Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech.

Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 49 (1972)

Artikel: La végétation du bassin de l'One (Pyrénées centrales) : Quatrième

note, Les forêts

Autor: Nègre, R.

Kapitel: II: Le forêts montagnardes

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308381

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: 05.12.2025

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

II. Les forêts montagnardes

L'étage montagnard est, GAUSSEN l'a montré, le domaine du hêtre et du sapin; le premier est seul aux basses altitudes, le second règne en haut des versants; les deux sont mêlés ailleurs. Bien souvent aussi, le chêne élimine le hêtre.

Les sapinières n'appartiennent pas toutes à la même association. Certaines sont constituées par des peuplements purs de sapin avec mousses et fougères abondantes, d'autres par des peuplements mixtes de sapins et de hêtres.

Dans ce cas, ou bien la flore associée est riche et comprend un grand nombre de fougères et beaucoup de mousses, ou bien elle est pauvre sans mousse et sans fougère.

Les peuplements purs de sapin et les forêts mixtes à mousses et fougères appartiennent au *Polysticho-Abietum*, les peuplements mixtes sans mousse et fougère prennent place dans le *Fagetum* dont ils constituent un aspect particulier.

On a vu plus haut que les sapinières à rhododendron entrent pour leur part dans le *Rhododendro-Betuletum*.

II. A. Polysticho-Abietum nov. ass.

(Association à Abies et Polystichum spinulosum)

L'étude des sapinières a fait l'objet surtout dans les Alpes depuis quelques années d'un bon nombre de publications; BARBERO et BONO (1970), tout en faisant le point de la question pour les Alpes maritimes, constatent qu'elles appartiennent là, comme ailleurs, aux deux grandes classes des Querco-Fagetea et des Vaccinio-Piceetea. Les premières occupent surtout les régions montagnardes inférieures, les secondes se déploient au contraire au montagnard supérieur. Bien entendu, cette superposition altitudinale est fréquemment corrigée par l'édaphisme et la situation géographique réglant la pluviométrie et la température hivernale. Entre les divers types reconnus (sapinières du Fagion, de l'Abieto-Piceion, du Rhododendro-Vaccinion) les passages sont fréquents; il n'est pas toujours facile d'attribuer tel peuplement à l'un ou à l'autre. En Pyrénées, les sapinières se comportent de la même manière et le botaniste se trouve confronté aux mêmes difficultés, surtout s'il étudie, comme c'est le cas ici, une région restreinte.

1. Floristique

Sur le plan de la floristique, nos sapinières ne renferment à peu près jamais Festuca gigantea (qui est remplacé, quand il existe, par Bromus asper) et l'épicéa, sauf en quelques points de la forêt de Superbagnères où il a été introduit et se régénère sans trop de difficultés. Mais ce qui les différencie le mieux de tous les types connus, c'est la grande richesse en fougères: Aspidium aculeatum, A. Braunii, A. lobatum, Athyrium Filix-Femina, Blechnum spicant, Dryopteris Linneana, D. Phegopetis, D. Robertiana et les trois Polystichum dilatatum, spinulosum, Filix-Mas. La grande luzule, la scille jacinthe, l'abondance des mésohygrophiles telle Lysimachia nemorum et l'abondance des cinq endémiques Rubus Koeleri, Sonchus Plumieri, Adenostyles pyrenaica, Scrophularia pyrenaica, Valeriana pyrenaica en sont des traits frappants. Il a paru bon de rappeler l'extrême importance des fougères dans le nom même de l'association: Polysticho-Abietum.

Un des traits intéressants de la composition floristique est aussi l'abondance de Galium ovalifolium, vicariant de G. rotundifolium dont il constitue d'ailleurs une sous-espèce. Celui-ci aurait pu permettre de nommer l'association Galio-Abietum, comme l'a proposé RIVAS-MARTINEZ en 1968 (Nègre 1969b, p. 135), après BRAUN-BLANQUET, mais ce binôme ne peut être retenu puisqu'il a déjà été utilisé par WRABER en 1955–1959 pour désigner une association slovène bien différente.

A la liste floristique globale, il convient d'ajouter Scrophularia Scopoli, présente surtout dans les endroits humides, mais qui, rare, est la plupart du temps remplacée par S. pyrenaica, celle-ci figurant seule dans les relevés du tableau 4.

Le gui, très fréquent sur les sapins, ne figure pas sur le tableau, pas plus d'ailleurs que les nombreux lichens épiphytes, parmi lesquels *Usnea barbata* se taille une place prépondérante, mais spécialement dans les peuplements exposés au nord; à terre et sur les vieux troncs vivent souvent *Cladonia coniocrea* et *Parmelia saxatilis* auxquels se joignent plusieurs myxomycètes. La flore mycologique supérieure est variée: on y reviendra plus loin. Outre la soixantaine d'accidentelles et les 8 espèces de mousses, le cortège floristique comprend, comme le montre le tableau 4 (pochette *in fine*), 7 cryptogames vasculaires et 82 espèces de phanérogames présentes plus de trois fois; elles appartiennent à 83 genres et 36 familles, 6 genres étant bispécifiques. Les composées et les rosacées arrivent en tête avec 7 espèces, comme les fougères, suivies des scrofulariacées et des labiées avec 5 espèces.

Le Polysticho-Abietum, ainsi défini, semble se retrouver dans la plus grande partie des Pyrénées luchonnaises; les forêts décrites par Dupias dans le Monde des plantes (1966-1971) semblent bien s'y rapporter, quoique certaines soient sans doute plus «atlantiques». Par contre, les hêtraies-sapinières définies du Pic-du-Midi d'Ossau par Turmel (Nègre 1968, p. 290) s'en éloignent sensiblement: si Oxalis, mercuriale, violette et certaines fougères y sont encore, elles sont dominées par le buis, le noisetier, le lierre et Daphne Laureola, toutes

espèces plus thermophiles et liées aux Querco-Fagetea. Les deux dernières espèces existent, c'est vrai, également dans notre association, mais c'est uniquement dans certains relevés situés sur la partie droite du tableau. Un rapide survol de ce dernier laisse d'ailleurs l'impression que le Polysticho-Abietum est en fait composé de deux ensembles: un, à gauche du tableau, correspondant à la sous-association à Thuidium tamariscifolium et se rapprochant des Vaccinio-Piceetea, l'autre, à droite, contenant, en plus des espèces de cette classe, bon nombre de plantes des Querco-Fagetea et correspondant à trois autres sous-associations. Comme il est possible que ces quatre unités constituent des termes de passage entre les sapinières des deux classes, il a paru préférable de les grouper en un seul ensemble, quitte à les dédoubler ultérieurement lorsque la phytosociologie des Pyrénées sera mieux connue.

1.1 Variations

Outre les quatre sous-associations, le tableau 4 fait ressortir une grande diversité d'aspects: sous l'apparente uniformité de la sapinière mêlée ou non de hêtre se cache en effet une notable variabilité déterminée par les nuances du microclimat et de l'édaphisme.

1.1.1 Sous-associations – Définies comme l'indique le tableau 4, les sous-associations n'ont ni la même richesse floristique, ni la même flore cryptogamique supérieure, ni la même aire minimale.

Le *Polysticho-Abietum quercetosum* est la plus pauvre avec 60 espèces seulement, non comprises les accidentelles, et son aire minimale se situe à 25 m² pour 30 espèces; elle recèle surtout des bolets (*Boletus edulis* à peu près exclusivement).

Le Polysticho-Abietum thuidietosum vient ensuite avec 67 espèces et 36 m² pour 20 espèces; y abondent l'ammanite fausse oronge et l'armillaire, les bolets blafard et mat, Calocera viscosa, les chanterelles brune et jaune, les clavaires blanc et jaune, Clitocybe amethystina et C.cyathiformis, Collybia grammocephala, Cortinarius varius, Hydnum imbricatum et H.repandum, Hypholome fasciculare, les lactaires délicieux et velu, la mycène, les trois russules charbonnière, émétique et de Quelet; mais surtout s'y rencontrent exclusivement Clitocybe baccata et le très rare Boletus purpurascens.

