Zeitschrift: Botanica Helvetica
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 95 (1985)
Heft: 2

Artikel: La tillaie du lapié jurassien : contribution à la syntaxonomie du Tilion
Autor: Kissling, Pascal
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-66507

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 22.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Botanica Helvetica 95/2, 1985

0253-1453/85/020125-16 $ 1.50 + 0.20/0
© 1985 Birkhäuser Verlag, Basel

La tillaie du lapié jurassien. Contribution à la syntaxonomie du Tilion

Pascal Kissling

Institut de Botanique systématique et de Géobotanique, Université de Lausanne, 1015 Lausanne, Suisse

Manuscrit accepté le 25 Mars 1985

Abstract

Kissling, P. 1985. A limewood on Jurassic lapiaz. Bot. Helv. 95: 125–140.

Description of a new type of limewood at the southern foot of the Jura mountains (Aceri-Tilietum polypodietosum). Factor analysis provides us with arguments favourable to the Moor's thesis of an alliance *Tilion platyphylli* and that of a wide *Aceri-Tilietum platyphylli.*

Au pied de l'adret jurassien, en parcourant les sous-bois tumultueux des chênaies à charme calcicoles, le pied roulant sur les pierres moussues parmi les mercuriales, on aura parfois le bonheur d'aborder à une minuscule banquise de mousse, à un radeau enfin solide où le pied rassuré sent affleurer le vrai Jura, sous le dôme tendre de quelques grands tilleuls.

Cette tillaie des lapiés est parmi les forêts collinéennes du Jura central le pôle écologique de la microhétérogénéité karstique (Kissling 1983, chap. 13.1, 13.3, 15.6, 18.2). Le groupement est difficile à saisir à cause de sa microhétérogénéité, de l'exiguité et de la rareté des stations. En effet cette étude vous proposera des relevés de parfois moins d'un are, ou composés de deux bancs de lapié voisins, peuplés parfois d'un ou deux tilleuls seulement, et où sont curieusement associés *Dryopteris filix-mas* et *Sedum album, Thamnium alopecurum* et *Rhytidium rugosum, Ctenidium molluscum* et *Polytrichum formosum.* Le banc de lapié est souvent si petit que les couleurs de la mosaïque ont à peine la place de se répéter deux ou trois fois: il est tentant de n'y voir qu'une macromosaïque de divers groupements de rochers chapeautés par quelques tilleuls (voir la discussion de Gounot 1969, p. 19–20). Mais qui visitera les lapiés boisés de Champ Monsieur sur Neuchâchtel se convaincra qu'il peut exister de plus grandes surfaces de ce groupement. Il peut donc être considéré comme un type de forêt, bien que ses stations soient souvent plus hautes que larges.

A Jean-Louis Richard, familier des tillaies dès ses premiers relevés

Originalité du groupement

Comparaison avec les tillaies colluviales

Sur les lapiés collinéens du Jura, *Tilia platyphyllos* est manifestement l'essence la plus vigoureuse, avec le frêne par endroits. Sa stature est dominante, il peut dépasser 25 mètres de hauteur, il est omniprésent dans les forêts karstiques, et il a réagi de façon étonnante à la sécheresse estivale de 1976: il a perdu ses feuilles parmi les premiers, au mois de Juillet déjà, suivi par toutes les autres essences du karst; on repérait les zones de lapié forestier aux frondaisons desséchées; mais lorsque la pluie est revenue en Août, le tilleul a été le premier à débourrer comme pour un second printemps; en Septembre son feuillage frais était grand étendu pendant que les autres essences dépliaient lentement leurs nouvelles feuilles. Joints à ceete exubérance du tilleul, la dominance presque exclusive des essences anémochores et le biotope très «spécialisé» (Moor 1951) font penser à l'Aceri-Tilietum.

Considérons les tillaies des éboulis jurassiens (Oberdorfer 1957, Moor 1960, Keller 1974, Richard 1975 et les relevés 27–39 de notre tabelle). La tillaie des lapiés s'en distingue par plusieurs groupes de différentielles écologiquement divergentes:

- groupe 1: des espèces humicoles ou calcifuges qui profitent des lentilles d'humus décarbonaté sur le dos des bancs calcaires, comme *Polypodium, Teucrium scorodonia* et *Hylocomium splendens.*

- groupe 2: des espèces des ourlets plutôt nitrophiles comme *Galium aparine* et *Moehringia trinervia,* qui trouvent dans les crevasses du lapiez et sur son dos des poches de l'humus très noir du sol lithocalcique humifère, le seul qui puisse se développer sur un lapié aussi dur et dépourvu de matériel fin.

- groupe 3: des espèces mésophiles ou hygrophiles agrippées aux parois des crevasses, minuscules gorges sombres et fraîches (*Cystopteris fragilis, Plagiochila* et *Thamnium* par excellence), enracinées dans les poches d'humus des crevasses (*Dryopteris filix-mas, Phyllitis, Polystichum*), ou même inféodées à de petites fossettes temporairement inondées sur le dos du lapié (*Mnium punctatum* et *rostratum*).

- groupe 4: par contraste, des xérophiles, qui trouvent aussi sur le lapié des situations très sèches, comme *Sedum album.* La tendance xérophile est confirmée par des espèces des chênaies subméditerranéennes (groupe 11) que la tillaie des lapiés partage avec les plus xérothermophiles des tillaies colluviales, par exemple celles décrites par Keller (1974). Parallèlement les rares chênes chétifs qui habitent le groupement sont pauvres de caractères de Quercus robur, l'espèce hygrophile (Kissling 1983, chap. 21.2), tandis que la plupart des chênes des tillaies colluviales sont très proches de Q. robur (figure 1). Pour le peuplement d'arbres, le lapié est nettement moins fertile que l'éboulis. La sécheresse de 1976 l' a montré clairement. L'association microhétérogène de xérophiles et d'hygrophiles est un des traits typiques de la flore des lapiés (Kissling 1983, chap. 13.3.2 et fig. 2): on peut voir à Champ Monsieur une touffe de roseau dans une fossette du lapié, jouxtant *Melica ciliata.*

- groupe 5: une légère touche montagnarde descend régulièrement orner les lapiés collinéens (Kissling 1983, chap. 15.6.5). Ici, il s'agit de *Rosa pendulina* et *Moehringia muscosa.*

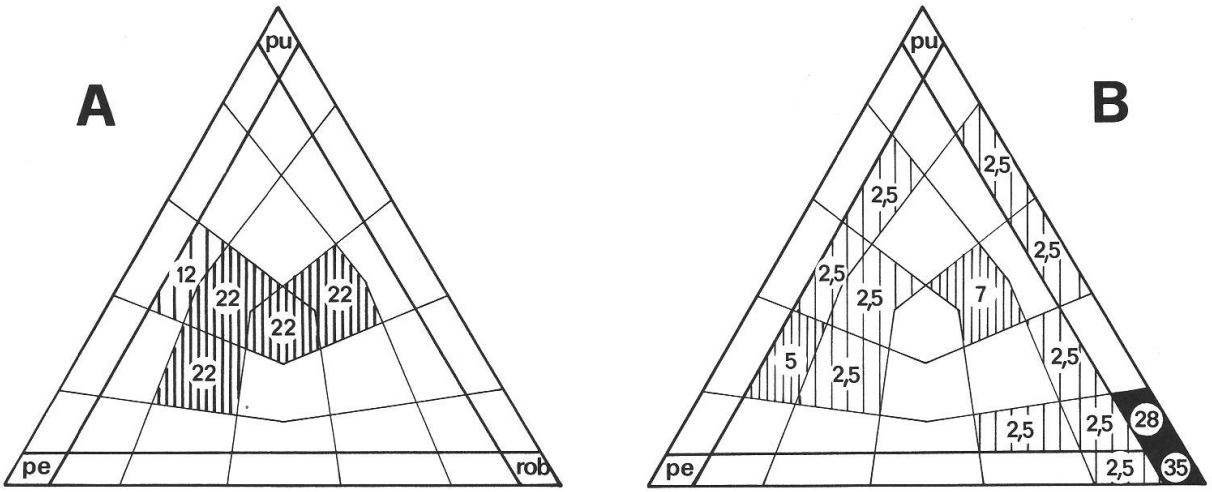

Fig. 1. Les chênes des tillaies de l'adret jurassien. Déterminés selon Kissling (1980). Les valeurs indiquées pour les classes sont des % de l'échantillon complet.
A. Lapiés: en tout 9 arbres, des relevés 1, 5, 6, 7, 8, 11, 15, 16.
B. Eboulis: en tout 40 arbres, des relevés 28, 32, 33, 35.

Réciproquement il manque à ce groupement de nombreuses indicatrices de terre fine qui différencient les tillaies colluviales (groupes 6–8). On trouve évidemment ces deux lots de différentielles mélangés dans des biotopes intermédiaires (relevés 20–26), principalement des éboulis de gros blocs stabilisés (relevés 20–22), mais aussi des pentes de lapié ennoyé de matériel colluvial (relevé 23).

En somme, par sa flore, la tillaie des lapiés se distingue très fortement des tillaies colluviales. Il sera par contre moins facile de la distinguer des autres forêts des lapiés, avec lesquelles elle partage le fond de sa flore herbacée et muscinale. De nombreuses gradations entre ces groupements existent évidemment au pied du Jura.

Comparaison avec la charmaie calcicole

L'Aceri-Carpinetum hylocomietosum est l'un des voisins immédiats, sur le terrain et dans la synsystématique. Il partage avec la tillaie des lapiés la plupart des espèces des groupes 1 à 4. Mais ces espèces sont un peu mieux représentées dans la tillaie: par exemple *Polypodium, Polygonum dumetorum* et *Mycelis muralis* y sont nettement plus fréquents. On ne peut citer aucune différentielle constante de la tillaie par rapport à la charmaie calcicole de l'adret jurassien. Par contre la charmaie se distingue de la tillaie par un bon nombre de différentielles:

Carpinus, Prunus avium, Sorbus torminalis, Pyrus communis, Prunus spinosa, Lathyrus vernus, Lamiastrum montanum, Brachypodium sylvaticum, Campanula persicifolia, Anemone nemorosa, Veronica chamaedrys, Vicia sepium, Euphorbia dulcis et *Primula vulgaris.*

Or ces espèces sont des indicatrices de terre fine (ce sont d'ailleurs à peu près les groupes 7 et 8). Et en effet la dalle calcaire de l'Aceri-Carpinetum est fragmentée et souvent polluée de terre fine minérale, elle porte un sol hétérogène dont certaines lentilles sont brunifiées: rien d'étonnant si on y trouve mélangées les flores du karst et de la terre fine. Tandis que la tillaie des lapiés ne possède que la flore du karst. Voilà bien un pôle écologique: il représente une tendance floristique-écologique sans mélange et se distingue en négatif des groupements où cette tendance est associée à d'autres.

