min sur le tronc (m)	1,	<u></u>	8′0	1,0	6′0	1,0	9′0	1,2	1,0	1,0	0,5	6′0	0,7	0,8	1,5	8′0	6′0	1,0	0,7	1,0	0,7	1,0	8′0	1,2	0,7	0,7	1,0	0,7	1,2	9′0	6′0
classe ombrage	4	3	3	3	3	4	4	4	3	3	3	3	4	3	3	3	4	4	3	4	3	4	3	3	3	3	4	4	3	4	3
Combinaison caractéristique Metzgeria temperata Ulota crispa Microlejeunea ulicina Ulota bruchii	1 r	2 1 +	1 1 r	1 1	1 r	1 2 r	1 1 r +	3 2 r		4 2 2		2 2 2	r 2 2	1 r 2	+	3 2 r	2 2 r	2 1 r	2 2 r +	3 + r	1	+ 2 1	r 1 1 +	r 2 +	r 1 r	4 + 1 2	4	3 2 + r	3 1 r	3 r	+ 1 + +
Différentielles de sous-association																															
Orthotrichum affine Platygyrium repens	1	1	+	2	2	1	2	1	1	r +		1			+			+			1	3	2	3	1	+	3	3	4	3	
Normandina pulchella									r	r	r			r										+	+	+	+				
Différentielles de variantes																															
Orthotrichum pulchellum Frullania dilatata	r 2	1	+ 2	2	3	3	2	2	2	2	1	3	2	2	1	2	2	2		2	2	3	3	4	2	2					1
Hypnum cupressiforme var. filiforme					1			1		3	r	1		1				+		+	1		2	1	1	2	+	1	1	2	3
Lepraria cf. incana	:					+	2	· ,		r	r	+		1	1	1	1	2	2	2	1	1	2	2	3	2	2	2	2	3	2
Espèces des Frullanio dilatatae - Radula complanata	- Le . 3		2		tea 2	sci 1	urc 3	oidi 2	s	2	1	2	2	2	2	3	2	3	2	2	2	2	1		3	2		2	1		2
Metzgeria furcata (incl.var. ulvula)		3	2		2					2	r	1				2				1	1	+	2	r	1	2	2	r	r	1	1
Orthotrichum lyellii					+	+	+			r		+		r	1		+	+			2	2		1	r		+	r			
Orthotrichum patens Ulota coarctata	1	+	•		٠	•	•	r		•	•	•	•	•	ı	•			•	•	•	•	· +			٠		Г	٠	•	•
Ulota crispula				2								:										+	1						:		
Orthotrichum striatum						r																									
Syntrichia papillosa															r						r										
Espèces des Neckeretea compla	nata	ae																													
Isothecium alopecuroides	٠	•			-						٠	•		٠		•	٠	-				•					1	I	•	•	
Lejeunea cavifolia Homalia trichomanoides	•	•	•		٠	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	+	٠	•	٠		•	•	•	•
Cladonia coniocraea												+		•										1		:					
Brachythecium rutabulum																											1				
Neckera pumila																															
Espèces des Hypnetea cupressife	orm	is																													
Dicranum scoparium Dicranum viride																		-											1	r	
				_		_			_					_			_	- :						_	_	_	—	—	—		—

précocement; l'extension d'Hypnum cupressiforme modifie profondément l'aspect de la formation en éliminant Frullania dilata et en limitant la vitalité des autres hépatiques pionnières. Platygyrium repens semble trouver son optimum dans les stades intermédiaires, étant lui-même concurrencé par Hypnum cupressiforme. Metzgeria temperata et Microlejeunea ulicina se développent dans les espaces interstitiels laissés par les deux Hypnaceae. Le développement des

Lepraria accompagne la maturation de la formation, son extension marquant les stades de sénescence ou de déséquilibre. On note l'apparition de quelques espèces corticohumicoles des Neckeretea complanatae Marstaller 1986 (Isothecium

Tableau I (suite)

32	33	34	35	36	37	38	39	40	14	42	43	44	45	46	47	48	49	20	51	52	53					
_	64			_						03 /	31 7		23 4	_												
MP001	MP0049	MP0004	MP0022	MP0027	MP0029	MP0026	MP0043	MP0020	MP0035	MP0003	MP003	MP0018	MP0023	MP000	MP0039	MP0046	MP0051	MP0002	MP0014	MP0010	MP0009					
27 N	28 N	36 N	28 N	25 N	40 \	21 N	36 N	26 N	24 N	30	23 N	35 N	15 /		21 N	32 N	23 N	32 N	36 N	32 N	38 \	32	32	30	29	30
75	85	80	50	80	09	75	98	06	06	06	80	85	75	85	95	80	75	95	66	95	98	48	54	62	83	7
3	2	2	2	2	3	3	3	2	_	3	2	3	2	2	4	4	3	3	2	3	2	3	2	3	3	3
10	17	=	12	Ξ	8	7	=	8	6	10	10	10	10	13	10	6	7	6	6	10	6	6	6		10	10
Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	Fs	1	-1	- 1	-	I
35) 40	5 50	7 55) 45) 50) 50) 90	09 () 40) 50	7 30	9 9) 30	5 50) 40) 50	2 70	5 40	35	5 40	35	30	4	40	47) 43
90	90	85	87	90	90	90	06	90	90	06	87	95	06	85	90	90	92	105	95	95	90	98	87	91	91	90
Z	SSE	35		>			>				ш	_	ш	≥	$\stackrel{>}{\sim}$		>		_	N N N		ı	1	I	1	I
12 N	2	10 ES	9 S	5 SW	0 SE	5 E	15 SW	2 S	0 SE	10 S	4 NE	<u> </u>	5 RE	<u>Z</u>		5 SE	3 SW	<u>Z</u>	<u>×</u>	2 Z	<u> </u>	4	9	6	- 8	
- 6	6 2,	1	7.	0 2,	_	1	-0	٤,	4	- 8	0	9	.3	3	.3	φ.	0	6	<u></u>	8		0	6			6
0	0,		0		<u>'</u>	<u>—</u>	_	_	0	0,	0,	0 1	0	_	_	0 1	_	0	0	0		3 1,	0 9	3 0,		3 0,
4	3	m	3	~	4	3	<u>~</u>	m	3	<u></u>	m	4	4	3	3	4	3		3	3	3	3,	3,6	3,3	ω,	3,
1 1	2	r 1	2	2	+ 1	2	1+	1	4	3 1	4	4	4	3	3 r	3 1	3 r	2	1	++	+ 1	3	IV IV	V	V V	V
+	2	2	2	2	1	1	r		+		2	r					r	r		1		2	V	V	IV	IV
	r	•	•	•			•	•		1	•	•	+	•	•					•	•		I	II	I	I
	+ 2		2	+	3		1	3	+	1				1 +			r		r			3	V	II IV	I V	II IV
	r			1		1	+	r		1	+	r	+	+				1	r	r	+			Ш	Ш	Ш
																						3				I
1	1	+	1	r 4					+				r									2	V	V	II	IV
3	2	3	3	4	2	3	3	4	2	3	1	3	1	3	3	4	2	3	5	3	3		V II	V	V V	v V
	2			_													_					1				
2	2	2	r	+	+	1	1	2	1	2	r _	1	2	1	1	1	r	2	2	+ 2	1	3	V V	V V	V V	V
	1		r			r		+		+						r							III	III	II	II
																						2	I	1	I I	I
																							I	I	ı	i
																							I	l I		I I
																									П	,
							+					+		+	+			r		1	1				П	I
		1		:	:									+ 1			r	:	+	r				I	l I	I
							+												r						l I	I I
																										I I