Le *Polysticho-Abietum mnietosum*, avec 77 espèces, possède une aire minimale de 50 m² pour 48 espèces; on y trouve beaucoup d'ammanite panthère et vaginée, peu d'hygrophore, de russule fétide et émétique, quelques bolets satan et rude, le clitopile petite prune; *Phallus impudicus* y est présent, comme dans la variante à sapin de la sous-association suivante.

Enfin le *Polysticho-Abietum fagetosum* à richesse floristique équivalente (78 espèces dans la forme à sapin) situe son aire minimale à 64 m² pour 40 espèces; c'est le groupement le plus riche en champignons comestibles: en particulier

chanterelle, tricholome Saint-Georges et *Boletus edulis*; il est le seul à posséder en outre *Tricholome* et *Vaccinium* dans la variante à sapin.

Alors que beaucoup de champignons paraissent indifférents à la sous-association, certains sont assez inféodés à l'une ou l'autre, et quelques-uns paraissent exclusifs; tel est le cas de Boletus purpurascens lié au Polysticho-Abietum thui-dietosum, des ammanites panthère et vaginée, du bolet scabre au Polysticho-Abietum mnietosum, de Tricholome, Vaccinium et T. Georgii au Polysticho-Abietum fagetosum.

La sous-association à *Thuidium* se reconnaît au premier coup d'œil par la rareté des plantes du sous-bois: sous la haute strate de sapin à peu près pur s'étend l'épais tapis muscinal où codominent *Thuidium* et *Pleurozium Schreberi*; les plantes liées aux *Querco-Fagetea* sont peu nombreuses ou absentes, seuls subsistent quelques représentants des *Vaccinio-Piceetea*. *Oxalis*, toujours abondant, peut être tout seul ou bien associé à un nombre varié de plantes importantes: *Blechnum spicant* (rel. non sur le tableau), violette (741), anémone (749), digitale (733), *Galium* et *Pyrola minor* (752), deschampsie et myrtille (719), deschampsie, myrtille et *Blechnum* (756), deschampsie, doronic et *Monotropa* (671), deschampsie, *Galium*, pyrole et *Dryopteris Robertianum* (656), deschampsie, aspérule, violette et véronique (753); enfin, le peuplement peut s'ouvrir à beaucoup plus de participants, fougères, ronces ou plantes mésohygrophiles, comme c'est le cas en 743. Chacun de ces types n'est pas accidentel, mais il correspond à des conditions écologiques précises ou des stades d'évolution déterminés.

Il en est de même pour le *Polysticho-Abietum mnietosum*, plus riche que le précédent à la fois en plantes herbacées et en représentants des deux classes phytosociologiques. Les mousses (pas les mêmes) et les fougères y abondent, mais surtout les différentielles hygrophiles qui peuvent se grouper de manière très diverse. Sur un fond commun de *Mnium*, *Hylocomium*, *Lysimachia*, *Epilobium*, *Oxalis* peuvent dominer les groupes suivants:

- Thuidium, Pleurozium, deschampsie, doronic, proche de la sous-association précédente (631)
- Luzula maxima, les fougères femelle et mâle, le saxifrage et aussi Rubus Koeleri (655)
- aspérule, lierre et fraisier, *Pyrola minor*, *Pleurozium*, la véronique officinale (670)
- Impatiens-Sanicula-Stellaria, soit avec Ilex, Tilia, Corylus et Mercurialis (654), soit avec Circea-Adenostyles-Orobus (687), soit avec Sonchus Plumieri et Sorbus aucuparia-Lonicera nigra (688) ou Polystichum spinosum, Plagiotheca undulata
- Scrophularia-Circea-Sonchus-Valeriana-Adenostyles, soit avec Ranunculus platanifolius, Plagiotheca undulata et P. asplenioides, mais sans framboisier, soit avec cette espèce mais sans les autres (629, 623)
- Adenostyles-Sonchus avec Agrostis, Orysopsis, Melandryum (686)

- framboisier-ortie-sureau (658) auxquels il faut ajouter un groupe framboisier-rose-sorbier qui ne figure pas sur le tableau et qui est assez rarement représenté (614).

La sous-association fagetosum se subdivise en deux variantes dont le tableau 5 schématise les différences floristiques.

Tableau 5 Différences floristiques entre les variantes du *Polysticho-Abietum fagetosum* (le point indique l'absence, le trait marque la vie en mauvaises conditions, la croix en bonnes et les deux croix signalent l'optimum).

à	sapin à hêtre	à sapin à hêtre
Espèces acido-sciaphiles: Pyrola minor	+	Espèces indifférentes plutôt neutromésophiles: Melampyrum pratense + Pulmonaria officinalis + Corylus Avelana + Espèces neutromésophiles: Scilla Lilio-Hyacinthus + Lilium Martagon + Paris quadrifolia + Ribes petraeum + Fragaria collina + Espèces héliophiles: Dryopteris Linneana + Rosa alpina + Rhododendron ferrugineum +

La strate herbacée est en outre un peu plus pauvre dans la variante à sapin. Dans chacune, on retrouve encore des variations floristiques exprimant des conditions particulières de vie. Dans la variante à sapin, elles sont marquées par les groupes suivants:

- Salix aurita, Sonchus Plumieri et fougère mâle (684)
- myrtille, fougère femelle, pyrole (625)
- Prenantes, digitale, ronce de Koeler, Lysimachia (620)
- Rhytidiadelphus triquetrum avec Lysimachia, Valeriana, Adenostyles (685), ou bien Luzula maxima et Polystichum spinulosum (624), ou bien lierre et euphorbe (657), ou bien encore deschampsie sans (629) ou avec (630) Orobus.

Dans la variante à hêtre, où abonde la myrtille, les variations affectent surtout les pourcentages d'*Hylocomium*, celui d'*Adenostyles*, lié ou non à *Orobus*, la présence ou l'absence du groupe mélampyre-fraisier-géranium et celle du saxifrage.

La sous-association quercetosum est dans l'ensemble assez homogène.

En plus de toutes ces formes, il faut signaler l'existence de faciès à Arrhenatherum elatius ou à Melica uniflora qu'il n'a pas été possible de lier à des conditions de milieu particulières.

Deux autres faciès peuvent se présenter n'importe où et sont liés à des conditions très locales d'évolution: l'un est caractérisé par l'absence de toute strate arbustive, herbacée et muscinale remplacées par une couche de litière très épaisse, à au moins trois horizons superposés et développée sous les plus vieux peuplements purs de sapins âgés de 200 à 300 ans et équidistants de 4 à 6 m. Ce stade, uniquement présent dans les hauts vallons de Peyrignès et d'Artigue-Ardoune, constitue sans doute le terme ultime de l'évolution; mais, les actuelles pratiques forestières tendent à le faire disparaître. L'autre est plus fréquent et se réalise sur de petites surfaces lorsqu'un petit glissement provoque un décapage accidentel des horizons supérieurs en sapinière pure, quelle que soit la sous-association. La reconquête commence alors par l'installation d'un tapis très hétérogène de mousses: Dicranum fuscescens, D. scoparium, Hylocomium splendens, Mnium affine et M. undulatum, Plagiotheca asplenioides et P. undulata, Pleurozium Schreberi, Polytrichum formosum, Rhytidiadelphus triquetrum, etc.; puis viennent Oxalis et progressivement les autres herbacées.

Mais ces variations, pour nombreuses qu'elles soient, ne sont pas les seules: des passages latéraux s'observent fréquemment en effet.

1.1.2 Passages – Au montagnard inférieur, les passages au *Teucrio-Quercetum* ou à la corylaie fraîche sont surtout marqués par l'arrivée, dans le cortège floristique des thermophiles ou bien du tilleul, du frêne et bien souvent du houx. Au montagnard moyen, la sapinière passe latéralement à la bétulaie à brachypode ou à la hêtraie pure à *Lathrea* ou encore au *Rhododendro-Betuletum coryletosum*. Tous ces passages sur lesquels il n'est pas utile d'insister, sont toujours le témoignage de variations statiques dans les conditions de milieu: sol squelettique sur une masse rocheuse presque affleurante, microclimat local plus chaud ou plus froid.