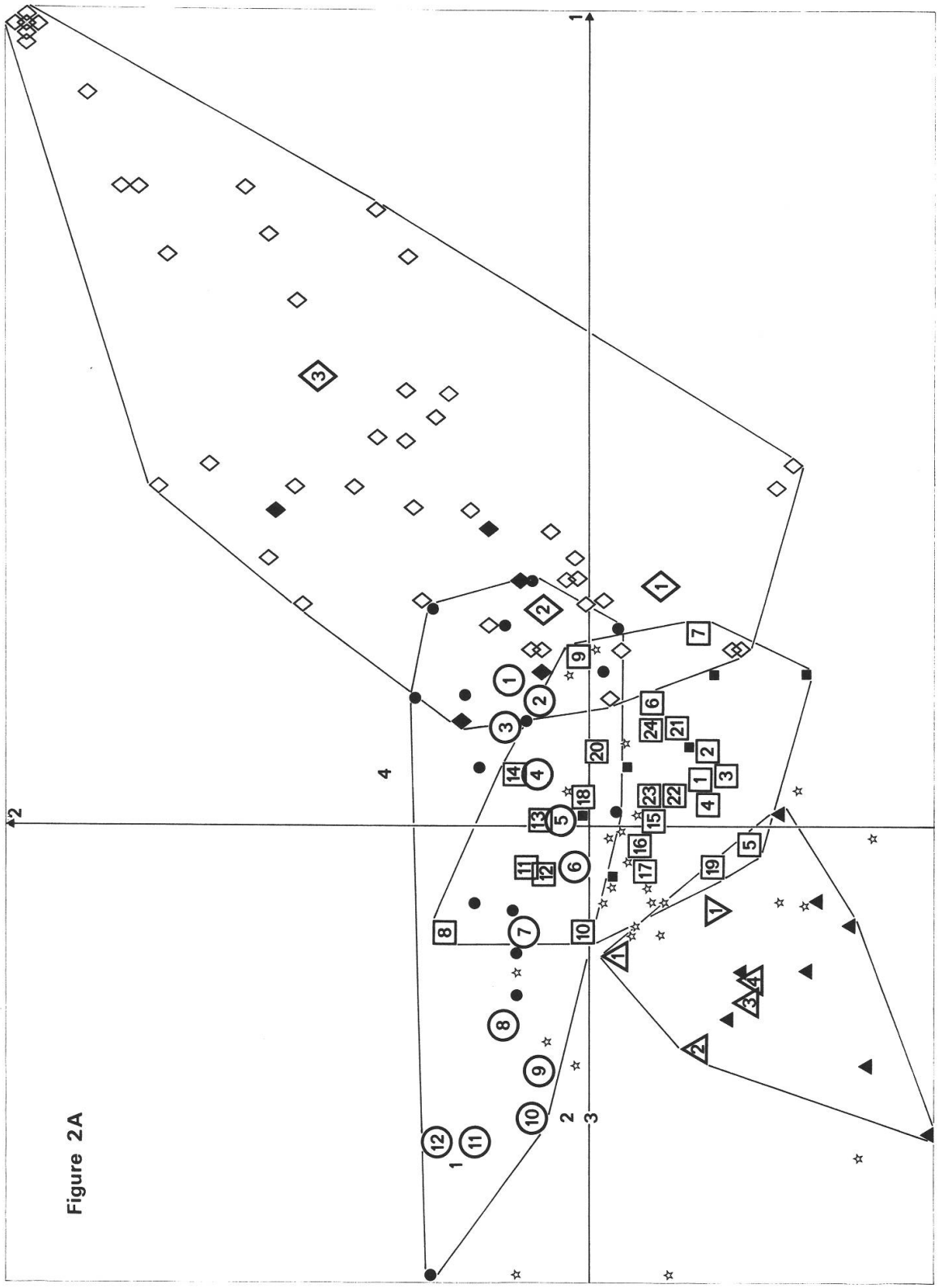

Figure 2A

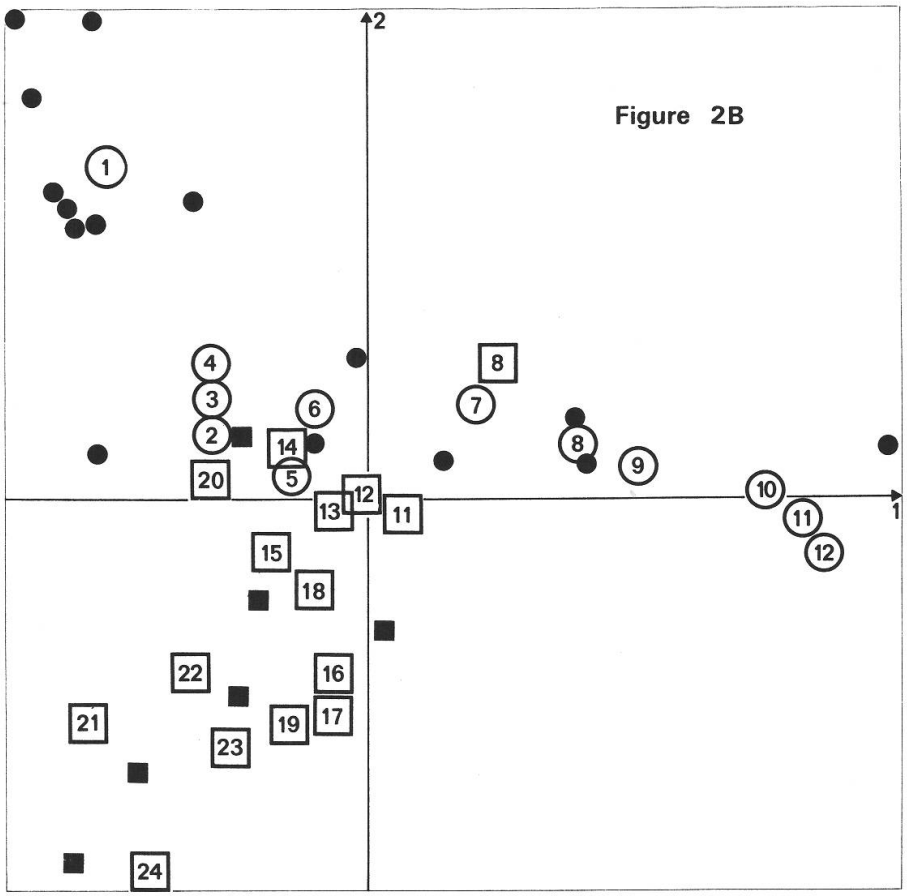

Figure 2B

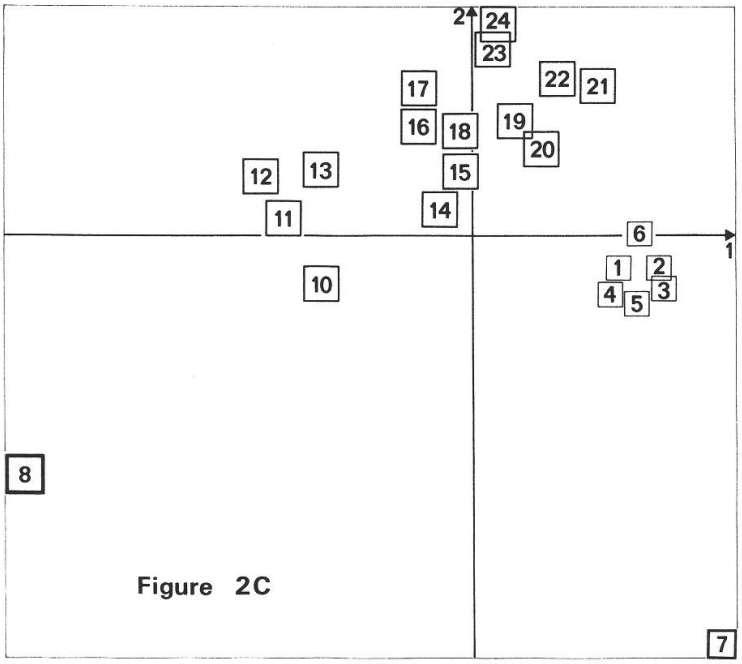

Figure 2C

Fig. 2.
Analyses factorielles des correspondances:
A Tillaies comparées aux Alliances forestières voisines
B Tillaies à Tilia platyphyllos comparées aux charmaies calcicoles
C Diversité des tillaies.
Programme CORRES, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne

□	Groupements du **Tilion**	
1	**Lindenmischbestände** der alpinen Trockentäler	Trepp 1947 (4 r.)
2	**Tilieto-Asperuletum taurinae typicum,** Walenseegebiet	Trepp 1947 (20 r.)
3	**Tilieto-Asperuletum taurinae,** Vierwaldstättersee	Trepp 1947 (17 r.)
4	**Tilieto-Asperuletum taurinae,** Brienzersee	Trepp 1947 (10 r.)
5	**Tilieto-Asperuletum taurinae aceretosum,** Walenseegebiet	Trepp 1947 (18 r.)
6	**Acer opalus reicher Lindenmischwald** des westalpinen Vorlandes	Trepp 1947 (6 r.)
7	**Lindenmischbestände** der Südtäler Graubündens	Trepp 1947 (4 r.)
8	**Cynancho-Tilietum** sensu Moravcová-Husova 64	Neuhäusl et al. 1968 (5 r.)
9	**Seslerio-Tilietum**	Rameau 1974 (20 r.)
10	**Acero-Tilietum,** Bayerische Rasse	Oberdorfer 1957 (4 r.)
11	**Acero-Tilietum,** verarmte Schwarzwald-Rasse	Oberdorfer 1957 (3 r.)
12	**Acero-Tilietum**	Winterhoff 1963 (4 r.), in Hartmann et Jahn 1967
13	**Aceri-Tilietum**	Jahn 1964 (3 r.), in H. & J. 1967
14	**Aceri-Tilietum polypodietosum**	nov., (19 r.)
15	**Acero-Tilietum,** Jura-Rasse	Oberdorfer 1957 (12 r.)
16	**Vincetoxico-Tilietum**	Winterhoff 65 (10 r.), in H. & J. 67
17	**Vincetoxico-Tilietum**	Winterhoff 63 (6 r.), in H. & J. 67
18	**Acereto-Tilietum**	Faber 1936 (2 r.), in H. & J. 1967
19	**Asperulo odoratae-Tilietum hylocomietosum**	Keller 1974 (5 r.)
20	**Aceri-Tilietum,** éboulis adret jurassien	nov. (13 r.)
21	**Aceri-Tilietum**	Moor 1960 (1 liste)
22	**Aceri-Tilietum**	Richard 1975 (4 r.)
23	**Asperulo odoratae-Tilietum typicum**	Keller 1974 (9 r.)
24	**Asperulo-odoratae-Tilietum coronilletosum**	Keller 1974 (8 r.)
■	Espèces diagnostiques du **Tilion** (nov., voir dans le texte) *Tilia platyphyllos, Tamus communis, Clematis vitalba, Cyclamen purparescens, Viola mirabilis, Campanula rapunculoides*	
△	*Groupements du* **Lunario-Acerion**	
1	**Phyllitido-Aceretum tilietosum**	Rameau et al. 1971 (37 r.)
2	**Phyllitido-Aceretum**	Keller 1974 (7 r.)
3	**Phyllitido-Aceretum**	Moor 1975 (80 r.)
4	**Corydalido-Aceretum**	Moor 1973 (130 r.)
▲	Espèces caractéristiques du **Lunario-Acerion** (Moor 1975, p. 245) *Lunaria rediviva, Actaea spicata, Phyllitis Scolopendrium, Polystichum aculeatum, Aconitum lycoctonum, Aruncus dioicus, Cardamine heptaphylla, C. pentaphyllos*	
▽	**Tilio-Fagetum phyllitidetosum**	Moor 1968 (16 r.)
○	**Charmaies calcicoles** et **Galio-Carpinetum**	
1	**Galio-Carpinetum luzuletosum** forsteri, à Melica	Kissling 1983 (37 r.)
2	**Aceri-Carpinetum tametosum**	Kissling 1983 (11 r.)
3	**Aceri-Carpinetum hylocomietosum**	Kissling 1983 (26 r.)
4	**Galio-Carpinetum primuletosum,** à Coronilla	Keller 1975 (17 r.)

5	**Querco-Carpinetum**	Schwickerath 44 (3 r.), in H. & J. 67
6	**Galio-Carpinetum primuletosum,** à Arum	Keller 1975 (13 r.)
7	**Aceri-Tilietum cordatae**	Neuhäusl et al. 1968 (5 r.)
8	**Acero-Carpinetum**	Neuhäusl et al. 1968 (153 r.)
9	**Acereto-Carpinetum,** type	Klika 1941 (12 r.)
10	Schluchtwaldartiger **Ahorn-Linden-Hangwald,** var. à Calamagrostis arundinacea	Niemann 56 (9 r.), in H. & J. 67
11	**Ahorn-Linden-Steilhangwald**	Stöcker 1965 (5 r., tab. 15)
12	**Traubeneichen-Linden-Blockhaldenwald**	Stöcker 1965 (r. 6–8 du tab. 14)

● Caractéristiques des **Querco-Carpinetalia** et de leurs Alliances (Kissling 1983, p. 263 sq)
Carpinus betulus, Prunus avium, Rosa arvensis, Potentilla sterilis, Poa nemoralis, Primula vulgaris, Dactylis aschersoniana, Stellaria holostea, Carex pilosa, C. montana, Festuca heterophylla, Galium silvaticum, Lathyrus niger, Sorbus domestica, S. torminalis

◇ Groupements des **Quercetalia pubescentis**

1	Molina litoralis-reicher **Quercus-Tilia-Mischwald**	Trepp 1947 (5 r.)
2	**Tilio-Quercetum**	Kissling 1983 (13 r.)
3	**Coronillo-Quercetum** typicum	Kissling 1983 (16 r.)

◆ Espèces diagnostiques des **Quercetalia pubescentis** (Kissling 1983, p. 321 sq.) Caracteristiques
Acer opalus, Primula columnae, Arabis turrita, Viola hirta, Melittis melissophyllum

◊ Différentielles
- *Coronilla emerus, Cotoneaster integerrima, C. nebrodensis, Amelanchier ovalis, Berberis vulgaris, Prunus mahaleb, Rhamnus alpina.*
- *Peucedanum cervaria, Vincetoxicum hirundinarium, Inula conyza, Geranium sanguineum, Melampyrum cristatum, Anthericum liliago, A. ramosum, Silene nutans, Bupleurum falcatum, Origanum vulgare, Galium mollugo ssp, Trifolium rubens, Polygonatum officinale, Carex halleriana, Calamintha sylvatica, Aster amellus, Coronilla coronata, Laserpitium latifolium, L. siler.*
- *Arabis hirsuta, Stachys recta, Hippocrepis comosa, Teucrium chamaedrys, Bromus erectus, Euphorbia cyparissias, Festuca gr. ovina, Carex humilis, Sanguisorba minor.*
- *Sedum album, Potentilla verna, Saponaria ocymoides, Lactuca perennis, Helianthemum nummularium, Thymus serpyllum, Asperula cynanchica, Melica ciliata, Ceterach officinarum, Asplenium ruta-muraria.*

Groupements incertae sedis

1	**Bergulmen-Linden-Blockhaldenwald**	Stöcker 1965 (r. 1–5 du tab. 14)
2	Schluchtwaldartiger **Ahorn-Linden-Hangwald,** var. à Milium effusum	Niemann 1956 (13 r.), in Hartmann et Jahn 1967
3	**Aceri-Tilietum**	Hartmann 56 (3 r.), in H. & J. 67
4	**Galio-Fraxinetum**	Gigon 1980 (7 r.)

✡ Espèces caractéristiques des **Fraxino-Fagetea** (Moor 1978, liste p. 440–441)

Comparaison avec la chênaie buissonnante des lapiés

Le Coronillo-Quercetum geranietosum, autre voisin topographique et synsystématique, occupe comme la tillaie des lapiés solides et non ennoyés. La flore du karst y est très bien représentée. Mais son lapié est moins densément ou moins profondément crevassé, et ceci dans le même étage climatique: il offre donc moins de réserves hydriques. Cette chênaie se distingue en effet de notre tillaie par de nombreuses différentielles xérothermophiles des Quercetea pubescentis, comme:

Amelanchier ovalis, Cotoneaster nebrodensis, Juniperus communis, Allium pulchellum, Bromus erectus, Festuca gr. *ovina, Galium pumilum, Hypericum montanum, Inula conyza, Laserpitium latifolium, Melampyrum cristatum, Origanum vulgare, Silene nutans, Stachys recta, Saponaria ocymoïdes, Sanguisorba minor* et *Thuidium abietinum.*

Réciproquement la tillaie s'en différencie par des mésophiles des Fraxino-Fagetea comme:

Ulmus scabra, Sambucus nigra, Dryopteris filix-mas, Galium odoratum, Asarum, Viola reichenbachiana, Brachythecium rutabulum, Eurhynchium striatum, Hylocomium brevirostre, Mnium rostratum, Neckera crispa et *Thamnium.*

Comparaison avec la frênaie des lapiés

Le Galio-Fraxinetum (Gigon 1980, publié sous le nom de Geranio-Fraxinetum par Richard 1983) est le groupement le plus voisin. Il végète sur des lapiés apparemment semblables à ceux de la tillaie, si bien que les facteurs discriminants ne sont pas évidents. Il existe toutefois des différentielles qui suggèrent une différence écologique. Pour obtenir la composition floristique de la frênaie, il faut substituer *Fraxinus* à *Tilia* dans la tabelle de la tillaie, y ajouter un bon lot de nitrophiles mésophiles:

Alliaria officinalis, Cardamine hirsuta, Chaerophyllum temulum, Geum urbanum, Chelidonium majus, Stellaria media, Lapsana communis et *Veronica hederifolia,*

et y enlever quelques xérophiles comme *Sorbus aria, Cotoneaster integerrima, Antheric um ramosum* et *Convallaria majalis.* Voilà qui indique clairement une différence trophique entre les deux groupements. Leur coexistence dans quelques massifs peu exploités comme le Bois de Moiry (VD), Tillérie (VD, Eclépens) et Champ Monsieur (Neuchâtel) indique qu'il s'agit probablement de deux biotopes naturels légèrement différents.

Accessoirement, les relevés de Gigon comptent plus de pionnières xéro-héliophiles que nos relevés de tillaies, mais c'est vraisemblablement dû à la manière de délimiter la station. On fera aisément abstraction de cet artefact en pensant à la structure clairiérée des forêts karstiques et en se référant au travail de Richard (1983) sur les ourlets à *Geranium lucidum* de la frênaie et de la tillaie des lapiés.

Syntaxonomie

Problèmes et méthode

Où placer la tillaie des lapiés dans la synsystématique pour traduire le plus fidèlement ses ressemblances et différences écologiques? Quelles espèces légitiment de la rattacher aux tillaies? Et tout d'abord quelles sont les espèces préférentielles des tillaies? Et même existe-t-il un groupe d'espèces original commun aux diverses tillaies et justifiant de les regrouper? Les opinions et les propositions syntaxonomiques sont diverses et rendent utile de réunir ici quelques arguments.