alopecuroides, Homalio trichomanoides, Lejeunea cavifolia) dans les stades les plus avancés. Dicranum viride investit parfois le groupement à partir du pied du phorophyte. L'aspect général est assez terne et prend l'apparence d'un feutrage vert olivâtre moucheté de gris par les *Lepraria*. Le recouvrement moyen est fort (83%) et plus constant (écart-type de 13).

Le nombre moyen de taxons varie faiblement d'un sous-ensemble à l'autre: neuf taxons dans les variantes à Frullania dilatata et Orthotrichum affine, dix à onze taxons dans les variantes à Hypnum cupressiforme, l'évolution s'opérant par le remplacement des taxons pionniers par des taxons sociaux. L'ensemble le plus riche, avec une moyenne de treize taxons, correspond aux stades intermédiaires où Platygyrium repens coexiste avec Frullania dilatata, tandis qu'Hypnum cupressiforme reste peu dominant.

À partir des stades les plus fermés, la densification du peuplement d'Hypnum cupressiforme conduit à l'altération du groupement et aboutit à une formation d'une autre nature, paucispécifique à monospécifique, à caractère climacique relevant des Hypnetea cupressiformis Jezek & Vondracek 1962. Le groupement qui nous intéresse s'observe le plus souvent dans une « zone de combat » entre ce peuplement d'Hypnum cupressiforme, développé préférentiellement sur la partie exposée du tronc, et la partie abritée plus sèche dominée par les Lepraria. Il forme une frange de quelques décimètres de largeur remontant le long du tronc sur parfois une dizaine de mètres et dans laquelle se trouve condensée une partie de la biodiversité bryolichénique du phorophyte.

Comme indiqué plus loin il n'y a pas de corrélation forte entre le diamètre des arbres et le niveau de complexité de la formation. Chacun des « stades » est susceptible d'être plus ou moins pérennisé, un équilibre s'établissant avec les contraintes locales régnant sur le tronc du phorophyte.

Écologie

L'habitat forestier hôte est principalement attribuable au *Deschampsio* caespitosae – Fagetum sylvaticae (Rameau 1996) Renaux, Bœuf & Royer, 2010, désignant une hêtraie-chênaie-charmaie collinéenne médioeuropéenne acidicline. Le groupement à Microlejeunea ulicina et Metzgeria temperata se rencontre presque exclusivement dans une sous-association mésoacidiphile (subass. à Polytrichastrum formosum Bœuf 2014) de l'association, largement dominante dans le territoire prospecté. Le substrat provient de dépôts fluviatiles plio-quaternaires à dominante limoneuse, formant de hautes terrasses perchées entre 30 à 50 m au-dessus du lit majeur des cours d'eau, les altitudes avoisinant 250 m. Les sols sont nettement désaturés et oligocalciques en surface, mais restent modérément acides (pH compris entre 5 et 4,5), le complexe adsorbant étant saturé par l'ion aluminium (Al***). Le caractère toxique de cet ion pour nombre de taxons neutrophiles (Duchaufour, 1988) explique la quasi-absence d'espèces des Fagetalia sylvaticae, la combinaison étant formée d'un noyau d'espèces des Querco - Fagetea accompagnées d'espèces acidiclines et acidiphiles à large amplitude. Les peuplements étant souvent fermés, la végétation au sol est peu couvrante, avec principalement des Rubus du groupe fruticosus, Anemone nemorosa, Hedera helix, Lonicera periclymenum, Convallaria majalis, Luzula sylvatica, Pteridium aquilinum, Polytrichastrum formosum... Dans certaines stations, l'appauvrissement du cortège et l'extension de quelques espèces acidiphiles (Polytrichastrum formosum, Pteridium aquilinum, Molinia arundinacea) incitent à diagnostiquer un Fago – Quercetum Tüxen 1955 lui-même peu caractérisé.

Les peuplements sont principalement issus de taillis-sous-futaie enrichis et adoptent l'allure de futaies mélangées de chêne (majoritairement *Quercus petraea*) et de hêtre. Le taillis est généralement réduit et le charme peu abondant. Le hêtre se régénère abondamment et dominerait spontanément les peuplements s'il n'était contrarié par la sylviculture qui favorise le chêne. Compte tenu des affinités du groupement corticole étudié pour les essences à écorce lisse, la prospection a privilégié les zones riches en hêtre et à structure fermée.

La nature du substrat et les caractéristiques géomorphologiques (vastes terrasses sans relief prononcé) déterminent des conditions peu drainantes qui contribuent probablement à entretenir un niveau d'hygrométrie atmosphérique élevé sous le couvert. Le groupement corticole à *Microlejeunea ulicina* et *Metzgeria temperata* perd de sa cohérence dans les massifs mieux drainés.

Concernant l'écologie à l'échelle du groupement corticole, celui-ci a été relevé presque exclusivement sur hêtre (un seul relevé sur charme). Ceci est cohérent avec ses préférences effectives mais reflète aussi un biais d'échantillonnage :

- les charmes ont un tronc de section polygonale et il est plus difficile d'y définir des surfaces homogènes, des gradients floristiques s'établissant facilement entre les aplats et les angles : le tronc du charme est moins « isotrope » que celui du hêtre;
- les charmes de diamètre moyen sont rares dans les peuplements prospectés;
- les formations développées sur petit bois sont souvent fragmentaires, plus hétérogènes ou relèvent de communautés pionnières d'un autre type; par ailleurs, il est plus difficile d'y trouver des surfaces suffisantes pour un relevé.