Plus intéressants sont certainement ceux dont la signification est dynamique. Parmi eux s'observent fréquemment, à Pardiac et Tiron par exemple, de très belles forêts mixtes à sapin et bouleau appartenant sans aucun doute possible au Polysticho-Abietum mnietosum et où dominent, cependant, dans la strate herbacée Chrysosplenium oppositioflium, Epilobium Duriaei, Saxifraga umbrosa et Lysimachia; le noisetier est présent dans la strate arbustive; ces formations, dont aucun représentant ne figure sur le tableau d'association, doivent être interprétées comme un terme de reconstitution de la sapinière à partir d'une bétulaie fraîche succédant elle-même à une corylaie hyperhumide à ruissellement de surface continu; de telles corylaies se sont généralement installées sur des anciens terrains de parcours ou, au contraire, sur de vieilles coupes à blanc étoc suivant un incendie, mais toujours en lisière inférieure des actuels massifs forestiers.

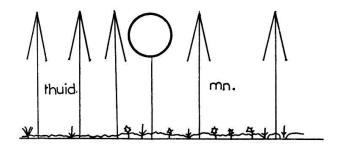
Ailleurs, en lisière supérieure de forêt, on peut rencontrer des mélanges entre le *Polysticho-Abietum* et les frutiçaies à myrtilles ou à rhododendron. On a déjà signalé à propos des landes, que le sapin s'ensemençait fort bien dans toute la partie inférieure du subalpin.

Jusqu'à 1850 m, il est courant d'observer de très abondants jeunes semis dans les rhodoraies, mais on ne voit qu'exceptionnellement des régénérations: celles-ci n'apparaissent qu'au-dessous de 1800 m. Des observations poursuivies systématiquement au-dessus du Bois de la Lit en vallée d'Oueil et au Mail de la Tute montrent que les semis sont régulièrement détruits entre ces deux altitudes par les gelées de printemps et celles de l'automne (les troupeaux ne sont pas là à ces moments et ne peuvent être mis en cause) dès que leur flèche sort de la masse des chaméphytes. Au-dessous de 1800 m, on peut facilement observer à la Lit, où le pâturage est fort réduit depuis de longues années, une zone de combat de 30 à 40 m de haut: les arbres s'y échelonnent, de l'extérieur vers l'intérieur, entre 7 et 120 ans^a. L'influence du sapin sur la frutiçaie n'est pas immédiatement sensible: il faut attendre que le couvert atteigne 3/8 pour que les premières espèces héliophiles commencent à souffrir; c'est seulement au-delà de 4/8 que les premières disparaissent et que les sciaphiles peuvent tenter de s'implanter; à 6/8, les fougères et Luzula maxima sont là, et l'ambiance est presque forestière. Le sapin progresse ainsi nettement vers le haut aux dépends des landes. Il est probable que cette progression dure depuis fort longtemps, car on trouve à la base de la zone de combat quelques vieux arbres dont le diamètre est de 70 cm à 1,20 m du sol, ce qui permet de leur attribuer environ 200 à 225 ans. Bien qu'on ne puisse savoir, et c'est évident, s'ils sont les témoins d'une ancienne forêt disparue ou si, au contraire, ce sont les premiers représentants de l'actuelle poussée vers le haut, il n'en reste pas moins que toute la zone de combat, soit au moins 30 m en altitude, a été gagnée sur la lande en très peu de temps. Le sapin fait donc preuve ici d'un remarquable dynamisme: sa progression est, à peu près, du même ordre que celle déjà signalée pour d'autres formations.

1.2 Morphologie

La morphologie de l'association est toute entière dominée par la nature du peuplement arboré de sapin et variable suivant le type de sous-association (fig. 3, p. 30). Le *Polysticho-Abietum thuidietosum* est pratiquement bistrate: il n'y a aucun intermédiaire entre les couronnes hautes de 30 m, denses et sombres de la futaie pleine à troncs gros et très régulièrement répartis et la couverture continue de mousses, d'où émergent, régulièrement espacés, *Oxalis* et les autres herbacées, et qui estompe toutes les irrégularités du sol; seules la myrtille et la deschampsie peuvent former quelques taches: nulle part, comme ici, on ressent une telle impression de majesté et de puissance.

[△] Les versants y sont assez doux (moins de 15%) et l'influence des vents y est assez réduite.



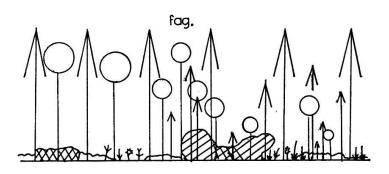


Fig. 3 Les divers aspects de la stratification dans les trois sous-associations du *Polysticho-Abietum*

Le Polysticho-Abietum mnietosum est déjà plus diversifié: une strate arborée inférieure de 10 à 15 m de haut, le plus souvent très claire, fait son apparition, mais surtout, la strate herbacée, beaucoup plus riche et de hauteur notable, puisqu'elle peut atteindre 1 m, couvre au moins la moitié du sol: la plupart des espèces y est régulièrement disséminée.

Dans le *Polysticho-Abietum fagetosum*, l'ambiance est tout autre: à la puissance et à la majesté, toute faite de grande ordonnance, qui se dégage des deux précédentes sous-associations, s'oppose ici une impression d'explosion vitale: sous la strate arborée supérieure, toujours formée par le sapin, peut se distinguer seulement comme plus haut une seconde strate arborescente nette de hêtre, ou bien un complexe multistrate où sont représentées toutes les classes d'âge et allant de 4 à 30 m de haut. Au-dessous, les buissons (hêtre, sapin, sorbier, tilleul, sureau, chèvre-feuille, etc.) s'échelonnent entre 1 et 3 m: ils peuvent être soit assez clairsemés, soit au contraire enchevêtrés en un inextricable fouillis où grimpent les ronces et auxquels, parfois, les hautes herbes peuvent se mêler. Une strate sous-frutescente à myrtille peut former également un manteau continu d'où émergent çà et là les fougères et les luzules. La végétation herbacée, abondante, peut arriver aussi à constituer de larges taches dans les vides. Une toison épaisse de mousse couvre le sol dans les endroits les mieux stabilisés.

A cette stratification aérienne correspond, bien sûr, une stratification dans le sol, mais celle-ci est moins étagée en profondeur; le hêtre mis à part, aucune

espèce arbustive ou arborescente ne dépasse 80 cm à 1 m; par contre, toutes s'étalent largement, de sorte que la concurrence est importante dans l'horizon supérieur et que le pouvoir de protection de ces forêts est relativement faible: lorsque la partie supérieure du substrat est gorgée d'eau, à la suite de pluies d'été trop abondantes par exemple, et qu'une ouverture accidentelle se produit sur une pente, la forêt se montre incapable de retenir cette masse et coule avec elle sur le versant: ainsi s'expliquent bon nombre de trouées actuellement en voie de repeuplement qu'on peut observer dans la forêt de la vallée d'Oueil.

La concurrence s'exprime, c'est surtout évident pour le sapin et le hêtre, par une impitoyable élimination à tous les stades de la vie des individus: des nombreuses brosses de régénération qu'on rencontre un peu partout, seuls quelques plants peuvent survivre jusqu'à l'état adulte. Pour des individus arrivés à pleine maturité, c'est-à-dire ayant entre 100 et 150 ans, le système racinaire est si abondant en tous sens et sur les premiers 80 cm de sol qu'une densité de 110 pieds à l'hectare représente le maximum possible. Comme toujours en pareil cas se pose le problème d'apprécier correctement la sociabilité: comme il n'a pas été possible d'étudier chaque fois ce qui se passait dans le sol, seule a été notée la sociabilité aérienne. La notation séparée des trois coefficients permet ici de saisir avec une particulière netteté les différences morphologiques du peuplement, le sapin, noté +5+ dans la strate arborescente, n'ayant pas du tout vis-à-vis des autres strates la même influence, que s'il est noté 551 par exemple. De ce point de vue, un des caractères les plus frappants de l'association est la répartition très uniforme de la plupart des plantes, la sociabilité étant rarement supérieure à 1: c'est certainement l'expression d'une remarquable uniformité du milieu qui place toutes les expèces sur le même plan. Il faut souligner de ce point de vue qu'Oxalis en particulier n'a presque jamais plus de 1, sauf dans le Polysticho-Abietum quercetosum: en limite écologique, il recherche les petites niches qui lui conviennent le mieux.