Pour évaluer des ressemblances floristiques globales entre des groupements que l'on n'a pas l'occasion de comparer soi-même sur le terrain, l'analyse factorielle des correspondances nous paraît adéquate. Nous l'avons appliquées non à des relevés, mais

aux colonnes de constances qui résument des tabelles d'associations. La constance des espèces a été codée comme suit:

fréquence en %	classe de constance	code pour AFC
1 – 10	+ / r	1
11 – 20	I	2
21 – 40	II	3
41 – 60	III	5
61 – 80	IV	7
81 – 100	V	9

Une ressemblance floristique globale entre les tillaies

Considérons les groupements qui par leur couvert arborescent pourraient être appelés «forêts de tilleuls»:

- les tilleuls y sont constants (a priori indifféremment *Tilia cordata* ou *T. platyphyllos*)
- ils y sont dominants ou au moins aussi abondants que toute autre essence (pour autant que les tabelles permettent d'en juger)
- *Carpinus* et *Quercus* sont peu abondants, et *Carpinus* peu fréquent, sinon on a probablement affaire à une forme des Querco-Carpinetalia
- *Fagus* régresse de même
- *Acer pseudoplatanus* et *Ulmus scabra* régressent aussi, sans quoi on peut penser à une érablière
- *Fraxinus* sera accepté codominant, car on connaît sa grande amplitude écologique.

Les groupements qui répondent à ces exigences seront figurés par un carré dans les projections AFC (figure 2) et nous les appellerons «tillaies» par hypothèse. Est-ce que de telles forêts présentent une ressemblance floristique notable qui les distingue des autre forêts de feuillus?

Dans l'AFC la plus générale (figure 2 A), la composition floristique globale de ces tillaies les regroupe entre Lunario-Acerion et Buxo-Quercion, séparées de ces deux catégories. Leur centre de gravité est aussi distinct de celui des chênaies mixtes retenues pour ce test, mais il y a contact intime entre les tillaies à *Tilia platyphyllos* et les charmaies calcicoles riches en essences anémochores (Aceri-Carpinetum et groupements analogues comme le Galio-Carpinetum primuletosum veris): ces deux groupes ne se séparent guère que sur l'axe 4 de cette AFC, et encore incomplètement.

Une AFC restreinte aux tillaies à *Tilia platyphyllos* et aux chênaies mixtes (figure 2 B) sépare néanmoins tillaies calcicoles et charmaies calcicoles par la combinaison des deux premiers axes déjà. Le comportement exceptionnel du Cynancho-Tilietum (tillaie No. 8) n'altère pas cette séparation, car cette tillaie très originale s'isole complètement sur les axes 5 et 6 de l'AFC: elle est aussi différente des autres tillaies à *Tilia platyphyllos* que des chênaies mixtes (voir ci-dessous). La tillaie des lapiés reste dans la zone de contact syntaxonomique, bien que l'axe factoriel 3 la sépare du «Querco-Carpinetum» de Schwickerath (tillaie No. 14 et charmaie No. 5).

Il semble donc bien exister une série de groupements végétaux dominés par les tilleuls et dont la composition floristique soit originale, interpolée entre forêts de ravins montagnardes et chênaies subméditerranéennes, et distincte des chênaies mixtes même les plus spécialisées (calcicoles riches en anémochores).

Un groupe d'espèces diagnostiques

Peut-on trouver des espèces qui manifestent une préférence pour ces tillaies, au moins au Nord des Alpes?

Parmi les espèces proposées provisoirement par Moor (1976) pour son Tilion, nous avons considéré celles qui étaient effectivement superposées au domaine des tillaies dans les AFC (2A et 2B), et avons suivi leur distribution dans les principales forêts feuillues médioeuropéennes (Hartmann et Jahn 1967, Moor 1952, 1975, Oberdorfer 1983, en particulier):

- *Tilia cordata* est très fréquent dans les Querco-Carpinetalia d'Europe orientale (Neuhäusl et al. 1968). Il est donc exclu de le considérer comme caractéristique des tillaies.
- *Tilia platyphyllos* accompagne de nombreuses autres forêts de feuillus, mais il s'agit toujours de groupements spécialisés sur sols squelettiques, donc manifestant plus faiblement la même tendance que les tillaies. On peut donc le considérer comme le pilier des tillaies, comme le propose Moor (1976) dans le terme de Tilion platyphylli.
- *Acer platanoides* a une distribution similaire mais ne présente pas une constance ni une dominance nettement supérieures dans les tillaies. Il est probablement seulement une compagne des forêts thermophiles sur sols squelettiques.
- *Clematis vitalba* différencies les tillaies des érablières montagnardes, des hêtraies, des chênaies mixtes et des chênaies subméditerranéennes, mais elle végète tout aussi bien dans les manteaux des forêts riveraines (Moor 1958).
- *Tamus communis* se comporte comme *Clematis,* mais il est moins répandu dans les zones riveraines.
- *Staphylea pinnata* est une compagne sporadique des forêts thermophiles plutôt xérophiles (Buxo-Quercion, Cephalanthero-Fagion et tillaies).
- *Evonymus latifolius,* rare au nord des Alpes, semble préférer les forêts colluviales (tillaies et Taxo-Fagetum), mais sa préférence pour les tillaies demanderait encore à être étudiée.
- *Cyclamen purpurascens,* sporadique, semble bien associé aux forêts de tilleuls, et c'est une espèce forestière.
- *Viola alba* et *V. collina* sont pratiquement absentes des relevés forestiers, peut-être par erreur, mais du moins on ne peut pas leur reconnaître actuellement de préférence pour un groupement forestier.
- il en va de même pour *Viola scotophylla,* rare au nord des Alpes, qui n'apparaît que dans quelques relevés de Trepp (1947).
- *Viola mirabilis* apparaît dans de nombreuses autres forêts plutôt xérothermophiles à sols squelettiques des Cephalanthero-Fagion, Querco-Carpinetalia et Buxo-Quercion. Sa préférence pour les pentes colluviales ne semble pas évidente en Europe centrale, où l'espèce est fréquente. Par contre elle est si évidente au pied du Jura central, où l'espèce est rare, que nous proposons de la considérer comme préférentielle des tillaies, en sachant que son pouvoir diagnostique est sans doute faible (cf. Kissling 1983, chap. 15.3.1).
- *Salvia glutinosa* préfère les forêts colluviales, mais ce sont autant des érablières que des tillaies.
- *Asperula taurina* occupe au nord des Alpes les tillaies décrites par Trepp (1947) et l'Ulmo-Aceretum (Moor 1975), mais elle a une distribution plus large au sud des Alpes (Antonietti 1968, Horvat et al. 1974), si bien qu'on ne peut pas lui attribuer de forte préférence pour les tillaies.

- *Vincetoxicum hirundinarium* est largement répandu dans les forêts xérophiles à sols squelettiques, sans préférence pour les tillaies.
- *Campanula rapunculoides,* héliophile du *Geranion sanguinei,* accompagne de nombreuses autres forêts xérophiles à sols squelettiques des Fagetalia et Querco-Carpinetalia, mais elle y apparaît en général avec *Tilia platyphyllos, Acer platanoides, Ulmus campestris, Clematis vitalba, Tamus communis, Viola mirabilis* ou d'autres espèces thermophiles des forêts de ravins, et de plus dans des sous-Associations colluviales: voyez Dictamno-Quercetum caricetosum digitatae et Coronillo-Quercetum am Isteiner Klotz (Förster 1979), Carici-Fagetum anthericetosum, Galio-Carpinetum aconitetosum et primuletosum veris (Künne 1969), Primulae veris-Carpinetum (Neuhäusl et al. 1968), Querco-Carpinetum pannonicum corydaletosum (Csapody 1968), Carici-Fagetum primuletosum veris (Moor 1972), Aceri-Carpinetum tametosum, Coronillo-Quercetum tametosum et Tilio-Quercetum (Kissling 1983). Nous proposons donc de la considérer comme une différentielle préférentielle des tillaies, avec un pouvoir diagnostique du même ordre que celui de *Viola mirabilis.*

Il reste néanmoins un petit groupe d'espèces qui légitiment à notre avis, jointes à la ressemblance floristique globale, de définir un syntaxon des tillaies. Ce sont:

– *Cyclamen purpurascens*	caractéristique
– *Tilia platyphyllos*	
Viola mirabilis	préférentielles
– *Campanula rapunculoides*	différentielle préférentielle
– *Tamus communis*	
Clematis vitalba	différentielles des tillaies et des Alno-Fraxinetalia.

Un centre de gravité mésophile

Dans les tillaies jurassiennes, les espèces mésophiles de forêts médioeuropéennes (groupes 3, 7, 10) sont mieux représentées que les xérothermophiles des chênaies subméditerranéennes (groupes 4, 11). Il en est de même pour les autres tillaies (fig. 2A). Le centre de gravité des tillaies est donc bien dans les Fraxino-Fagetea (Moor 1978). Il en occupe une aile thermophile, où les différentielles des Quercetea pubescentis pénètrent régulièrement.

La diversité des tillaies

Une AFC consacrée à la majorité des tillaies publiées permet de proposer l'esquisse syntaxonomique suivante (fig. 2C):

- six tillaies à *Tilia cordata* et *platyphyllos* du nord des Alpes (1–6) forment un groupe solide sur les axes 1, 2, 3 et 4. C'est le Tilieto-Asperuletum taurinae (Trepp 1947).
- une tillaie à *Tilia cordata* des Grisons (7) s'isole par sa flore acidophile et xérophile sur les axes 2 et 4, mais reste de prime abord du «côté» des tillaies à *T. cordata,* ce qui va dans le sens de la dichotomie proposée par Hartmann et Jahn (1967) entre les tillaies à *T. platyphyllos* seul et celles où pénètre aussi *T. cordata.*
- le Luzulo niveae-Tilietum cordatae (Heiselmayer 1979), omis dans notre analyse, diffère encore de ces deux tillaies à *Tilia cordata* par une flore acidophile, mésophile et montagnarde.
- parmi les tillaies à *Tilia platyphyllos,* le Cynancho-Tilietum (8) s'isole d'emblée par sa flore acidophile, mésophile, nitrophile et montagnarde.