Dans la dition, le groupement est présent exclusivement sur les essences à écorce lisse, principalement sur le hêtre, secondairement sur le charme. Il n'a jamais été observé sur les chênes. Il se développe dans la partie moyenne du tronc, à partir du premier mètre ou un peu en dessous (0,9 m en moyenne) jusqu'à quelques mètres de hauteur, souvent beaucoup plus (10 à 20 m), la hauteur maximale restant difficile à évaluer pour les raisons déjà évoquées. Diverses variantes peuvent s'enchaîner verticalement, les Orthotrichaceae devenant plus abondants en hauteur, probablement en relation avec l'augmentation de l'éclairement et de la pression d'évapotranspiration.

Le diamètre moyen des arbres prospectés, compris entre 40 et 45 cm, s'inscrit dans la gamme des bois moyens. Un biais provient également de la difficulté déjà signalée pour réaliser des relevés homogènes sur les petits bois et aussi de la rareté des très gros bois (≥ 67,5 cm d'après I.F.N.) dans les peuplements visités. Les variantes à hépatiques ont été observées sur des troncs de plus petit diamètre en moyenne (39 cm) que ceux accueillant les variantes à Hypnaceae (47 cm). Ceci paraît logique si on considère que les variations du syntaxon s'inscrivent le long d'un axe de complexification accompagnant la croissance du phorophyte. Néanmoins, la variabilité des diamètres reste très forte dans les deux groupes et il est tout à fait possible d'observer une variante « pionnière » sur un bois de grand diamètre. Le déterminisme du peuplement corticole individuel des hêtres paraît, en fait, très complexe : dans une même parcelle, on peut observer des arbres de gros diamètre avec une écorce « propre » gris argenté, quasiment dépourvus d'épiphytes, à côté d'ar-

bres à fût verdâtre, recouverts d'un complexe de communautés bryolichéniques. L'architecture du houppier influence certainement l'abondance et l'orientation des ruissellements sur le tronc et son habitabilité par les épiphytes. La position sociale de l'arbre individuel par rapport au reste du peuplement (arbre issu de taillis, arbre de futaie dominant ou dominé) joue très certainement un rôle déterminant dans son architecture générale. Il est possible, par ailleurs, que l'abondance du champignon endocorticole Ascodichaena rugosa Butin qui contribue à la couleur noire de certains hêtres, facilite l'installation de diverses hépatiques pionnières en augmentant la rugosité de l'écorce. Une intrication de facteurs initiaux doit être ainsi à l'origine de l'hétérogénéité constatée dans les formations épiphytiques du hêtre.

Les expositions notées sur le terrain ont été regroupées en huit classes pour élaborer la figure 4. La plupart des expositions est représentée mais deux pôles sont privilégiés : les expositions NNE puis celles en WSW. On peut interpréter cette distribution comme :

- le développement préférentiel du syntaxon en conditions ombragées (NNE), dans des sites où la tension d'évapo-transpiration est faible;
- ou sur les faces bénéficiant d'apport d'humidité par les vents porteurs de pluie, de direction WSW.

Le caractère aérohygrophile du groupement est souligné par sa composition même, caractérisée par un noyau d'hépatiques d'affinités atlantiques, supportant mal la pleine exposition. Certaines espèces comme *Metzgeria temperata* ont tendance à « griller » lorsqu'un arbre est exposé à l'occasion d'une coupe. L'indice d'ombrage varie de 3 à 4, 4 indiquant une canopée

localement très continue, 3 une ambiance forestière un peu plus lumineuse due à des houppiers moins cohérents. Cet ombrage est renforcé par la position du groupement sur le tronc, à l'aplomb de la zone de densité maximale du houppier et par l'exposition préférentielle en NNE.

Interprétation syntaxonomique

Si l'on se réfère au tableau comparatif établi par Lecointe (1979), portant sur une large sélection de groupements corticoles, on constate que la combinaison qu'il propose pour son association, le Microlejeuneo ulicinae – Ulotetum bruchii, s'individualise fortement parmi les syntaxons décrits antérieurement. Les groupements hébergeant Microlejeunea ulicina ou Metgzeria violacea, définis avant cette publication, en Hollande, en Belgique ou en Allemagne, souvent à partir d'un petit nombre de relevés, présentent une composition et une structure très différentes qui les rangent dans l'ordre des Dicranetalia scoparii Barkman 1958, regroupant des communautés à caractère climacique, plus fermées et plus pauvres.

Plus récemment, Lauer (2004) a compilé un ensemble de relevés réalisés par lui-même dans le Palatinat et par d'autres auteurs (Ahrens, 1992; Philippi, 1993) dans l'ouest de l'Allemagne. Une partie du tableau synthétique publié est affiliée au *Microlejeuneo ulicinae – Ulotetum bruchii* Lecointe 1979. Le tableau II ci-après compare le syntaxon régional aux colonnes synthétiques provenant de Lecointe et à celles publiées par Lauer.

Les deux *Metztgeria* propagulifères, *M. violacea* et *M. temperata*, n'étaient pas distinguées lors de la

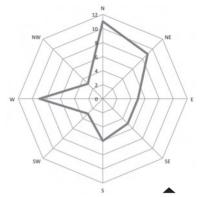


Figure 4: diagramme des expositions.

publication de l'article de Lecointe, *M. violacea* figurant seule dans le tableau d'origine, mais l'auteur a reconnu *a posteriori* (Lecointe & Pierrot, 1981) la co-présence des deux espèces dans ses relevés, avec une nette prédominance de *M. temperata* (29 occurrences contre 8 pour *M. violacea* sur les 84 relevés publiés) ce qui a permis de reconstituer des classes de fréquence probables pour les deux espèces de manière à mieux apprécier les affinités entre les colonnes.