1.3 Biologie

La biologie des divers constituants n'a pas pu être étudiée très en détail: seules ont été observées la périodicité et la croissance.

1.3.1 Périodicité – En année normale, c'est-à-dire où la neige disparaît des versants situés au nord et à 1000 m d'altitude aux environs du premier avril, la floraison du sapin débute au 15 avril, du moins sur ces mêmes versants; elle suit celle des sapins situés à l'ouest avec dix jours de retard, celle-ci étant à son tour précédée par celle des sapins exposés au sud-est et à l'est. La maturation des cônes se poursuit jusqu'à l'automne, la dissémination des graines ayant lieu

[△] Il semble d'ailleurs qu'au-delà de cette densité, les sapins ne puissent pas rester en parfaite santé et que dès qu'ils atteignent 130 à 150 ans – soit à peu près 55 cm de diamètre – ils dépérissent.

soit immédiatement, soit en janvier, quelquefois même en mars ou en avril. Les semences germent sitôt au sol, mais épanouissent tout à fait leurs cotylédons que si elles ne sont pas gênées par une neige trop épaisse; quoi qu'il en soit, la plantule peut jusqu'à fin mars et sans le secours de la photosynthèse développer 4 à 6 cm d'axe hypocotylé et 5 à 9 cm de racine; celle-ci a alors traversé le tapis de mousse, elle est pourvue de micorhizes et plonge déjà dans le sol. Fin avril et à 1150 m d'altitude, la plantule a déjà six feuilles. Dès ce moment, et à tous les stades du développement, la plantule résiste sans dommage au froid, à condition qu'il ne dépasse pas —12°. Lorsque la dissémination n'a lieu, comme c'est le cas pour les sapins d'altitude, qu'en fin de printemps, les graines germent sur et dans la neige du subalpin, mais les froids y sont tels alors que les plantules sont immédiatement détruites. C'est certainement là une des raisons majeures qui limitent l'extension du sapin vers le haut.

En outre, si quelques plantules peuvent arriver à s'implanter au printemps dans cette zone – et chaque année l'observation attentive peut en déceler –, elles n'ont jamais le temps de développer suffisamment leur système racinaire pour atteindre les couches fraîches du sol et résister aux rigueurs de l'été. Cette nécessaire fraîcheur du sol est une seconde condition impérative pour le maintien du semis. Il n'est que d'observer la répartition du sapin sur les soulanes (creux, suintements, abri des vents desséchants) du moyen Larbouste pour s'en convaincre: son système racinaire n'est pas assez développé en profondeur pour l'alimenter convenablement en période sèche, et c'est une des raisons pour lesquelles il abandonne soulanes et rochers au hêtre ou au chêne.

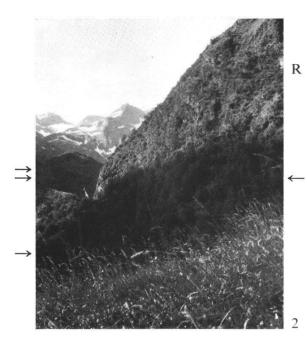
Dans l'association, la floraison du hêtre a généralement lieu fin juin début juillet et la dissémination des graines à l'automne; la germination est immédiate, elle se poursuit dans les mêmes conditions que celle du sapin, mais les plantules sont plus sensibles au froid: —9° suffisent à les éliminer. On peut même, en été, voir mourir de jeunes plantules à la suite d'une brusque chute des températures nocturnes à 1 ou 2° au-dessus de zéro; le sapin lui n'est nullement gêné par de tels écarts. Cette sensibilité au froid est certainement une des raisons qui règle la répartition des deux espèces.

Les mousses sont, dans l'ensemble, fécondées en automne et fructifient sous la neige en début d'hiver ou au printemps, suivant les espèces; seuls les polytrics fructifient en été ou à l'automne. La plupart des fougères perdent leurs frondes en hiver, sauf les Aspidium dont beaucoup ne fructifient qu'en fin d'automne ou même en hiver (A. Braunii) et ne disséminent leurs spores qu'une fois la neige disparue. Parmi les plantes herbacées, Oxalis a un comportement de mousse, puisqu'il fleurit, quelles que soient les conditions microclimatiques, fin avril à début mai^a, qu'il les perd fin mars au moment où il pousse les nouvelles, qu'il garde ses feuilles vertes tout l'hiver; malgré une éclosion de fleurs considérable, la fructification est peu abondante: la multiplication est surtout

[△] Cette date n'est valable qu'à 1150 m d'altitude, et pour les versants nord; ailleurs, elle se situe toujours au moment de la découverture par la neige.

Répartition du sapin (\(\preceq\) aux expositions secondaires au nord) et du hêtre (\(\preceq\) aux expositions secondaires au sud) sur le versant ouest de la montagne d'Autenac vue de l'Auédan





Retombée des Sérons sur Bedeck dans le Val d'Astau. Au premier plan: *Irido-Festucetum* de l'entrée d'Esquierry, ensuite le *Fagetum* ← directement surmonté, sur la pente raide des Sérons, par le *Rhododendro-Betuletum* (R). Celui-ci forme l'essentiel de la tache noire sur le verrou d'Espingo ⇒ au troisième plan. Au fond, l'arête frontière avec, à gauche, le Perdiguero et, au centre, la Tusse de Montarqué



Fagetum pur du Bois de la Coume à Caubous



Polysticho-Abietum des Echères



Teucrio-Quercetum en futaie avec bouleau et fougères à Raduc



Teucrio-Quercetum âgé en futaie pure à Raduc



La bétulaie à brachypode de Barbouride

assurée par voie végétative. Les luzules et la scille pointent aussi leur hampe à la même époque; mais elles attendent que la neige ait complètement disparu pour s'épanouir: en un mois, la scille pousse 6 à 10 cm de feuille et la luzule qui, fin mars, a déjà une hampe au ras du sol au milieu d'une rosette de 8 à 9 feuilles, croît de 10 à 12 cm. Fin mars, Asperula garde encore ses vieilles feuilles; elle les perd début avril en même temps qu'apparaissent les jeunes. A cette époque démarrent les fraisiers, le géranium, les euphorbes et Arenaria; les pyroles, qui restent vertes tout l'hiver, ne poussent leurs nouvelles feuilles que le mois suivant, comme la véronique dont les premières germinations apparaissent fin mars. La mercuriale montre ses premiers bourgeons fin avril.

La plupart des arbustes débourrent très lentement fin mars, pendant que fleurit le gui; déjà cependant, la myrtille a poussé, dans la mousse, des tiges de plus de 2 cm et a couvert ses parties aériennes de bourgeons longs de 3 à 7 mm; un mois plus tard, ceux-ci ont 1 cm et les roses mettent leur première feuille. C'est seulement en mai que la myrtille ouvre ses bourgeons, mais elle pousse alors avec une incroyable rapidité, s'allongeant en quelques jours de 5 à 7 cm et montant immédiatement à fleurs. Les violettes fleurissent alors et les fougères sortent leurs frondes. Le sapin et le hêtre, qui jusque-là étaient restés inactifs, poussent très vite: le premier s'allonge de 2 cm, le second débourre et met 5 à 7 feuilles en quelques jours.

Les autres herbacées suivent, fleurissant en été et échelonnant leur périodicité en fonction des variations locales des températures. La flore mycologique leur est également très étroitement soumise.

Les lichens de sous-bois tels *Peltigera aphtosa* et *P. Degeni* forment leurs fructifications en mars pendant que les plasmodes des *Didymium* commencent à se développer.

1.3.2 Croissance – La croissance du sapin et celle du hêtre ont été suivies régulièrement, mois après mois, dans les stations où étaient effectuées les mesures écologiques. La croissance du hêtre a toujours été inférieure à ce qu'elle était ailleurs dans le *Fagetum*; on y reviendra plus loin. Celle du sapin est restée constante en fonction des conditions météorologiques, mais elle n'est pas la même dans toutes les sous-associations.