- dans le Seslerio-Tilietum xérophile de Bourgogne (9, fig. 2A, non repris dans cette analyse), la flore xérothermophile des séries des Quercetea pubescentis domine légèrement la flore mésophile des Fraxino-Fagetea, et place ce groupement à la limite synsystématique entre les deux Classes. Toutefois la dominance de *Tilia platyphyllos* et de *Fraxinus excelsior* et la faible couverture des chênes permettent de placer ce groupement original dans les tillaies, à leur aile xérophile, comme le propose l'auteur (Rameau 1974).
- il reste la majorité des tillaies à *Tilia platyphyllos* des éboulis calcaires médioeuropéens (10–24). Tous ces groupements formet un nuage lâche mais cohérent sur les axes factoriels 1 et 2, encore distinct du Tilieto-Asperuletum taurinae sur les axes 3 et 4. Cet ensemble est certes tentaculaire et groupe des unités décrites sous trois noms d'Associations: Aceri-Tilietum, Vincetoxico-Tilietum et Asperulo odoratae-Tilietum. Sa diversité interne ne nous semble pas justifier pour l'instant la distinction de trois Associations, au vu d'une AFC limitée à ces groupements (non reproduite). Elle est cependant réelle et devrait être réétudiée de manière synthétique, en particulier par rapport à la granulométrie de l'éboulis. Il est pour l'instant suffisant de reprendre la proposition de Hartmann et Jahn (1967) d'un Aceri-Tilietum platyphylli qui correspondrait à tout cet ensemble, et d'y distinguer des sous-Associations.

La diversité des tillaies est ainsi assez grande pour justifier d'en faire une Alliance, comme l'a proposé Moor (1976, 1977, 1978), et sous le nom proposé par cet auteur de Tilion platyphylli.

Position synsystématique de la tillaie des lapiés

La tillaie des lapiés jurassiens se rattache au Tilion par l'exubérance de *Tilia platyphyllos,* la dominance des essences anémochores, l'apparition de *Cyclamen purpurascens* et *Campanula rapunculoides* (groupe 9), et la régression des espèces des Fagetalia, Querco-Carpinetalia et Lunario-Acerion, ainsi que par son biotope très spécialisé.

Elle est au contact synsystématique et écologique des charmaies calcicoles (voir ci-dessus et fig. 2B), mais c'est elle qui est le pôle de la flore karstique, et non les charmaies calcicoles. Il est donc plus légitime de dire que les charmaies calcicoles sont voisines de la tillaie que la réciproque. Il n'y a donc pas là d'obstacle à son rattachement au Tilion. Il est clair néanmoins qu'il lui manque quelques espèces diagnostiques fréquentes des tillaies, celles qui sont indicatrices de terre fine et sont par conséquent limitées aux éboulis (groupe 6).

Elle s'intègre ensuite dans l'Aceri-Tilietum platyphylli par la présence exclusive de *Tilia platyphyllos* et la composition floristique globale (AFC des tillaies, axes 1,2 et 4, fig. 2C: No. 14). Elle en est une sous-Association des lapiés et éventuellement gros blocs stables, distincte des formes colluviales par les différentielles des groupes 1–5.

Deux de ces différentielles mériteraient de donner nom:

- *Polygonum dumetorum,* dans l'adret jurassien exclusivement liée aux lapiés, absente de toutes les autres tillaies décrites, et symbolisant la tendance nitrophile par accumulation d'humus, mais peu constante, peu abondante et chétive.
- *Polypodium* gr. *vulgare* et *interjectum,* lui aussi lié aux lentilles d'humus du karst sur l'adret jurassien, absent des autres tillaies à *Tilia platyphyllos,* symbolisant les tendances humicole, xérophile et subméditerranéenne du groupement, et relativement constant et abondant. C'était d'ailleurs l'idée de J.-L. Richard lorsqu'il a noté «Polypodio-Tilietum» au coin de son relevé de Tüscherz (r. 19).

La *tillaie des lapiés (Karren-Lindenmischwald)* peut donc s'appeler pour l'instant *Aceri-Tilietum platyphylli* Hart. & Jahn *polypodietosum.*

Discussion

Diverses conclusions restent susceptibles de critique, d'amendement ou de recherches complémentaires dans les directions suivantes au moins:

- La distinction floristique et surtout écologique avec la frênaie des lapiés doit être réétudiée, de même que toute la syntaxonomie de cette frênaie.
- La confrontation du Tilion et des Fagetalia s. str. (sensu Moor 1976) ne nous a pas préoccupé, mais elle devra aussi être discutée.
- Les rapports écologiques et syntaxonomiques entre Tilion et Lunario-Acerion devraient aussi être éclaircis par des travaux plus synthétiques, comme par exemple celui en cours sur les forêts de ravins des Préalpes (Clot, Institut de Botanique, Université de Lausanne). Il reste à montrer en particulier si le Tilion est bien simplement le vicariant collinéen du Lunario-Acerion montagnard, comme nous l'avons admis pour l'instant (Kissling 1984).
- Les arguments tirés de l'AFC générale (figure 2 A) valent ce que vaut le référentiel des groupements choisis pour illustrer les Alliances voisines des tillaies: l'échantillonnage est très représentatif pour les charmaies calcicoles, aile des Querco-Carpinetalia du côté des Lunario-Acerion et Tilion, mais il est faible pour les autres Alliances.
- L'Aceri-Tilietum platyphylli, Association centrale et majoritaire de l'Alliance, devrait être réétudié non plus par régions, mais dans toute son aire, pour distinguer les variations écologiques des variations purement phytogéographiques.
- La composition floristique de la tillaie des lapiés est très semblable tout au long de l'adret du Jura central, mais nous ignorons la répartition, donc la variation phytogéographique du groupement. Ceci nous amène à la note annexe suivante.

Note annexe sur le comportement de *Tilia platyphyllos* dans le karst des Alpes-Maritimes

Dans l'idée de suivre la variation des tillaies des lapiés le long de l'arc alpin, nous avons débuté par une prospection dans les Alpes-Maritimes. Notre profonde reconnaissance va au Dr. Robert Salanon, de Nice: il nous a introduit avec une compétence enthousiaste qui n'a d'égale que son hospitalité chaleureuse. Puisque désormais nos préoccupations nous entraîneront ailleurs et que d'autre part il n'existe probablement pas de vrais peuplements de tilleuls sur les lapiés de cette région, il nous semble judicieux de condenser ici les observations qui éclairent l'étude précédente.

De l'expérience de R. Salanon, *T. platyphyllos* est quasi limité au secteur karstique de l'étage supraméditerranéen, dans les Alpes-Maritimes. Cet étage du Buxo-Quercion, qui voit apparaître à son sommet le Cephalanthero-Fagion sur quelques ubacs, est le plus homologue de l'étage collinéen médioeuropéen. *T. platyphyllos* est rare même dans ce secteur. Il occupe trois biotopes extrêmes du relief karstique, ce qui renforce la thèse d'un Tilion platyphylli, Alliance du karst collinéen:

1. Les éboulis. Il y montre la plus grande exubérance pour la région. Dans le vallon de la Cagne (Coursegoules, 900 m), en compagnie de *Ostrya, Corylus* et *Fraxinus excelsior,* il est codominant avec *Acer opalus* et *Quercus pubescens* s. l., il atteint 15 mètres de hauteur et des diamètres de plus de 70 centimètres. L'éboulis est bien le biotope spontané optimal de l'essence dans une large aire.

2. Les gouffres. Peu abondant et d'une stature médiocre (10 m au maximum), le tilleul est agrippé aux bords et aux flancs du gouffre, où il forme avec *Corylus* et *Evonymus latifolius* des enclaves de végétation très mésophile qui tranchent étonnamment dans les lapiez environnants. Nous ne l'avons trouvé que dans deux des superbes gouffres du plateau de Caussols, et il ne vit pas dans les gouffres du plateau homologue de Canaux.

3. Les lapiés boisés. *Tilia platyphyllos* ne s'y trouve en général que comme hôte sporadique du Buxo-Quercetum, où il ne dépasse pas 5 à 6 mètres de hauteur. Par contre ces chênaies de lapiés présentent constamment un cortège d'humicoles nitrophiles ou calcifuges et de mésophiles qui rappellent clairement les groupes d'espèces karstiques du Jura central (groupes 1–3):

- *Sedum reflexum* et *dasyphyllum, Polypodium interjectum, Asplenium adiantum-nigrum, Ceterach officinarum, Dicranum scoparium* et *undulatum,*
- *Geranium purpureum, robertianum* et *lucidum, Galium aparine, Taraxacum erythrospermum, Ornithogalum umbellatum,*
- *Arum maculatum, Scilla italica, Asplenium trichomanes, Cystopteris fragilis, Neckera crispa, Plagiochila asplenioides,*

sans compter *Acer opalus, Tamus* et *Clematis vitalba,* qui accentuent cette tendance au Tilion. Tel est le cas de tous les lapiés que nous avons visités:

- Saint-Vallier – La Treille, 715 m: un tilleul arbustif.
  – le Lautéron, plusieurs bancs sur la route de Cabris, entre 720 m et 780 m: pas de tilleuls.
- Escragnolles, Forêt de Briasq, 1150 m, grands lapiés de la croupe sommitale: pas de tilleuls.
- La Doire, Massif de La Doire, 1200 m: quelques tilleuls disséminés, *Tilia platyphyllos* surtout, mais aussi *T. cordata.*
- route de Andon à Saint-Vallier, à l'est du Vallon de Cabeiret, 1120 m: sans tilleuls.
- Canaux – ouest du Vallon de Nans, 1090 et 1100 m, deux lapiés sans tilleuls.
  – Lou Gros Adrech, vastes chênaies sur lapiés, 1120 m: un *Tilia platyphyllos* arbustif au voisinage d'un gouffre.
- Caussols, Ravin du Logis Neuf, route de Saint-Vallier, 1070 m: quelques *Tilia platyphyllos* de moins de 5 m.

Sur deux lapiés dénudés en zone de Buxo-Quercetum, nous avons trouvé quelques tilleuls seuls avec *Acer opalus,* et avec *Geranium lucidum, Clematis vitalba* et *Dryopteris filix-mas:* La Doire et Caussols. Mais il n'y avait pas matière à parler d'une tillaie.

En conclusion, à défaut d'une tillaie de lapiés, on peut trouver son cortège floristique typique du karst dans une large aire. Ceci nous conforte dans l'idée que les forêts de lapiés seraient un bon matériel pour distinguer variations phytogéographiques de variations écologiques: le type de biotope est facile à cerner et à identifier, et on y trouve des groupements qui par leurs essences se rattachent à la plupart des Alliances forestières classiques.

Merci à mon maître et ami Jean-Louis Richard d'avoir si volontiers mis ses relevés à la disposition de cette étude, et à Patricia Geissler d'avoir bien voulu contrôler mes déterminations de bryophytes.