L'ensemble des colonnes se range clairement dans les Orthotrichetalia Hadac in Klika & Hadac 1944 et partage un caractère aérohygrophile marqué par la fréquence de Microlejeune ulicina et Metzgeria temperata. On distingue néanmoins assez clairement plusieurs entités, le problème étant d'évaluer leur rang syntaxonomique. Lauer estime que les différences observées d'ouest en est pourraient relever de races géographiques du Microlejeuneo -Ulotetum. Nous ne partageons pas cette conception pour les raisons suivantes:

 la race géographique n'a pas de définition claire en syntaxonomie dans la mesure où elle ne renvoie pas à un niveau bien défini de la classification et qu'elle ne permet pas de mesurer la distance entre le groupement originel et ses déclinai-

Tableau II : associations à *Microlejeunea ulicina* et *Metzgeria temperata*, colonnes synthétiques; comparaison du *Microlejeuneo ulicinae – Ulotetum bruchii* Lecointe 1979 avec les colonnes extraites de Lauer (2004) et celle du groupement comtois. Col 1 : *Microlejeuneo – Ulotetum* subass. *ulotetosum phyllantae* Lecointe 1979; col 2 : *Microlejeuneo – Ulotetum* subass. *typicum*; col 3-5 : relevés du Palatinat Lauer (2004); col. 6 : relevés comtois; col. 7-8 : relevés du nord du lac de Constance in Lauer (2004). Entre crochets, fréquences de *Metzgeria temperata* et *M. violacea* extrapolées d'après Lecointe & Pierrot, 1981

n° colonne	1_						7	
nb relevés	15	69	8	10	5	53	25	9
Ulota phyllanta Colelejeunea minutissma	V							
Zygodon conoideus	II	r		Х	ı			
Hypnum cupressiforme var. resupinatum Parmotrema perlatum Hypotrachyna revoluta (agr.?) Isothecium myosuroides	V V IV I	IV III IV I						
Microlejeunea ulicina Metzgeria temperata	 	V [II]	V	V V	x V	IV V	r V	r V
Neckera pumila Ulota bruchii Ulota crispa Frullania fragilifolia	IV V II	IV V II r		 	III II		1 11	I
Radula complanata Isothecium alopecuroides Orthotrichum stramineum Orthotrichum patens		r	 	I	 	l r l	III II	
Platygyrium repens Zygodon dentatus Hypnum cupressiforme				х		IV	V	V
Lepraria sp. pl. Frullania dilatata Hypnum cupressiforme var. filiforme/andoi	II V I	IV V IV	Ш	Ш	III III V	IV	II	II V
Orthotrichum Iyellii Metzgeria furcata	III	IV III	Ш	ı	III IV	Ш		V II
Orthotrichum affine Normandina pulchella	I III	II II	I		х		r	
Metzgeria violacea Frullania tamarisci	[1] I	[l] 	I III	I	l x	r		

sons; son emploi peut favoriser la définition d'une nébuleuse de syntaxons mal délimités en diluant la définition du syntaxon initial;

– on considère qu'il est de bonne pratique de privilégier les taxons les plus sténoèces pour élaborer les combinaisons caractéristiques des syntaxons. Lorsqu'ils sont présents dans l'ensemble spécifique, les taxons à signification biogéographique forte devraient être privilégiés parce qu'ils reflètent les caractères macroclimatiques et l'histoire biogéographique de la dition. Les espèces à déterminisme trophique ou microclimatique relèvent de contextes plus locaux et devraient intervenir dans la définition de syntaxons de rangs subordonnés.

L'application de ces principes conduit aux propositions suivantes :

– la sous-association *ulotetosum phyllantae* Lecointe 1979 (tableau II, colonne 1) s'individualise fortement par la constance d'*Ulota phyllantha* associée à deux autres espèces à caractère océanique marqué, *Cololejeunea minutissima* et *Zygodon conoideus*. Il s'agit d'une combinaison très significative sur le plan macroclimatique qui mériterait d'être élevée au rang d'une association pour laquelle on propose le nom suivant : *Cololejeuneo*

minutissimae – Ulotetum phyllanthae (Lecointe 1979) Bailly ass. nov, stat. nov. hoc loco; holotypus: relevé n° 10, tableau I in Lecointe (1979, Documents Phytosociologiques, N.S., IV).

- la sous-association typicum (tableau II, colonne 2) perd les espèces précédentes mais se distingue des combinaisons médioeuropéennes par la constance et l'exclusivité d'Hypnum cupressiforme var. resupinatum. Le rang de ce taxon est diversement interprété et fluctue de l'espèce à la variété selon les conceptions, ce qui pourrait inciter à minimiser son caractère discriminant; néanmoins, il est suffisamment distinct des autres taxons du genre et sa fidélité aux régions océaniques est reconnue. Sa distribution est sensiblement plus étroite que celles de Microlejeunea ulicina et Metzgeria temperata. Sa totale absence dans les relevés médioeuropéens définit un hiatus biogéographique fort entre les deux ensembles. Il est donc légitime d'en tenir compte pour borner le Microlejeuneo - Ulotetum. La signification de la constance des lichens dans la combinaison de ce syntaxon est plus difficile à interpréter dans la mesure où certains d'entre eux (Parmelia revoluta) ont été divisés entre temps en plusieurs espèces et par manque de données chorologiques. Néanmoins, Delzenne et al. (1975) attribuent une « signification méditerranéo-atlantique » à *Parmotrema perlatum* ainsi qu'à Normandina pulchella. Concernant les données allemandes, des espèces lichéniques sont citées avec de faibles fréquences et on ne peut pas attribuer la faible représentation de ce groupe à un biais d'observation. Les lichens foliacés sont également rares dans nos relevés. La quasi-absence de Radula complanata, espèce à large distribution géographique, dans les relevés de

Lecointe (une occurrence sur 84) est également un élément différentiel d'avec les relevés médioeuropéens, mais reste plus difficile à interpréter quant à son niveau de déterminisme, régional ou local;

- les relevés du Palatinat (tableau II, colonnes 3-5) se différencient principalement de manière négative par la perte des éléments eu-atlantiques; on remarquera néanmoins que les espèces transgressives issues des communautés de pied d'arbre, représentées par Isothecium myosuroides dans les relevés de Lecointe sont remplacées par Isothecium alopecuroides caractéristique d'associations corticoles climaciques continentales : les communautés à Microlejeunea ulicina s'insèrent dans des complexes corticoles et des séries dynamiques nettement différentes dans les deux territoires. On notera par ailleurs la présence d'Orthotrichum patens et O. stramineum qui amènent une tonalité boréo-montagnarde ainsi que l'augmentation de la fréquence d'Ulota crispa relativement à celle d'U. bruchii et celle de Metzgeria temperata dans la plupart des colonnes;
- les relevés comtois (tableau II, colonne 6) sont proches de ceux du Palatinat mais leur caractérisation subcontinentale est amplifiée par la constance de *Platygyrium repens* et par l'amoindrissement de la fréquence d'*Ulota bruchii*, remplacée par *U. crispa*;
- les relevés réalisés au nord du lac de Constance (colonne 7-8) s'éloignent encore davantage de la définition initiale du *Microlejeuneo Ulotetum* en ne conservant guère que *Metzgeria temperata* comme marqueur océanique; la combinaison étant très pauvre, on ne statuera pas sur leur affiliation mais on notera le caractère boréo-monta-

gnard affirmé de la colonne 8, avec la constance de *Zygodon dentatus*.