Dans le *Polysticho-Abietum fagetosum*, en année normale (1969) où le mois d'août est généralement pluvieux, l'allongement des semis d'un an, sous bois clair, a été en moyenne de 8 à 9 cm (dont au moins 2 à 4 cm pour le printemps) au-dessus des cotylédons, à 1350 m d'altitude; il a été seulement de 6 cm à 1700 m. En année de printemps doux (1970), l'allongement a été d'au moins 6 cm jusqu'au 15 juillet, ce qui laissait prévoir de bien meilleures performances pour l'année; mais août ayant été sec et chaud, les semis ne se sont allongés que de 0,5 à 1 cm. Lorsque le printemps est plus rude que la normale, l'allongement est plus faible jusqu'en juillet, mais ensuite, sous l'influence d'une pluviométrie plus élevée, il reprend très vivement jusqu'à atteindre 9 cm. En moyenne on peut donc chiffrer la croissance à 7-8 cm pour le semis d'un an. Au-delà,

l'allongement augmente régulièrement jusqu'à atteindre 20 cm pour un plant de 7 années, 35 à 40 cm pour les plants de 10 ans; la flèche a alors au plus 0,9 cm de diamètre et le brin mesure à la base 2,5 à 3 cm de diamètre. Pendant les dix années suivantes, l'accroissement est environ de 2 mm par an, pour un allongement à peu près identique. On peut admettre qu'un arbre de 5 cm de diamètre au sol est donc âgé d'une vingtaine d'années environ. En 70 ans environ, il mesurera à peu près 20 cm à 1,20 m du sol. A 1700 m d'altitude, et toujours en sous-bois clair, il faut en moyenne 25 à 30 ans pour arriver à 5 cm et les 20 cm ne sont pas atteints avant 90 années.

Dans le *Polysticho-Abietum thuidietosum* en futaie dense, la croissance ne dépasse pas 4 cm et 1 mm pendant les sept premières années; il faut 25 à 30 ans pour que la régénération atteigne 1,20 m de haut et un diamètre de 3 cm au sol. Dans les clairières, les jeunes semis se développent comme dans le *Polysticho-Abietum fagetosum* d'altitude.

Le *Polysticho-Abietum mnietosum* permet, en clairière, des accroissements nettement plus élevés puisqu'il n'est pas rare de trouver des plants de 10 ans hauts de 1,60 m et gros de 5 cm à la base. Un diamètre de 20 cm correspond en moyenne à 35-40 ans.

Le tableau 6 ci-dessous, dû aux comptages effectués par M. LAVIGNE DU CADET en forêt pleine de Superbagnères, donne une excellente idée des accroissements en fonction des âges des arbres pendant les dix dernières années.

Tableau 6 Accroissement moyen annuel en fonction des classes de diamètre entre 1957 et 1967 (chiffres arrondis)

Diamètre cm	20	30	40	50	60	70
Nombre d'arbres comptés	93	82	66	52	60	44
Accroissement total mm	1926	2492	2430	2034	2484	2392
Accroissement moyenmm	2,07	3,04	3,7	3,9	4,1	5,4

Sur huit souches isolées et en clairières coupées en 1970 dans les forêts de Saint-Aventin et de Bourg-d'Oueil, mesurant entre 60 et 80 cm de diamètre à 60 cm du sol, toutes situées à environ 1450 m d'altitude à l'exposition est et est-nord-est, les accroissements moyens ont été assez variables. Le tableau 7 fait ressortir une période à très fort accroissement et deux périodes à accroissement moyen encadrant deux décennies où celui-ci est très faible.

Aux limites supérieures de la forêt de Bourg-d'Oueil, l'accroissement moyen en diamètre pour les dix dernières années vérifié sur les coupes de 1970 s'est établi aux environs de 2,3 mm pour des arbres de 60 cm de diamètre à 1,20 m du sol, donc presque la moitié de l'accroissement normal à Superbagnères. Il semble donc que cette forêt vive, à cette altitude, en situation plus difficile que celle

Tableau 7 Accroissement moyen de vieux sapins durant les 70 dernières années

Années	1900–1925	1925–1934	1935–1948	1949–1959	1960–1970
Accroissement total mm	235	23	77	26	55
Accroissement moyen mm	9,4	2,5	5,9	2,5	5,5

de Superbagnères. Il y fait sans doute plus sec, parce que ces pentes sont un peu à l'ombre de la pluie du nord-ouest, de l'ouest et plus loin de la chaîne principale, mais aussi parce que le drainage du sol y est plus important.

1.3.3 Spectres – Le spectre biologique réel (qui tient compte ici des diverses formes d'une même espèce: le sapin, par exemple, est à la fois nano et macrophanérophyte et figure donc sous les deux rubriques) (tableau 8, p. 35) voit grandir le nombre des mousses et celui des phanérophytes au détriment des autres catégories, chaméphytes et hémicryptophytes en particulier; mais chez ces derniers, le nombre des dressés et scapeux commence à s'accroître par rapport à celui du *Rhododendro-Betuletum*. Parmi les géophytes, les formes tuberculeuses sont les plus mal représentées par rapport à toutes les autres forêts; cette carence est probablement liée à la présence du tapis continu de mousses et aux conditions lumineuses; la diminution des formes à rhizome est notable.

Tableau 8 Spectres biologique et biogéographique du Polysticho-Abietum (valeurs en %)

Types biologiques	Eléments biogéographiques
Phanérophytes: 9 nano 14 lianes 1 Chaméphytes frutescents 5 Hémicryptophytes: 13 dressés et scapeux 13 rosettes 7 cespiteux 5 couchés et rampants 8 Géophytes: 18 rhizomes 18 tubercules 2 bulbes 2 Thérophytes 5 Mousses 9 Parasites 1	Orophytes: alpino-pyrénéo-carpatiques . 4 ouest-européens . 4 sud-européens . 7 ibéro-atlantiques . 3 Européens . 14 Eurasiatiques . 24 Circumboréaux . 20 Paléotempérés . 4 Subatlantiques . 11 Subméditerranéens . 1 Endémiques . 4 Cosmopolites . 4

Il faut encore noter l'apparition des phanérophytes lianoïdes et le grand pourcentage de nanophanérophytes: les proportions sont inversées par rapport au Rhododendro-Betuletum. Les spectres par sous-association montrent bien les différences: simplicité de l'architecture du Polysticho-Abietum thuidietosum avec dominance des mousses sous la haute strate, grande importance des hémicryptophytes dressés dans le Polysticho-Abietum mnietosum en même temps qu'une plus grande complication architecturale, exubérance morphologique enfin dans le Polysticho-Abietum fagetosum.

Le spectre biogéographique, tel qu'il ressort du tableau 8, dénote par rapport à celui du *Rhododendro-Betuletum* une nette diminution des orophytes avec disparition des arctico-alpins et des ibéro-ligures et une augmentation des éléments eurasiatiques s.l. et de l'élément subatlantique; les circumboréaux perdent un peu d'importance; ces caractères traduisent le changement d'étage; il est difficile d'en tirer des conclusions quant aux conditions du peuplement.

2. Ecologie

L'écologie de l'association a été suivie régulièrement en trois stations situées à Tiron (exposition nord-nord-est, 1000 m, *Polysticho-Abietum fagetosum* à sapin), dans la forêt de Sarradaous (exposition nord, 1150 m, *Polysticho-Abietum thuidietosum*), dans le bois de Bosc (exposition nord-ouest, 1500 m, *Polysticho-Abietum mnietosum*).

Le Polysticho-Abietum couvre pratiquement sans discontinuité tous les versants septentrionaux de la montagne entre 1000 et 1800 m d'altitude; une bonne partie des versants est et ouest entre aussi dans son domaine. Au sud et aux altitudes inférieures, les sapinières, quand elles existent, ne lui appartiennent plus mais se rattachent au Fagetum, à la corylaie, voire même, dans certains cas, à la chênaie. Toutes les pentes lui conviennent, depuis les replats jusqu'aux flancs les plus abrupts des auges glaciaires, pourvu qu'il s'y accroche quelques éboulis à éléments fins ou quelque placage ancien argilo-limoneux.