Aceri-Tilietum platyphyllis

Fraxino-Fagetea, Tilion platyphyllis — adret du Jura central

Sous-Association	la piez: polypodietosum	blocs éboulis
Numéro du relevé	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19	20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39
Structure		
Hauteur maximale des arbres (m)	15 15 15 20 16 ... 16 17 25 22 20 20 20 20 22 22 ...	... 35 15 15 ... 14 19 18 16 17 15 15 20 16 16 15 ... 17
Couverture arborescente	95 95 90 90 80 80 90 90 90 90 90 90 90 90 90 90 90 90	60 60 70 60 60 80 80 80 80 90 80 80 80 80 80 80 80 80 80
des arbustive	30 7 35 40 30 90 25 50 35 60 40 15 30 20 40 20 10 20 15	20 20 50 15 15 35 35 60 70 30 30 10 7 40 40 20 2 10
strates herbacée	70 40 90 25 70 70 70 40 80 30 25 70 60 30 30 30 30 30	2 40 70 25 70 30 50 60 40 20 50 60 20 50 60 30 50 70
(%) muscinale	25 60 30 40 20 50 ... 30 50 40 70 30 70 40 60 40 70 70 ...	40 40 40 40 ... 60 2 3 15 15 30 15 15 40 40 3 7 5 ... 0
Espèces arborescentes		
Tilia platyphyllos Y	3 4 4 4 3 4 4 4 4 3 4 4 5 4 4 4 3 4 4	3 3 4 4 3 3 3 4 2 4 3 3 2 3 4 5 4 4 4 4 4
X	. 4 4 . . . . . 4 + + 4 4	+ + + + 4 4 4 . . . . . 4 4 4 4 . . . . +
h	15 17 15 15 21 15 . . . 20 20 30 20 . 25 25 20 25 25	. . . . . 15 15 . 14 9 11 . . 15 15 20 15 17 15
Jr	20 20 20 20 20 25 . . . 40 . . . 35 14 . . . 50 35 35 40 40	. . . . . 40 . . 30 40 8 10 . . 40 20 30 22 30 20
Fraxinus excelsior Y	2 2 2 2 2 3 . 2 2 . 3 2 + . . 1 . 3 3 2 1	2 + . + 2 2 2 4 2 2 2 3 . 3 . . + IV+3
X	2 . . + ... + r r . . . . 1 + . 2 +	. + + . + 2 2 . . . . . + 2 + + r 3 IV+3
h	9 10 15 6 20 . . . 17 . . . 20 15 . . . 20 25	. . . . . 14 10 8 10 . . 17 15 . . . .
Jr	12 10 11 . 25 . . . 41 30 30 . . . 15 30 . . .	. . . . . 25 15 8 10 . . 12 10 . . . .
Acer opalus Y	1 2 2 . . . 2 + 2 . 2 2 4 2 . 1 1 2 4 1 2 .	2 2 1 2 1 3 4 . 3 4 1 3 4 3 2 . . . . . 2 + IV+2
X	1 . . . . . + ... + ...	2 2 + 2 + 2 + ... + . . + ... + IV+2
h	12 12 . . . . . 11 . 15 15 . 14 . 12 11 12 . .	. . . . . 8 11 7 . 7 . . . . .
Jr	21 12 . . . . . 35 . 30 12 . 14 . 25 12 20 . .	. . . . . 20 10 8 . 5 . . . . .
Quercus gr. robur – petraea – pubescens Y	2 . . . 1 1 + . . . 1 + . + + 2 . . .	. + + + 2 + 2 . 2 2 3 3 3 4 . 1 2 2 . + V+3
X	. 2 . . 2 . . . . . + . . 2 + . . .	. 2 . + . 2 + ... + ... ++
h	6 . . 15 15 . 7 . . 20 . . 15 17 . . .	. . . 7 15 15 . 10 14 . 15 15 . . .
Sorbus aria Y	2 2 2 . 2 . + 2 + 2 2	2 + 1 + . 2 . . . . 2 2 . . . 2 2 2 + . . + IV+1
X	. + . 1 . 2 + ... + + + + + . .	1 . + . . . 2 + ... 1 + r . . . . . + III+1
h	7 9 3 . 10 . 7 . 15 14	. . . . . 10 6 6 . . . 9 7 10 15 9 . . . . .
Acer campestre Y	2 2 . 1 . 2 2 . . . . . 2 . . . . +	. . + ... 2 2 2 2 2 1 1 2 . 2 2 1 . IV+3
X	1 + + + 2 . + + . 1 . + . + . 1 . . .	. . . + + 2 2 . . . . . 2 . 1 . . 2 . 1 + III+2
h	6 5 9 . 9 . . . . . 6 . . . . 6 . . .	. . . 6 7 7 8 . . . . . 9 9 14 . . . . .
Fagus silvatica Y	. . . . . + ... + ...	. . + ... 2 1 2 2 2 1 1 . . 1 . + . IV+2
X	. . . . . + ... + ...	. . . . . 2 . . . . . + + ... ++
h	. . . . . 20	. . . . . 14 17 8 . . 12 15 . . . 20 . . . . .
Ulmus scabra Y	1 2 . 2 2 . . . . . 1 . . . 2 2 . . .	. . . . . 1 . 1 1 1 2 . 2 . . . . . 2 2 . . .
X	. + ... + ... + ...	. . . + r . . . . . + ... + ...
h	6 . 6 . 10	. . . . . 8 9 6 . 7 . . . . . 8 . . . . .
Acer platanoïdes Y	2 2 . . . . . 1 . . . . . + + . . .	. . + . . 1 . . . . . 2 . . . . . + ... II+2
X	. . . . .	. . + ... + ... + ... +
Sorbus torminalis Y	. . . . . + ... + +	. . . . . 1 + ... + 2 1 + ...
h	. . . . .	. . . . . 6 . . . . . 10 . . . . .
Prunus avium Y	. . . . .	. . . . . 2 2 1 . 2 . . . . .
X	. . + ... + ... + ...	. . . . . + ...
h	. . . . .	. . . . . 7 4 8 . . . . .
Taxus baccata Y	. . . . . 2 2 . . . . . + +	. . . . . 2 2 . 2 . . . . . 2 2 . . . . .
X	. . . . .	. 2 . . . . . + ...
h	. . . . . 9	8 6 . . . . . 7 . . . . .
Abies alba Y	. . . . . 2 2 2	. . . . . + 2 . . . . .
X	. . . . . + . + + + ...	. . . + + ... r . + r
Acer pseudoplatanus Y	. 2 . . . . . 2 2 +	+ . . . . .
X	. . . . .	. . . . . + ...
Carpinus betulus X	1 1	. . . . .
Sous-Associations		
1 Hylocomium splendens	3 4 r r . 1 + + . 2 + . . . + 1 2 . . .	. . . . . r . . . + r
Polygonatum vulgare+pitnyrdum	1 + . . 1 1 2 + 1 . 1 + + r + r . 1 + +	. + + . – . . . . .
Dicranum scoparium	+ + . r . 1 . 1 . . 1 . . + + + . . .	. . . . . + + ...
Teucrium scorodonia	+ + . . + 1 + . . 1 + . . + ...	. . . . .
Sanicula leleppium maximum	r r . + . 2 1 1 + . 2 . . . . r + . + .	. . . . .
Anthriscus cartipendula	. . . . .	. . . . .
Scleropodium purum	. . r . . . r . . . . . 1 . r . . .	. . . . .
Asplenium adiantum-nigrum	. . . . . + ... +	. . . . .
Carex muricata	. . . + . . + ... r + .	. . . . . + ...
Festuca heterophylla	. . . r	. . . . .
Sedum reflexum	. . . . .	. . . . .
Dicranum undulatum	. . . + . . . r	. . . . .
Rhytidium tenuinervum	. r . . . . . r	. . . . .
Pleurozium schreberi	. . . . .	. . . . .
2 Mercurialis tomentosa	2 1 . 1 1 . + r . + . + + + 1 + . + .	. . . . . + + ...
Polygonatum multiflorum	+ + r . + . 1 2 . . . r + . . 1 + .	. . . . .
Sedum album	. + . + . + ... + ...	. . . . .
Galeopsis tetrahit	. . . . . + + . r . r + + + . . .	. r . . . r . . . . . r . . + r
Taraxacum officinale	. r . . r . r . . + ... 2 2 .	. . . . .
Geranium lucidum	. r . . . . . r . . . . . r 1 1 .	. . . . .
Chaerophyllum temulum	. . . . .	. . . . .
Geum urbanum	. . . . .	. . . . .
3 Asplenium trichomanes	+ + + + + + + + + + + + + + + + + +	. . . . .
Milium undulatum	2 2 3 2 3 + . 1 . 1 . . + . 2 2 1 . .	. . . . . r . . . . . + r
Polypodium vulgare	1 + + + + r . + . + ... 1 1 1 . .	. . . . .
Dryopteris filix-mas	+ r + . . + + . + . . r . . r + . +	. . . . . + ... + +
Equisetum cristatum	. r + . . r . . r . . . . + 1 + . .	. . . . .
Thamnium alopecurum	+ . + . r . . r . . . . . + 1 . .	. . . . .
Cirriphyllum Vaucheri	. . + . . . r . + . . + ...	. . . . .
Cirriphyllum crassinervium	+ . r . . . r . + ...	. . . . .
Eurhynchium striatum	. . 1 . . . . + . . . + + + . . .	. . . . . + ... ++
Hylocomium brevirostre	. . 2 r . . . + . . . + + + . . .	. . . . .
Trisum trichatum	. r	. . . . .
Rhytidium asiatellum	+ r . . . . . + . +	. . . . .
Dryhiz solepedunum	. . . . .	. . . . .
Calliphovis Fragilis	. . . . . + . . . r	. . . . .
4 Trisum pinnatum	. . . . . r r . . . . . + . . .	. . . . .
Berberis vulgaris	r . . r . 1 . + r . . + r	. . + + + 1 . . . . .
Arabis turrita	. . . + . . . + . . . + + + . . .	. . . + ...
Sedum album	. . + . + ... 1 . . r . . .	. . . . .
Cinogodium vulgare	. . r . . . . . r . . + ...	. . . . .
Rhodobryum roseum	. . r r . . . . . + . . + . . .	. . . . .
Rhytidium rugosum	. . r . r . . . . . r	. . . . .
Viola canina	. . r . . r . . . . . r	. . . . .
Asplenium ruta-muraria	. . . . .	. . . . .
Geranium sanguineum	. . . r + ...	. . . . .
5 Rosa pendulina	r + . . . + . + . + . . + ...	. . + . + ...
Moehringia muscosa	. . . 2 1 + r . 1 + 1 . 1 1 . . .	. . . . .
6 Tamus communis	. . . . .	. . . . . + + + ... + +	2 r + + 1 + . . . r +	IV+2
Viola mirabilis	. . . . .	. . . . . + r 1 1 1 1 1 . r . 1 +	IV+2
7 Clematis vitalba	. . . . .	. . . . . + ... 1 2 2 . + + + ...	III+2
Lamastrum montanum	. . . . . r . . . . . + r	. . . . . r r 2 1 1 1 + r . . 1 + 1	IV+2
Euphorbia dulcis	. . . . .	. . . . . + ... r r . r r + . . . + +	IV+2
Brachypodium silvaticum	. . . . . 1 . . . . . + 1	. . . . . + ... r	III+2
8 Pulmonaria spicatum	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Lathyrus vernus	. . . . . r . . . . . + .	r + + + + + + + + + + + + ...	r + + r 1 + r r r 1 1 + ...	IV+2
Primula vulgaris	. + ...	. . . . . + ... + +	+ + 1 1 1 + ...	IV+2
Sorbus torminalis Y,V	. . . . . + ... + +	. . . . . + + ... + + ... + r	III+1
Prunus avium Y,V	. + ...	. . . . . + ... + + + . + . r	III+1
Taxus baccata S,V	. . . . . + ... + +	. + ... 2 . + r 2	III+1
Viburnum opulus	. . . . .	. . . . . 1 . . 1 1 . . . 1 1	III+1
Pyrus communis V	. . . . .	. . . . . 1 1 . + + ... r	III+1
Carex flacca	. . . . .	. . . . . + ... 2 . + ... + ...	II+2
Y	. . . . .	. . . . . + ... r + ... + ...	II+1
Galium silvaticum	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Epipactis helleborine	. . . . .	. . . . . r r + ... r r	II+1
Alchea spicata	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Neottia nidus-avis	. . . . .	. . . . . + ... r . r r . r	II+1
Angiopodium polygeraria	. . . . .	. . . . . + ... r + r	II+1
Prenanthes purpurea	. . . . .	. . . . . + + ... r	II+1