Si l'on accepte les arguments précédents, le syntaxon comtois se différencie significativement du Microlejeuneo ulicinae – Ulotetum bruchii et représente une association affine mais distincte. Il se différencie par ailleurs des relevés du Palatinat par la constance de Platygyrium repens. Cette dernière espèce est cependant répandue dans le Palatinat et dans une grande partie de l'Allemagne (http:// www.moose-deutschland.de) et ne peut constituer un marqueur biogéographique majeur séparant les deux lots de relevés. Platygyrium repens est plus probablement révélateur de conditions mésoclimatiques et édaphiques propres à la dition : d'après Nebel & Philippi (2001), il s'agit d'une espèce neutrophile à modérément acidiphile, à tendance thermophile. Le caractère modérément acidophile des stations hôtes peut expliquer sa fréquence dans les plaines comtoises.

En l'absence de taxon discriminant sur le plan biogéographique, on doit considérer les relevés du Palatinat et ceux des plaines comtoises comme appartenant à la même entité pour laquelle on propose le nom de Microlejeuno ulicinae – Metzgerietum temperatae ass. nov. hoc loco. L'holotype est extrait des relevés du Palatinat; holotypus nominis: rel. 5, tableau I in Lauer (2004, Herzogia, 17): Microlejeunea ulicina 2m, Metzgeria temperata 3, Ulota crispa 2m, Hypnum andoi/filiforme 2a, Lepraria incanalspec. 2b, Ulota bruchii 1, Radula complatana 1, Brachythecium velutinum +, Cladonia fimbriata +.

La combinaison caractéristique est formée de *Microlejeunea ulicina*, *Metzgeria temperata*, *Ulota crispa* et *U. bruchii*, la balance entre les derniers taxons dépendant des conditions mésoclimatiques locales. Il s'agit d'une communauté corticole subatlantique-subcontinentale, collinéenne et aérohygrophile. Pour des raisons probablement trophiques, le caractère subcontinental est peu marqué dans la forme typique mais il s'affirme davantage dans certaines sous-unités.

Dans les plaines comtoises, l'association est représentée par les entités suivantes :

platygyrietosum repentis subass.
 nov. hoc loco (tableau I, col. 9-53);
 holotypus nominis: colonne 18,
 tableau I hoc loco (relevé MP0030;
 figures 5,6 et 7.

C'est la forme localement la plus répandue du Microlejeuneo ulicinae – Metzgerietum temperatae; elle se distingue par la constance de Platygyrium repens qui conforte la tonalité subcontinentale du groupement. L'originalité en est accentuée, relativement aux relevés d'Allemagne par la fréquence de Normandina pulchella. Il s'agit d'une communauté collinéenne à caractère subatlantique-subcontinental, thermocline, moins acidophile que le type et un peu moins aérohygrophile, si l'on interprète ainsi la prédominance d'Ulota crispa. Dans cette sous-association, deux variantes sont distinguées : une variante pionnière à Frullania dilatata (colonnes 9-26) et une variante post-pionnière à Hypnum cupressiforme var. filiforme, où les hypnacées tendent à dominer (colonnes 27-53).

orthotrichetosum affinis subass.
 nov. hoc loco (tableau I, colonnes 1-8); holotypus nominis: colonne 4, tableau I hoc loco (relevé MP0047).

Cette sous-association, moins souvent observée, est définie par la fréquence et l'abondance d'*Orthotri*-

chum affine et l'absence ou la rareté de Platygyrium repens. Cette unité semble répondre à des situations plus exposées et préférer les bois de petit diamètre. Il est possible que sa plus faible représentation dans le lot de relevés provienne d'une position plus haute sur les phorophytes et moins facilement accessible sur le terrain. Une variante à Orthotrichum pulchellum (colonnes 1-3), dont la signification écologique mériterait d'être approfondie, regroupe les relevés possédant ce taxon.

Le Microlejeuno – Ulotetum est rangé dans la sous-alliance atlantique de l'Hypno resupinati – Lejeunion ulicinae (Lecointe 1978) Marstaller 1985 qui, à l'heure actuelle ne regroupe guère que deux associations, la seconde étant l'Isothecio myosuroidis – Neckeretum pumilae Lecointe 1979 (on notera que l'adjonction de cette dernière association « climacique » n'est pas très cohérente avec la définition même de la classe des Frullanio - Leucodontetea). Quoi qu'il en soit, le Microlejeuneo ulicinae – Metzgerietum temperatae représente un syntaxon charnière entre les unités atlantiques et les unités continentales de l'Ulotenion

crispae (Barckman, 1985) Lecointe 1975. Malgré son appauvrissement en éléments eu-atlantiques, et plus particulièrement l'absence d'Hypnum cupressiforme var. resupinatum, le profil général de l'association et sa proximité avec le Microlejeuneo ulicinae – Ulotetum bruchii incite à le ranger dans l'Hypno resupinati – Lejeunion ulicinae, si on accepte l'intégration d'unités sub-atlantiques dans cette sous-alliance. On propose le schéma ci-dessous.

Perspectives et conclusion

Dans les stations mieux drainées des premiers reliefs du massif jurassien, le Microlejeuneo ulicinae -*Metzgerietum temperatae* peut être relayé par une déclinaison aérohygrophile de l'Ulotetum crispae Ochsner 1928, la sous-association platygyrietosum (Barkman 1958) em. Gillet 1986 à caractère plus résolument continental. D'après Gillet (1986), « ... cette sous-association apparaît à la fois plus acidophile (elle est particulièrement bien développée dans les stations sur limons à chailles) et plus hygrophile que la sous-association typicum. Elle se rencontre principalement sur les

troncs lisses de Fagus sylvatica ou de Carpinus betulus, ainsi que sur ceux de Fraxinus excelsior...». Notre prospection s'est concentrée, par un souci de cohérence, sur les plaines jurassiennes, mais le Microlejeunea -Metzgerietum existe dans le massif jurassien, probablement de manière plus éparse et sous des déclinaisons montagnardes, comme en attestent deux relevés publiés par Vadam et al. (2010) à l'occasion d'une excursion aux cascades du Hérisson (39). Ceux-ci, réalisés sur hêtre, se différencient des relevés planitiaires, en particulier par l'abondance de Neckera pumila, la présence de Pterigynandrum filiforme et le remplacement de Metzgeria temperata par M. violacea. Des sousunités originales restent certainement à décrire pour l'arc jurassien. Par ailleurs, on devrait également observer des déclinaisons du groupement se rapprochant des relevés du Palatinat aux abords du massif vosgien, avec probablement une fréquence plus soutenue d'Ulota bruchii et une contribution plus importante d'Hypnum andoi.