A l'intérieur de ces limites, le sapin est aussi peu sensible aux variations du microclimat qu'à celles du substrat: c'est un arbre éminemment plastique, tout à fait à sa place dans cette zone dont, on peut l'écrire sans crainte, il constitue actuellement l'arbre climax. Sa puissance de régénération en tout lieu et sa grande compétitivité en sont le témoignage. Pratiquement, son extension ne peut être limitée par aucune autre essence, sauf le hêtre. Il règne en maître exclusif dans les parties de la montagne les plus froides, les semis de hêtre ne pouvant s'y implanter: c'est le Polysticho-Abietum thuidietosum. Dans les parties les plus chaudes, ou les plus xériques versants au midi, au nord-est et au nord-ouest dans certains cas, les jeunes hêtres poussent plus vite que les semis de sapin et peuvent ainsi efficacement les concurrencer, c'est le Polysticho-Abietum fagetosum à hêtre ou même le Fagetum pur; dans toutes les autres stations où les conditions de germination conviennent à la fois aux deux essences, elles

cohabitent: c'est le Polysticho-Abietum fagetosum à sapin ou le Polysticho-Abietum mnietosum.

Cette répartition en fonction du climat est particulièrement visible sur le versant occidental de la montagne d'Autenac depuis les bois de Trébons jusqu'à ceux d'Artigue. Il suffit, en suivant la courbe de niveau de 1600 m et en se dirigeant vers le nord, de partir du cap de la Pène pour traverser des séries de *Polysticho-Abietum fagetosum* à sapin ou à hêtre, régulièrement disposés sur les petits versants secondairement exposés au nord ou au sud, et de très beaux passages latéraux composés à 50% de chacune des deux essences. Ces passages, illustrés par la figure 4, page 37, se répètent fidèlement dans toute la région étudiée.

Par sa présence en grandes masses, le sapin crée des conditions de milieu bien particulières. Sur l'environnement général d'abord, mais les données précises manquent sur ce point, sous son couvert ensuite, et les paragraphes suivants en rendront compte.

2.1 Microclimat

Le microclimat du *Polysticho-Abietum* est compris dans une fourchette de températures de 4 à 5°: quand il fait +12° en bas de forêt en été, il n'y a que +7 à +8° en haut; quand il y a -10° en bas en hiver, il fait -14 à -15° en haut. La pluviométrie par contre est identique de bas en haut de novembre à fin juin, les précipitations tombant souvent sous forme de neige en lisière supérieure et sous forme de pluie plus bas; de juillet à octobre, elle est toujours plus forte entre 1400 et 1800 m où les brouillards stationnent plus longtemps et surtout où les orages, plus fréquents, sont plus abondants. L'énergie lumineuse totale annuelle reçue à 1800 m est légèrement (1/8) plus grande qu'en lisière inférieure, surtout en versant nord-est et nord-ouest.

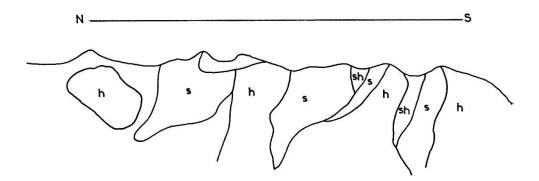


Fig. 4 Passages latéraux hétraie (h), hétraie-sapinière (sh), sapinière (s) sur le flanc occidental de la montagne d'Autenac, en fonction de l'exposition secondaire (comparer avec la photographie n° 1)

2.1.1 Microclimat aérien – Le microclimat général est évidemment fortement tamponné par les arbres et fonction de la nature de la haute strate: la sapinière pure offrant en toute saison un pouvoir tampon infiniment plus élevé que la forêt mixte.

En hiver, la couverture de sapins intercepte jusqu'à 30% de neige, si elle tombe par des températures inférieures à 7°; elle est alors très souvent directement sublimée dès que la température remonte et n'atteint pas le sol. Si la température est comprise entre —7° et +1°, l'interception n'est plus que de 10%: dans le premier cas, les flocons, fins, collent tout de suite au feuillage, dans le second, gros et lourds, ils tombent dès que leur poids fait ployer les branches^a. Quand les sapins sont très espacés (sapin de 25 à 30 m, hêtre de 15 à 20 m), la neige glisse sur les ramures et s'accumule entre eux, laissant les alentours du tronc à découvert. Sous les hêtres, la neige est répartie uniformément et surtout elle arrive presque toute au sol, quelle que soit la forme sous laquelle elle tombe: moins de 5% reste collé aux branches et se sublime.

En été, l'écran des sapins et des hêtres est identique: tous deux interceptent totalement la pluie, si celle-ci ne dépasse pas 6 mm. Les nuages disparus, ils se mettent alors à «fumer» et toute l'eau tombée retourne à l'atmosphère, sans profit pour le sol. Au-delà, le hêtre laisse pénétrer la pluie, alors que le sapin l'arrête toujours jusqu'à 9 mm. Ultérieurement, l'eau ruisselle sur les frondaisons, mais n'arrose pas les alentours du tronc sur lequel il est peu fréquent qu'elle ruisselle, au contraire du hêtre. Ainsi les pluies orageuses d'été mettent entre 25 et 40 minutes pour arriver au sol en sapinière et seulement 5 à 15 minutes en hêtraie. Une fois l'orage passé, beaucoup d'eau reste prisonnière des branches du sapin, alors que la presque totalité tombe au sol sous le hêtre. La pluie est ainsi très irrégulièrement répartie et mal utilisée dans un peuplement de sapin peu dense, bien répartie et bien utilisée dans un peuplement de hêtre. Lorsque les deux espèces sont en mélange, les effets se combinent. En sapinière dense, la répartition des précipitations est plus régulière, mais celles-ci sont toujours, dans l'ensemble d'une année, plus faibles qu'en forêt mixte ou en hêtraie pure.

Si les précipitations sont plus faibles sous le sapin que sous le hêtre, l'énergie reçue est aussi infiniment moindre: pour 24000 lux reçus à l'extérieur de forêt, on note par exemple simultanément fin mai 600 à 800 lux au sol et à 1,5 m en sapinière dense et 1500 à 3000 lux en hêtraie (en été, où le hêtre a toutes ses feuilles adultes, les valeurs sont très voisines), mais surtout les températures sont si régularisées que l'évaporation est considérablement atténuée: l'hygrométrie de l'air est, finalement, plus grande en sapinière pure qu'en forêt mixte

[△] Ces chiffres correspondent à peu près à ceux connus de Russie, où on considère que 20% de la neige n'atteint pas le sol (Volobueff 1964).

[▲] Ces chiffres n'ont qu'une valeur indicative: ils résultent de mesures ponctuelles et non d'enregistrements en continu qui seuls pourraient fournir les indications statistiquement exploitables.

ou en hêtraie pure; les minimums mensuels atteints dans la journée pendant les mois sans neige ne descendent jamais au-dessous de 75%, comme on le voit ci-dessous:

Tableau 9 Variation des minimums hygrométriques mensuels hors forêt et dans le *Polysticho-Abietum*

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	ΧI	XII
Hors sapin	90	80	39	45	40	55	30	25	39	85	90	?
Sous sapin	0 — 0	z 	_	_	80	79	76	78	78	81	81	

Ces chiffres résultent des moyennes établies pour les trois stations. Pendant les mois où le sol est couvert de neige, les valeurs atteignent fréquemment 100%; la station de Tiron s'est ainsi maintenue à saturation durant tous les mois de décembre, de mars et d'avril 1969. Par rapport aux chiffres enregistrés hors couvert, le gain d'humidité est de plus de 100%.

Les températures sont régularisées d'une manière tout aussi sensible: qu'on en juge d'après le tableau 10 où sont indiquées en haut les températures hors couvert relevées à la station de Tiron (950 m, en 1969 et 1970), hors sapinière (elles sont à peu près identiques à celles indiquées pour les pelouses dans Nègre 1969b, fig. 14, pp. 108–109, et établies sur 3 ans), en bas, les températures sous couvert de sapinière pour la seule année 1969/70. On notera, en outre, que la station de sapinière étant située 100 m plus haut que celle de Tiron, les températures de celle-ci, ramenées à la même altitude, devraient être majorées d'un demi-degré environ, ce qui accroît encore les différences. La station de Saradaous a fourni les mêmes chiffres, celle du Bois de Bosc a toujours donné des chiffres inférieurs de 3° pour les M et m d'été et 3,5° pour les m d'hiver; les M d'hiver y étaient assez variables, sans doute par suite de la situation de la vallée, largement ouverte au nord et qui se redresse très rapidement jusqu'à 2500 m, ce qui crée des perturbations fréquentes inconnues à Tiron et à Sarradaous.