Viola sepium	. . . . .	. . . . . + ... + r + ...	II+1
Cardamine heptaphylla	. . . . .	. . . . . + 1 + ... + + ...	II+1
Alliance (voir Tilia plat. et gr. 6)		
9 Campanula rapunculoides	. . . . . r r . . . + . . ++	II+1	. . . . . + . . . + r . . . . . + ...	III+1
Cyclamen purpurascens	. . . . . + 1 + 1	. . . . . ++ . . . . . r +	I+1
Classe (voir gr. 7)		
10 Mercurialis perennis	+ 1 2 + 1 1 1 + 1 3 2 3 2 3 2 1 + 1	V+3	+ 1 + 2 3 2 1 . . . . . + ...	1 3 2 2 2 1 2 1 4 3 2 2 2 1 4	V+4
Polygonatum multiflorum	2 . . . . . + ... + + . .	II+1	. . . . . 1 + 1 . . . . . r . . . . . + ...	III+1
Galium odoratum	. . . . . + 1 + 1 + . . 1 1 . . . 1	II+1	. . . . . + 1 + 1 . . . . . 1 . + ...	III+1
Bromus benekeni	. . . . . + . . . + . + + . 1 + 1	II+1	. . . . . + . 2 . . . . . r + ... + ...	III+1
Asarum europaeum	+ + ...	. . . . .	. . . . . r + 1 . . . . . + + ...	II+1
Viola reichenbachiana	. . . . . + . + . + ... + 2	II+1	. . . . . + ... r	II+1
Anemone nemorosa	. . + ...	. . . . .	. . . . . + ... r . . . . . + + ...	II+1
Compagnes		
11 Cornelia emerus	. . . . . + 2 2 + . + 2 2 + . + 2 2 . 2 .	IV+1	+ + + + + + + ...	. + 2 + 1 + 2 . . . + + + +	IV+1
Melittis melissophyllum	. . r . . + . r . + + + . + . + . +	III+1	+ + + + + + ...	+ . + . r + + + . . + . + .	III+1
Cornus mas	. 2 + + ...	. . . . .	. . . . . + 2	. . . . . 1 2 . . . . . r . 2	II+2
Anthericum ramosum	. . . . . 2 . . . . . + + . . .	II+1	. . . . . + + ...	. . . . .	. . . . .
Helleborus foetidus	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . . r . . . . . r + ...	II+1
Galium mollugo	. . . . . + + + . + + ...	. . . . .	. . . . . + . + + + + ...	. . . . . r . . . . . r + ...	II+1
Polygonatum odoratum	. . . . . 2 . . . + . . . + + . . .	II+1	. . . . . + . 2 + + ...	. . . . . r + ... + ...	II+1
Teucrium chamaedrys	. . . . . + . + 1	II+1	. . . . . + ...	. . . . .	. . . . .
Primula veris columnae	. . . . . + ... + ...	I+1	. . . . . + ...	. . . . . 1 + 1	I+1
Prunus mahaleb	. . . . . 2 . . . + ...	I+1	. . . . .	. . . . .	. . . . .
12 Cotoneaster integerrima	+	. . . . .	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Corylus avellana	+ 1 2 1 2 + + 1 1 1 1 2 1 1 1 + . .	V+2	+ 2 3 2 2 2	3 + + 3 + 5 1 2 + 3 3 2 + 1	V+3
Lonicera xylosteum V,V	+ 1 2 1 1 1 2 1 2 1 2 1 2 1 1 1 1 . .	V+2	+ + + + + + + + + + + + ...	+ + + + + + + + + + + + ...	V+3
Hedera helix V,V	+ . + 1 1 . . + 1 + . . + + + + . .	V+2	+ + + + + + + + + + + + ...	. . . . . + + + + + ...	V+3
4	+ + 1 2 1 . . + . + + + + + + + + +	V+2	+ + + + + + + + + + + + ...	. . . . . + + + + + + + + + + +	V+3
Ribes alpinum	+ + 2 2 3 1 2 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	V+2	+ . . . . . + + + + ...	. . . . . + + + + + + + + + + +	V+3
Ligustrum vulgare	+ . 2 2 2 2 2 2 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	V+2	+ . . . . . + . + + + + ...	. . . . . + + + + ...	V+3
Viburnum lantana	. . . 1 2 + + . . + . + . + + . .	IV+1	+ . . . . . + + + + + ...	. . . . . + + + + + + + + + + +	V+3
Cornus sanguinea	2 2 . r . + 2 2 . 1 . 2	IV+1	. + ... + 2 3 3 2	. . . . . + + + + ...	III+1
Euonymus europaeus	+ . + . 2 . + 2 . . . . . + . . .	III+1	. . . . . + + 2 r + + 2	. . . . . + r	III+1
Rosa arvensis	+ 2 . . . . . r . r . r . . 2 2	III+1	. . . . . + + + 1 2 2 2 2 + . 2 . 1 .	. . . . .	III+1
Crataegus monogyna	. 2 2 2 . . . . . + . + . 1 2 . . .	III+1	. . . . . + + + 1 2 2 2 2 + . 2 . 1 .	. . . . .	III+1
laevigata	+ . 2 . 2 . . . . . + ... 1 1	III+1	. . . . . + 2 . + 1 1	. . . . .	III+1
Rhamnus catharticus	. . . . . + 2 . r . + . + . . .	III+1	. . . . . + + . 2 . . r r	. . . . .	III+1
Rubus sp.	. . . . . 2 . . . . . + ...	II+1	. . . . . + ... r . r	. . . . .	II+1
Sambucus nigra	. 2 . . . . . + . . . + ...	II+1	. . . . . + ...	. . . . . + 1	II+1
Daphne mezereum	. . . . . + ...	I+1	. . . . .	. . . . . r	I+1
13 Carex digitata	+ + . . + + + . + + + + . + + . .	V+1	. + . + . 1 + + 2 2 1 r r r + + . +	V+2	+ + + + + + + + + + + + + + + +	V+2
Hepatica nobilis	+ + r . . + + + + + + + + + + + +	V+1	+ + + + + + + + + + + + + + + +	V+2	+ + + + + + + + + + + + + + + +	V+2
Hypnum mamillatum	r r r . . 1 + + + + + + + + + + +	V+1	r + + + + + + ...	. . . . . + r	III+1
Melica nutans	+ + r + . + + + + + + + + + + + +	V+1	. + . + 2 + ...	2 + . . r . . . . . + + ...	III+1
umbrosa	+ + . . . + + . . + + + + + . . .	IV+1	. . . + 2 + 2	. . . . . + + + 1	III+1
Solidago virgaurea	. . . . . r . . + + . + + ...	III+1	. . . . . + ...	2 + + + + + ... r	III+1
Viola hirta	. . . . . + ... r	II+1	. . . . . + ...	. . . . . r . . . . . + ...	II+1
Convallaria majalis	+ . . . . + + + + + . r + + . . .	III+1	+ + + 2 + + r	. . . . . r . . . . . 2 . . . . . + ...	II+1
Campanula trachelium	r . . . . . + ... + +	II+1	. . . . . + r + + + + ...	. . . . . 2 + ...	II+1
Fragaria vesca	. + r . + 1 + ... + r + 2 .	IV+1	. . . . . + + . + ...	. . . . . + ...	II+1
Neottia nidus-avis	. . . . . + . + + . . . + + . . .	II+1	. . . . .	. . . . . + + + ...	II+1
Veronica chamaedrys	. . . . . + ... r . . . . . + +	II+1	. . . . . + ...	. . . . . + ...	II+1
Milium effusum	. . . . . + ... + + + . . .	II+1	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Glechoma hederaceum	+ + ... + ...	I+1	. . . . .	. . . . . + ... + 1 + ...	I+1
Euonymus europaeus	. . . . . + r . + ...	I+1	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Euphorbia amygdaloides	. . . . . + ... + ...	I+1	. . . . . + ...	. . . . .	. . . . .
Scilla bifolia	. + ...	I+1	. . . . .	. . . . . r . . . . . r	I+1
14 Camptothecium lutescens	3 + + 1 1 + . 1 . 2 + . 1 + + . . .	V+3	. . . . .	. + 1 1 1 1 2 . r 1 1 1	V+3
Anomodon viticulosus	1 + + 1 1 + . + . 1 + . + + + . . .	V+3	. . . . .	. + . . 1	V+3
Ctenidium molluscum	3 3 1 . 3 1 . + . 1 2 . 1 . 1 3 3 . .	V+3	. . . . .	. + r . 1 . + + + . 1	V+3
Mnium cuspidatum	+ 1 1 1 1 . + . + . + . + ...	V+3	. . . . .	. . 1 + ...	V+3
Thuidium recognitum	+ 1 1 1 1 . + . + . + . + ...	V+3	. . . . .	. . + + ...	V+3
Hypnum cupressiforme	2 1 1 + 1 2 . 1 . 1 3 . 1 2 . 1 . .	V+3	. . . . .	. . + + ...	V+3
Eurhynchium myosuroides	+ + r 1 . . . . . + + + ...	IV+3	. . . . .	r . . 1 + . . + ...	IV+3
Madotheca platyphylla	. . . . . + . + . + . + . + . . .	IV+3	. . . . .	+ + 1 . r . + ...	IV+3
Rhytidiadelphus triquetrus	2 1 3 2 . + . + . + . + . . + . .	IV+3	. . . . .	. . . . .	. . . . .
Mnium cuspidatum	+ + r . . . + . + r . + . . 1 . . .	IV+3	. . . . .	. + . . . r	III+3
Brachythecium rutabulum	r + ... + ...	III+3	. . . . .	. + + ...	III+3
Tortella tortuosa	+ . . r . r . + . . + . r . . .	III+3	. . . . .	. . . . .	III+3
Neckera crispa	. . . 2 r . . . . . + ...	II+3	. . . . .	r . . . . . + ...	II+3
Brachythecium glareosum	. . . + ...	I+3	. . . . .	. + + ... + ...	II+3
Situation		
Numéro de référence	R309 R308 R307 R306 R305 R304 R303 R302 R301 R300 R299 R298 R297 R296 R295 R294 R293 R292 R291	R290 R289 R288 R287 R286 R285 R284 R283 R282 R281 R280 R279 R278 R277 R276 R275 R274 R273 R272 R271 R270 R269 R268 R267 R266 R265 R264 R263 R262 R261 R260 R259 R258 R257 R256 R255 R254 R253 R252 R251 R250 R249 R248 R247 R246 R245 R244 R243 R242 R241 R240 R239 R238 R237 R236 R235 R234 R233 R232 R231 R230 R229 R228 R227 R226 R225 R224 R223 R222 R221 R220 R219 R218 R217 R216 R215 R214 R213 R212 R211 R210 R209 R208 R207 R206 R205 R204 R203 R202 R201 R200 R199 R198 R197 R196 R195 R194 R193 R192 R191 R190 R189 R188 R187 R186 R185 R184 R183 R182 R181 R180 R179 R178 R177 R176 R175 R174 R173 R172 R171 R170 R169 R168 R167 R166 R165 R164 R163 R162 R161 R160 R159 R158 R157 R156 R155 R154 R153 R152 R151 R150 R149 R148 R147 R146 R145 R144 R143 R142 R141 R140 R139 R138 R137 R136 R135 R134 R133 R132 R131 R130 R129 R128 R127 R126 R125 R124 R123 R122 R121 R120 R119 R118 R117 R116 R115 R114 R113 R112 R111 R110 R109 R108 R107 R106 R105 R104 R103 R102 R101 R100 R99 R98 R97 R96 R95 R94 R93 R92 R91 R90 R89 R88 R87 R86 R85 R84 R83 R82 R81 R80 R79 R78 R77 R76 R75 R74 R73 R72 R71 R70 R69 R68 R67 R66 R65 R64 R63 R62 R61 R60 R59 R58 R57 R56 R55 R54 R53 R52 R51 R50 R49 R48 R47 R46 R45 R44 R43 R42 R41 R40 R39 R38 R37 R36 R35 R34 R33 R32 R31 R30 R29 R28 R27 R26 R25 R24 R23 R22 R21 R20 R19 R18 R17 R16 R15 R14 R13 R12 R11 R10 R9 R8 R7 R6 R5 R4 R3 R2 R1
date du relevé	5.11.77 5.11.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77	21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77 21.10.77