On insistera, par ailleurs, sur le fait suivant : dans le domaine atlantique, le *Microlejeuneo – Ulotetum* est décrit sur un large spectre de pho-

Frullanio dilatatae – Leucodontetea sciuroidis Mohan 1978 em. Marstaller 1985 Orthotrichetalia Hadac in Klika & Hadac 1944

Frullanion dilatatae Lecointe 1975

Hypno resupinati - Lejeunion ulicinae (Lecointe 1979) Marstaller 1985

- Colejeuneo minutissimae Ulotetum phyllanthae (Lecointe 1979) Bailly ass. nov, stat. nov. hoc loco: association océanique hyperatlantique
- Microlejeuneo ulicinae Ulotetum bruchii Lecointe 1979 emend Bailly hoc loco : association océanique euatlantique
- Microlejeuneo ulicinae Metzgerietum temperatae ass. nov. hoc loco : association subocéaniquesubcontinentale
 - platygyrietosum repentis subass. nov hoc loco
 - var. à Frullania dilatata
 - var. à Hypnum cupressiforme var. filiforme
 - orthotrichetosum affinis subass. nov hoc loco
 - var. à Orthotrichum pulchellum
 - var. typique

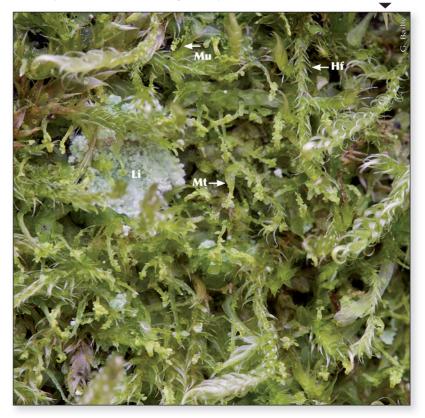


Figure 5 : Microlejeuneo ulicinae – Metzgerietum temperatae (MM) , un aspect des stations-hôtes (forêt de Chaux, Étrepigney, 39) ; la : formations de pied d'arbre à Isothecium alopecuroides. On remarquera l'hétérogénéité de la réprésentation des formations corticoles dans la partie médiane des troncs entre les hêtres d'un même peuplement.

Figure 6 : *Microlejeuneo ulicinae – Metzgerietum temperatae platygyrietosum repentis* var. pionnière, faciès à *Frullania dilatata* et *Metzgeria furcata*.



Figure 7 : Microlejeuneo ulicinae – Metzgerietum temperatae platygyrietosum repentis var. post-pionnière à Hypnum cupressiforme; **Hf** : Hypnum cupressiforme var. filiforme, **Li** : Lepraria cf. incana, **Mt** : Metzgeria temperata, Mu : brin de Microlejeunea ulicina.



rophytes (hêtre, chênes, châtaignier, bouleau pubescent, érable sycomore, aulne, saules, sureau noir et même genêt d'Europe) alors que la niche écologique du groupement médioeuropéen s'avère beaucoup plus resserrée, avec le hêtre comme phorophyte principal et plus accessoirement le charme. Dans les plaines comtoises, au sein de massifs très peu vallonnés, la présence du Microlejeuneo - Metzgerietum temperatae est fortement tributaire d'une ambiance forestière tamponnée engendrée par la présence de bouquets de hêtre assurant une canopée fermée et un type de support approprié. L'association caractérise un compartiment forestier à caractère dryadique et en est tributaire. Sa présence dans la dition est le reflet d'une action forestière relativement conservatrice ayant laissé une certaine place au hêtre, mais des politiques plus agressives pourraient à moyen terme réduire l'extension de l'association et altérer la typicité des phytocénoses hôtes. Les propriétés du milieu forestier favorables au Microleuneo -Metzgerietum temperatae sont également celles propices à *Dicranum* viride qu'on trouve dans les mêmes stations mais dans des associations climaciques de pied d'arbre.

Le choix délibéré d'une prospection orientée vers les hêtraies-chênaies collinéennes, mésophiles et mésoacidiphiles, réputées pauvres sur le plan floristique et peu attrayantes pour le botaniste « vasculaire » montre que la biodiversité des forêts européennes reste très certainement sous-estimée sans la prise en compte des divers compartiments investis par la flore non vasculaire. La différenciation d'un milieu interne complexe, parcouru de gradients verticaux, est une caractéristique propre aux formations forestières. À ces gradients

verticaux se surimposent des compartimentages horizontaux et temporels définis par la juxtaposition des essences ligneuses et par leur succession. La diversité des communautés bryo-lichéniques témoigne de cette complexité.

Remerciements : à Yorick Ferrez pour l'identification des récoltes de lichens foliacés.

Bibliographie

- Bailly G., 2002. Dicranum viride (Sullivant et Lesquereux) Lindberg en Forêt de Chaux; nouvelles prospections pour le programme Natura 2000. Phytolab / Diren de Franche-Comté, 18 p.
- Bardat J. & Hauguel J.C., 2002. Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie* **23** (4): 279-343.
- Boeuf R., Simler N., Holveck P., Hum P., Cartier D., Ritz F., Royer J.-M., 2014. Les végétations forestières d'Alsace, vol. 1. Drulingen, éd. Scheuer, 371 p.
- Caparrós R., Lara F., Draper I., Mazimpaka V. & Garillet R. 2016. Integrative taxonomy sheds light on an old problem: the *Ulota crispa* complex (*Orthotrichaceae, Musci*). *Botanical Journal of the Linnean Society* **180**: 427-451.
- Delzenne C., Géhu J.-M. & Wattez J.-R., 1975. Essai sur la signification phytosociologique de *Normandina pulchella* dans les régions planitaires de la France atlantique = *Normandino Frullanietum dilatatae ass. nov. Documents phytosociologiques*, **9-14**: 101-108.
- Dierßen K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. Bryophytorum Bibliotheca, Band 56, J. Cramer, 289 p.
- Duchaufour P., 1988. Groupes écologiques et pédologie : rôle des