Tableau 10 Variation des températures de l'air à Tiron (à 1 m du sol) en 1969/70

Mois		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	x	ΧI	XII
Hors sapin	M	17	19	20	25	29	32	33	33	27	26	21	20
	m	<u></u> 7	—7	5	-3	3	4	7	7	4	3	—2	—14
Sous sapin	M	2	2	4	9	13	17	22	22	22	20	10	3
	m	5	—5	-4	—1	0	5	9	11	11	10	2	0

Dans l'ensemble, il est donc permis de dire que les diverses sous-associations possèdent des microclimats annuels très voisins.

L'effet tampon du sapin, manifeste au cours de l'année, est également fort sensible au cours de la journée. Le tableau 11 montre les variations du rayonnement, de la température, de l'hygrométrie hors forêt et sous couvert dans le Polysticho-Abietum thuidietosum.

Tableau 11 Variations diurnes du rayonnement, de la température, de l'hygrométrie dans l'air du *Polysticho-Abietum thuidietosum* le 19 août 1969 (l'astérisque signale deux mesures douteuses dues à une mauvaise orientation du luxmètre)

Heures	Rayonnemen	t (lux)		Tempéra	ture (°C)	Hygrométrie (%)		
	hors couvert	sous couvert plage ensoleillée	ombre totale	hors couvert	sous couvert	hors couvert	sous couvert	
7	4 200	200	200	10	11	79	79	
8	40 000	200	200	30	14	50	70	
9	48 000	4 000	600	35	14	45	65	
10	48 000	5 500	*1 000	41	12	40	60	
11	48 000	8 000	*1 000	44	12	35	60	
12	48 000	22 000	800	44	12	39	68	
13	48 000	14 400	420	44	13	39	67	
14	48 000	9 600	420	44	14	33	68	
15	48 000	8 000	420	44	14	33	68	
16	40 000	5 600	400	41	15	42	67	
17	32 000	300	300	21	13	46	72	
18	7 000	200	200	15	12	82	80	
19	5 550	150	150	12	11	92	82	
20	2 500	< 100	< 100	11	11	95	95	
20.15	200	< 100	< 100	10	11	95	95	

La chute de température en fin de matinée sous couvert, corrélative d'un affaissement hygrométrique, est due à l'appel d'air créé par l'échauffement de la couronne des arbres: ce phénomène se reproduit chaque jour par ciel clair de juillet à septembre inclus.

Dans le *Polysticho-Abietum mnietosum* le rayonnement suit une courbe identique, les valeurs de la mi-journée (de 11 à 15 heures) se situant à 500-600 lux; les températures sont du même ordre; l'hygrométrie n'accuse pas la baisse de 10-11-12 heures: elle se maintient à 70% jusqu'à midi, descend de 1 à 2% de midi à 16 heures et remonte ensuite régulièrement pour atteindre la saturation à la nuit.

Le Polysticho-Abietum fagetosum laisse filtrer un peu plus de lumière: 300 lux à 7 heures, 600 à 1000 jusqu'à 15 heures, encore 300 à 18 heures; les températures, identiques à 7 heures, montent plus haut (16°) à 8 et 9 heures, mais s'abaissent à nouveau à 11° de 10 heures à midi, pour remonter brutalement

à 17° de 13 à 17 heures^a et redescendre ensuite à 15, 13 puis 11°. Le «V» de la matinée, dû à l'appel d'air, est ainsi plus accusé qu'ailleurs. L'hygrométrie descend corrélativement à 55° entre 10 heures 30 et midi et reste en moyenne inférieure de 1° à celle du *Polysticho-Abietum thuidietosum* jusqu'à 18 heures.

Le Polysticho-Abietum quercetosum offre, semble-t-il^{*}, des courbes voisines de celles du Polysticho-Abietum fagetosum avec seulement la supression du «V» thermique matinal, et l'hygrométrie se maintient de 8 à 16 heures à 65%.

2.1.2 Microclimat edaphique – Le microclimat du sol est caractérisé par une grande régularité dans l'ensemble des sous-associations.

L'humidité estivale, mesurée après deux jours de ressuyage, n'est pas supérieure à 80% dans les *Polysticho-Abietum thuidietosum* et fagetosum (sauf dans certains de ses aspects); elle tombe souvent à 70% dans le *Polysticho-Abietum quercetosum* et elle est toujours supérieure à 90% dans le *Polysticho-Abietum mnietosum* où, en outre, l'eau ruisselle très souvent en surface.

Il faut noter à ce sujet que la couverture de *Thuidium* arrive à intercepter totalement une tranche d'eau de 10 mm; mais, également, elle empêche à peu près totalement aussi l'évaporation directe, comme plusieurs carrés entièrement décapés l'ont montré en 1967/68: dans cette expérience, conduite à Sarradaous dans le *Polysticho-Abietum thuidietosum*, l'humidité des sols est restée constamment à 70% dans les premiers 15 cm sous la mousse, alors qu'au bout de trois jours elle n'était plus que de 55% et qu'elle tombait à 40 au bout de six jours dans les carrés dénudés. Recouverts, les carrés ont recouvré leur humidité initiale après quatre jours.

Les températures suivent dans les trois stations la marche indiquée sur la figure 5, page 42; si le sol du Polysticho-Abietum fagetosum reste au-dessous de zéro de décembre à février, et celui du Polysticho-Abietum thuidietosum de décembre à mars, le Polysticho-Abietum mnietosum s'y maintient de novembre à mai, soit trois mois de plus et les m n'y atteignent jamais 10°. La chute brutale se produit toujours d'août à septembre et en novembre, un pallier s'établissant en septembre-octobre à 7-8° pour les trois sols. Les M montrent un démarrage plus tardif pour le Polysticho-Abietum mnietosum, mais ils atteignent la même valeur (11°) en juin et en août (15°) que dans le Polysticho-Abietum thuidietosum; ils descendent à zéro dès le mois de décembre, alors qu'ailleurs ils sont encore nettement positifs surtout pour le Polysticho-Abietum thuidietosum, bien protégé par l'épais manteau de mousse (2° de plus que pour le Polysticho-Abietum fagetosum). C'est sans doute ce manteau qui abaisse d'ailleurs tout au long de l'année M par rapport au Polysticho-Abietum fagetosum où les températures atteignent tout de même 18°.

[△] Seulement dans la variante à hêtre; elles sont inférieures dans la variante à sapin (cf. 2.3.3, p. 50).

[▲] Les courbes n'ont pas été établies le même jour que les précédentes: on ne peut donc affirmer qu'elles leurs soient absolument comparables, bien que les conditions du macroclimat aient été exactement les mêmes.

Les températures moyennes ne sont voisines (9,5°) ou supérieures à 10° que de juin à septembre pour le *Polysticho-Abietum fagetosum* et seulement en août pour le *Polysticho-Abietum mnietosum*, ce qui est très peu par rapport aux associations de pelouses ou de landes correspondantes: six mois pour le *Centaureo-Brachypodietum* (Nègre 1969b, t. 26, p. 102) et pour le *Calluno-Violetum* (Nègre 1970, t. 22, p. 96), quatre pour le *Rhodoreto-Hylocomietum* (Nègre 1970, t. 11, p. 45). C'est un caractère important.

A 30 cm, les courbes suivent des trajets parallèles mais plus amortis, les m descendant moins vite et moins bas (zéro n'est atteint qu'en février) et n'atteignant les plus hautes valeurs qu'en août, ce qui supprime le palier de septembre-octobre.

A 1 cm de profondeur (fig. 6, p. 43) les variations sont plus rapides, les *M* atteints en juillet; les *m* de novembre descendent déjà près de zèro et même au-dessous. L'inversion observée entre les courbes des stations 8 et 11 en juin et septembre est due à l'exposition et à l'altitude: les versants ouest, moins encaissés, reçoivent en effet plus d'énergie l'après-midi et sont donc relativement plus chauds en fin de journée que les autres.