Résumé

Un groupement à *Tilia platyphyllos* est décrit sur les lapiés collinéens de l'adret jurassien. C'est le pôle de la microhétérogénéité karstique déjà signalée dans d'autres types forestiers. L'analyse factorielle permet de confirmer que les tillaies forment un ensemble floristique-écologique cohérent et assez varié qui peut conserver le rang et le nom de Tilion platyphylli proposés par Moor (1976). La tillaie des lapiés s'intègre dans le grand ensemble assez polymorphe des tillaies calcicoles à *Tilia platyphyllos* groupées par Hartmann et Jahn (1967) sous le nom de *Aceri-Tilietum platyphyllis.* Elle en serait une sous-Association à différentielles humicoles, nitrophiles et saxicoles, sous l'épithète *polypodietosum.*

Bibliographie

Antonietti A. 1968. Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del Cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati. Mem. Inst. svizzero ric. forest. 44: 81–226.
Csapody I. 1968. Eichen-Hainbuchenwälder Ungarns. Feddes Rep. 78: 57–81.
Förster M. 1979. Gesellschaften der xerothermen Eichenmischwälder des deutschen Mittelgebirgsraumes. Phytocoenologia 5: 367–446.
Gigon M. 1980. Carte phytosociologique et groupements végétaux de la chaîne du lac entre Douanne et Alfermée. Trav. dipl. Inst. Bot. Uni. Neuchâtel, 32 pp.
Gounot M. 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson, Paris, 314 pp.
Hartmann F. K. & Jahn G. 1967. Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. Fischer, Stuttgart, 636 pp.
Heiselmayer P. 1979. Die Lindenwälder im Val Bavona (Tessin). Ber. geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, 46: 90–116.
Horvat I., Glavac V. & Ellenberg H. 1974. Vegetation Südosteuropas. Fischer, Stuttgart, 768 pp.
Keller W. 1974. Der Lindenmischwald des Schaffhauser Randens. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 84: 105–122.
– 1975. Querco-Carpinetum calcareum Stamm 1938 redivivum? Schweiz. Z. f. Forstw. 126: 729–749.
Kissling P. 1980. Clef de détermination des chênes médioeuropéens (*Quercus* L.). Bull. Soc. bot. suisse 90: 29–44.
– 1983. Les chênaies du Jura central suisse. Mém. Inst. féd. rech. for. 59: 213–438.
– 1984. Le Mauremont. Cartographie phyto-écologique dans l'étage collinéen jurassien. Mém. Soc. vaud. Sc. nat. 17: 161–226.
Klika J. 1941. Rostlinosociologicka studie krivokltskych lesu. Vestn. kral. čes. Spolec. Nauk, Praha, 1941/3: 1–46.
Künne H. 1969. Laubwaldgesellschaften der Frankenalb. Dissert. Bot. 2, Cramer, Lehre, 190 pp.
Moor M. 1951. Des groupements végétaux forestiers dans le Jura: les associations climaciques et les associations spécialisées. J. for. suisse 102: 634–644.
– 1952. Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. Beitr. geobot. Landesaufn. Schweiz 31, 201 pp.
– 1958. Pflanzengesellschaften Schweizerischer Flußauen. Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 34: 221–364.
– 1960. Waldgesellschaften und ihre zugehörigen Mantelgebüsche am Mückenberg südlich von Aesch (Basel). Bauhinia 1: 211–221.
– 1968. Der Linden-Buchenwald. Vegetatio XVI: 159–191.
– 1972. Versuch einer soziologisch-systematischen Gliederung des Carici-Fagetum. Vegetatio 24: 31–69.
– 1973. Das Corydalido-Aceretum, ein Beitrag zur Systematik der Ahornwälder. Ber. Schweiz. Bot. 83: 106–132.

– 1975. Ahornwälder im Jura und in den Alpen. Phytocoenologia 2: 244–260.
– 1976. Gedanken zur Systematik mitteleuropäischer Laubwälder. Schweiz. Z. f. Forstw. 127: 327–340.
– 1977. Le rôle de l'érable, du frêne, de l'orme et du tilleul dans la systématique des forêts feuillues riches. Doc. phytosoc. N.S. 1: 183–188.
– 1978. Die Klasse der Eschen-Buchenwälder (Fraxino-Fagetea). Phytocoenologia 4: 433–445.
Neuhäusl R. & Neuhäuslova-Novotna Z. 1968. Übersicht der Carpinion-Gesellschaften der Tschechoslowakei. Feddes Repert. 78: 39–56.
Oberdorfer E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Pflanzensoziologie 10, 564 pp.
– 1983. Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Süddeutschland und die angrenzenden Gebiete. Ulmer, Stuttgart, 5. Aufl., 1051 S.
Rameau J.-C. 1974. Essai de synthèse sur les groupements foretiers calcicoles de la Bourbogne et du Sud de la Lorraine. Ann. sci. Uni. Besançon 3e série, 14: 343–530.
– , Royer J. M., Bugnon F. & Brunaud A. 1971. Etude de quelques groupements forestiers submontagnards dans le sud-est du Bassin parisien et la Bourgogne. Bull. sicent. Bourgogne XXVIII: 33–63.
Richard J.-L. 1975. Les groupements végétaux du Clos du Doubs (Jura suisse). Mat. levé géob. Suisse 57, 71 pp.
– 1983. A propos de la sociologie et de la synécologie de *Geranium lucidum* L. dans le Jura suisse. Bull. Soc. neuchâteloise sc. nat. 106: 137–144.
Stöcker G. 1965. Vorarbeit zu einer Vegetationsmonographie des Naturschutzgebietes Bodetal, II. Waldgesellschaften. Wiss. Z. Univ. Halle XIV: 505–561.
Trepp W. 1947. Der Lindenmischwald (Tilieto-Asperuletum taurinae). Beitr. geob. Landesaufn. Schweiz 27, 128 pp.