- facteurs de nutrition et de toxicité. Colloque phytosociologique XIV, Phytosociologie et foresterie: Nancy, 1985: 313-321.
- Gargominy O., Tercerie S., Régnier C., Ramage T., Schoelinck C., Dupont P., Vandel E., Daszkiewicz P. & Poncet L., 2015. TAXREF v9.0, référentiel taxonomique pour la France: méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Rapport SPN 2015-64, 126 p.
- Gillet F., 1986. Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée. Thèse de 3° cycle, Université de Franche-Comté Besançon, Faculté des Sciences et Techniques, Laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie, 604 p., 100 tabl.
- Gillet F., 1988. L'approche synusiale intégrée des phytocoenoses forestières: application aux forêts du Jura. . Colloque phytosociologique XIV, Phytosociologie et foresterie: Nancy, 1985: 81-92.
- Lauer, H. 2004. Moosgesellschaften der Pfalz. Teil 3: Moosgesellschaften mit *Metzgeria temperata* und *Microlejeunea ulicina*. *Herzogia* **17**: 269–278.
- Lecointe A., 1979. Le Microlejeuneo-Ulotetum bruchii et l'Isothecio myosuroidis-Neckeretum pumilae, nouvelles bryoassociations épiphytes, dans le massif Armoricain (France). Documents Phytosociologiques N.S. IV: 97-613.
- Lecointe A. & Pierrot R.B., 1981. Metzgeria temperata (Kuwah.) en France. Comparaison avec les autres Metzgeria propagulifères indigènes. Bull. Soc. bot. Centre-Ouest (Royan) N.S. 12: 57-64.
- Nebel M. & Philippi G. (hrsg.), 2001. *Die Moose Baden-Württembergs*. Band 2: Spezieller Teil (Bryophytina II, Schistosgegales bis Hypnobryales). Verlag Eugen Ulmer GmbH & C°, Stuttgart, 529p.
- Renaux B., Bœuf R. & Royer J.-M., 2010. Trois associations végétales nouvelles des forêts du domaine médio-européen français : Deschampsio cespitosae-Fagetum

sylvaticae, Sorbo ariae-Quercetum petraeae et Carici brizoidis-Fraxinetum excelsioris. Revue Forestière Française **LXII** (3-4): 281-292.

Vadam J.-C., Bailly G. & Caillet M., 2010. Observations phytosociologiques aux cascades du Hérisson. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle du Pays de Montbéliard année* **2010** : 189-200.

Ressources Web:

Moose Deutschland : http://www.moose-deutschland.de

Site de l'Association Française de Lichéonologie (AFL) : http://www. afl-lichenologie.fr

Annexe

Localisation et identification des relevés dans la base de données Taxa CBNFC-ORI/SBFC

MP0036, id. base: 00300007310605979991, id. SIG: 90820, Gilles Bailly, 27/05/2015, Gray, Forêt domaniale des Hauts Bois, 232 m;

MP0037, id. base: 00300007365005988480, id. SIG: 90823, Gilles Bailly, 07/05/2015, Chamblay, Bois de Chamblay, 260 m;

MP0021, id. base: 00300003434004910306, id. SIG: 90516, Gilles Bailly, 23/02/2014, Vadans, Bois de la Feuillée, 254 m;

MP0047, id. base: 00300007404806048569, id. SIG: 90943, Gilles Bailly, 12/04/2016, Étrelles-et-la-Montbleuse, Belle Vaivre, 263 m;

MP0024, id. base: 00300003437804910378, id. SIG: 90518, Gilles Bailly, 02/03/2014, Torpes, les Rans d'Archaux, 270 m;

MP0034, id. base: 00300005251805694722, id. SIG: 90729, Gilles Bailly, 27/05/2015, Gray, Forêt domaniale des Hauts Bois, 241 m;

MP0041, id. base: 00300007365705988530, id. SIG: 90827, Gilles Bailly, 10/05/2015, Vellefrey-et-Vellefrange, Petits Bois de Gy, 248 m;

MP0052, id. base: 00300007908506376984, id. SIG: 90948, Gilles Bailly, 06/05/2016, Le Pont-de-Planches, Bois du Perchois, 254 m;

MP0007, id. base: 00300002458004729875, id. SIG: 34498, Gilles Bailly, 22/10/2013, Plumont, Forêt domaniale de Chaux, 265 m;

MP0025, id. base : 00300003438704918269, id. SIG : 90523, Gilles Bailly, 08/03/2014, Chaucenne, Bois des Fouchères, 235 m;

MP0019, id. base: 00100003429504910147, id. SIG: 90513, Gilles Bailly, 16/02/2014, Saint-Cyr-Montmalin, Forêt domaniale de l'Argançon, 260 m;

MP0005, id. base: 00300002457404718482, id. SIG: 34496, Gilles Bailly, 22/10/2013, Étrepigney, Forêt de Chaux, 259 m;

MP0053, id. base: 00300007908606376993, id. SIG: 90949, Gilles Bailly, 06/05/2016, Noidans-le-Ferroux, Bois des Fougères, 263 m;

MP0050, id. base: 00300007908306376961, id. SIG: 90946, Gilles Bailly, 06/05/2016, Les Bâties, le Paroyer, 235 m;

MP0017, id. base: 00100003429704896524, id. SIG: 90511, Gilles Bailly, 02/03/2014, Torpes, le Rans d'Archaux, 276 m;

MP0006, id. base: 00300002457604718525, id. SIG: 34497, Gilles Bailly, 22/10/2013, Plumont, Forêt domaniale de Chaux, 265 m;

MP0038, id. base: 00300007365205988495, id. SIG: 90824, Gilles Bailly, 07/05/2015, Chamblay, Bois de Chamblay, 260 m;

MP0030, id. base: 00300003439804945459, id. SIG: 90533, Gilles Bailly, 30/03/2014, Falletans, Forêt domaniale de Chaux, 245 m:

MP0028, id. base: 00100003439204920060, id. SIG: 90525, Gilles Bailly, 09/03/2014, Sauvagney, le Petit Bugnoz, 230 m;

MP0042, id. base: 00300007366005989557, id. SIG: 90829, Gilles Bailly, 10/05/2015, Sainte-Reine, Bois des Houx, 249 m;

MP0015, id. base : 00100007377306038559, id. SIG : 90938, Gilles Bailly, 12/04/2016, La Chapelle-Saint-Quillain, Bois du Saint, $254~\mathrm{m}$;

MP0012, id. base: 00300007377906039034, id. SIG: 90941, Gilles Bailly, 12/04/2016, Frasne-le-Château, Bois de Frasne-le-Château, 250 m;

MP0048, id. base : 00300007404906048578, id. SIG : 90944, Gilles Bailly, 05/05/2016, Éclans-Nenon, Forêt domaniale de Chaux, 247 m;

MP0008, id. base: 00300002458204729882, id. SIG: 90505, Gilles Bailly, 25/10/2013,

Santans, Forêt domaniale de Chaux, 245 m;

MP0032, id. base: 00300005241205677278, id. SIG: 90727, Gilles Bailly, 27/05/2015, Noiron, Bois du Four, 240 m;

MP0040, id. base: 00300007365505988515, id. SIG: 90826, Gilles Bailly, 10/05/2015, Vellefrey-et-Vellefrange, Petits Bois de Gy, 245 m;

MP0045, id. base : 00300007366605989612, id. SIG : 90833, Gilles Bailly, 10/05/2015, Seveux, Bois de Seveux, 222 m;

MP0013, id. base: 00300007377706039024, id. SIG: 90940, Gilles Bailly, 12/04/2016, La Chapelle-Saint-Quillain, Bois du Saint, 248 m:

MP0016, id. base: 00100007377106038543, id. SIG: 90937, Gilles Bailly, 12/04/2016, La Chapelle-Saint-Quillain, Bois du Saint, 254 m:

MP0044, id. base: 00300007366405989590, id. SIG: 90831, Gilles Bailly, 10/05/2015, Seveux, Bois de Seveux, 250 m;

MP0033, id. base: 00300005241405677645, id. SIG: 90728, Gilles Bailly, 27/05/2015, Noiron, Bois du Four, 240 m;

MP0011, id. base: 00300002458504729909, id. SIG: 90502, Gilles Bailly, 11/11/2013, Fraisans, Forêt communale de Fraisans, 253 m;

MP0049, id. base: 00300007908106376942, id. SIG: 90945, Gilles Bailly, 05/05/2016, Our, Forêt domaniale de Chaux, 250 m;

MP0004, id. base: 00300002457304718475, id. SIG: 34495, Gilles Bailly, 22/10/2013, Étrepigney, Forêt de Chaux, 257 m;

MP0022, id. base: 00300003438004910389, id. SIG: 90519, Gilles Bailly, 08/03/2014, Chevigney-sur-l'Ognon, Bois des Fouchères, 235 m;

MP0027, id. base: 00100003439104920053, id. SIG: 90522, Gilles Bailly, 09/03/2014, Geneuille, Bois du Raclais, 242 m;

MP0029, id. base: 00300003439404944175, id. SIG: 90530, Gilles Bailly, 30/03/2014, Falletans, Forêt domaniale de Chaux, 234 m:

MP0026, id. base: 00300003438904918285, id. SIG: 90524, Gilles Bailly, 09/03/2014, Cussey-sur-l'Ognon, Bois de Cussey, 241 m;

MP0043, id. base: 00300007366205989577, id. SIG: 90830, Gilles Bailly, 10/05/2015, Seveux, Bois de Seveux, 252 m;

MP0020, id. base: 00300003433604910294, id. SIG: 90515, Gilles Bailly, 16/02/2014, Saint-Cyr-Montmalin, Forêt domaniale de l'Argançon, 265 m;

MP0035, id. base: 00300007310405979974, id. SIG: 90819, Gilles Bailly, 27/05/2015, Gray, Forêt domaniale des Hauts Bois, 237 m;

MP0003, id. base : 00300002457204718471, id. SIG : 34494, Gilles Bailly, 21/10/2013, Étrepigney, Forêt de Chaux, 250 m;

MP0031, id. base: 00300003440004945471, id. SIG: 90534, Gilles Bailly, 30/03/2014, Falletans, Forêt domanisale de Chaux, 245 m;

MP0018, id. base: 00100003429304910115, id. SIG: 90512, Gilles Bailly, 21/02/2014, Chissey-sur-Loue, Forêt communale d'Arcet-Senans, 255 m;

MP0023, id. base: 00300003438204911559, id. SIG: 90520, Gilles Bailly, 08/03/2014, Chevigney-sur-l'Ognon, Bois des Fouchères, 235 m;

MP0001, id. base: 00300002457004718459, id. SIG: 34492, Gilles Bailly, 21/10/2013, Étrepigney, Bois de la Jallondon, 250 m; MP0039, id. base: 00300007365305988503,

id. SIG: 90825, Gilles Bailly, 07/05/2015, Ounans, Bois des Herbues, 247 m;

MP0046, id. base: 00300007404206046243, id. SIG: 90942, Gilles Bailly, 12/04/2016, Frasne-le-Château, Bois de Frasne-le-Château, 262 m;

MP0051, id. base: 00300007908406376973, id. SIG: 90947, Gilles Bailly, 06/05/2016, Vezet, Bois de Talmay, 213 m;

MP0002, id. base: 00300002457104718465, id. SIG: 34493, Gilles Bailly, 21/10/2013, Étrepigney, Forêt de Chaux, 255 m;

MP0014, id. base: 00100007377506038572, id. SIG: 90939, Gilles Bailly, 12/04/2016, La Chapelle-Saint-Quillain, Bois du Saint, 255 m;

MP0010, id. base: 00300002458404729901, id. SIG: 90501, Gilles Bailly, 01/11/2013, Ranchot, Bois de Ranchot, 258 m;

MP0009, id. base: 00300002458304729895, id. SIG: 90500, Gilles Bailly, 25/10/2013, Santans, Forêt domaniale de Chaux, 245 m.

Taxons présents une seule fois: Orthotrichum striatum, MP0034 (r); Hypnum andoi, MP0006 (1); Orthotrichum stramineum, MP0042 (1); Frullania tamarisci, MP0008 (+); Homalothecium sericeum, MP0049 (+); Melanelixia glabratula, MP0008 (+); Metzgeria violacea, MP0037 (+); Parmelina quercina, MP0008 (+); Leucodon sciuroides, MP0025 (r); Orthotrichum tenellum, MP0021 (r); Thuidium tamariscinum, MP0039 (r).

Taxons non identifiés à l'espèce: Ulota cf. crispa, MP0015 (1), MP0045 (1); Cladonia cf. coniocraea, MP0022 (1), MP0027 (2), MP0048 (+); Orthotrichum cf. affine, MP0022 (r); Orthotrichum cf. striatum, MP0053 (r).