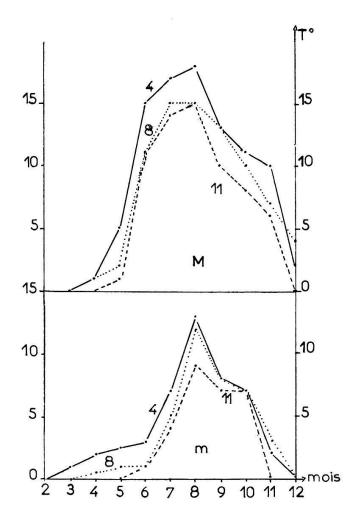


Fig. 5 Evolution annuelle des températures du sol à 15 cm de profondeur dans le *Polysticho-Abietum fagetosum* (4), thuidietosum (8), mnietosum (11); en bas: m; en haut M

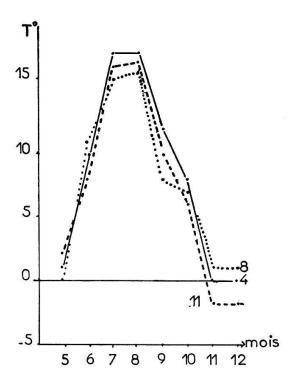


Fig. 6 Evolution des températures dans le sol du *Polysticho-Abietum fagetosum* (4), thuidietosum (8), mnietosum (11) à 1 cm de profondeur. Les mesures ont été faites le 3 ou le 4 de chaque mois au thermomètre-sonde bimetherm

2.2 Pédologie

Le Polysticho-Abietum s'étend sur les sols très voisins les uns des autres, mais où on peut tout de même reconnaître quatre types différents correspondant aux quatre sous-associations distinguées.

2.2.1 Le sol du *Polysticho-Abietum thuidietosum* est toujours établi sur un substrat d'origine morainique en place, nu ou ayant été recouvert d'une faible couche d'éboulis de pente. Il présente, en général, trois horizons supérieurs biogéniques totalisant à peu près 40 cm d'épaisseur.

Le premier, marron clair, immédiatement sous la couverture de mousse, est de nature variable suivant l'ancienneté du peuplement forestier: mais la plupart du temps, il est épais de 2 à 7 cm et il renferme, en volume, au moins 25% de racines – surtout d'herbacées; il a une structure grumeleuse dans sa partie inférieure, le reste étant formé par la litière de sapin⁶ plus ou moins décomposée. Les cailloux y sont rares et d'origine récente.

A₁ de 5 à 15 cm, marron clair, contient toutes les racines d'herbacées et de chaméphytes (15% en volume), les rhizomes de fougères et 29% de cailloux schisto-gréseux, de 3 à 5 cm de diamètre, usés aux angles, arrondis, à faces altérées et quelquefois percées de racines, sans cassures gélives visibles. Les

[△] On peut y reconnaître, suivant le cas, les divers sous-horizons A₀₀, A₀, F ou H, mais cela ne modifiant pas les caractères du reste du profil, ils ne seront pas décrits ici.

graviers, jusqu'à 5 mm de diamètre, sont très altérés, friables. La terre fine limono-sableuse contient de très rares sables quartzeux roulés. La matière organique, bien liée, forme des grumeaux solides à angles nets. La capacité de rétention est bonne, la perméabilité assez faible.

A₂ est épais de 10 à 20 cm, marron-jaune, renferme les principales racines de sapin ayant jusqu'à 1 cm de diamètre (10% en volume), la plupart des rhizomes de ronces et quelques-uns de fougères, quelques racines de myrtilles, 40% de cailloux plus gros usés aux angles, sans trace récente de gélivation, souvent traversés par les racines et profondément altérés dans la masse, comme les graviers qui se résolvent, à la pression, en un limon sableux jaune. La terre fine, un peu moins riche en limons fins, l'est davantage en sable fin; la matière organique est moins importante et corrélative d'une capacité de rétention et d'une perméabilité plus faibles; la structure est encore nettement grumeleuse, mais moins stable à angles mous.

A₃, qui peut atteindre 1 m de haut, est plus argileux (jusqu'à 30% d'argile) et un peu plus sableux; franchement jaune, il renferme uniquement des petites racines de sapin (1% en volume) et jusqu'à 75% de gros cailloux fortement usés aux angles; les graviers sont altérés et corrodés, comme les éléments fins; de nombreux quartz roulés et altérés sont présents. La matière organique est peu abondante, la structure instable, la capacité de rétention plus faible, la perméabilité mauvaise.

Au-dessous vient un éboulis morainique, renfermant, à côté des éléments gréseux et schisteux arrachés aux roches encaissantes, de nombreux éléments venus de la chaîne centrale.

Les pH, bas, croissent de haut en bas, comme les teneurs en fer.

2.2.2 Comme le précédent, le sol du *Polysticho-Abietum mnietosum* se forme aux dépens d'un substrat morainique, mais dans l'ensemble il est plus sableux. Sous la couverture de mousse et le A₀ d'épaisseur variable, A₁, beige foncé ou grisâtre, contenant la majeure partie des racines d'herbacées et la plupart des rhizomes, pauvre en cailloux très usés, offre une structure motteuse, une bonne capacité de rétention et une perméabilité satisfaisante. La matière organique abondante forme de petits agrégats assez friables et englobe de petits éléments minéraux très altérés; la terre fine est riche en sables fortement altérés et corrodés de toute nature, sauf les quartz roulés.

A₂, ocre clair, un peu plus caillouteux, épais de 40 à 60 cm, renferme les racines des buissons et du sapin. Les gros cailloux à contours émoussés sont peu altérés et peu corrodés; mais les graviers gréseux sont peu attaqués en profondeur et se résolvent en limon jaune. Les éléments les plus fins sont également très altérés, sauf les quartz roulés non éolisés. Des restes charbonneux sont visibles. La structure agrégée-grumeleuse ou motteuse, suivant les profils, est instable.

A₃, gris, renferme plus de 60% de cailloux, dont les plus gros sont peu altérés, les autres étant corrodés sur les faces par les racines, les graviers et la terre fine

Tableau 12 Analyse physico-chimique des sols du *Polysticho-Abietum* (l'astérisque représente le poids en % des racines); les lettres b et c après un nombre signalent que celui-ci se rapporte respectivement à un sol en «bosse» ou en «creux», cf. texte p. 47)

	:		1			1								
Fer		<u></u>	49	52	89	48	53	<i>L</i> 9	55		62		I	
C/N			31	30	ı	29	28	1	49		28		I	
z		% %	1,6	က	ı	4,1	2,3	I	1,7		0,4		ı	in .
Ma- tière	orga- nique	%	16	6	7	20	9	4	14b	7c	2,9b	1c	I	
Hd			4,1	4,2	4,3	4,9	4,7	4,3	q 9	5,7c	5,6b	5,30	5,2	
Capa- cité de	réten- tion à PF	2,8	51	45	ı	04	36	35	45b	35c	27b	24c	Ì	
Per- méa-	bilité sous 1 kg	cm/h	က	2,4	0,2	16,1	5,5	3,5	7,8b	2,5c	1,4b	0,5c	1	
Sables	gros	%	29	27	31	41	38	31	30		30		1	
Sał	fin	%	9	10	01	18	15	11	18		18		ľ	
Limons	gros	%	1	2	4	∞	9	4	6		9		Î	
Lim	flu	%	52	46	37	29	33	36	36		38		ij	
Argile		%	12	12	18	4	∞	18	7		∞		1	
Terre		%	*89	*65	53	*89	47*	37*	45*		20 *		5	1
Cail- loux		%	29	9	71	30	20	62	52		64		> 95	
Hori- Profon- Cail-	1	сш	0-15	15–30	30-95	0-5	5-50	50-110	0–15		15-80			
Hori-			Aı	A_2	A ₃	Aı	A_2	A ₃	A_1		A ₂		AC	
			Station 8	Polysticho-	Abietum th.	Sation 11	Polysticho-	Abietum mn.	1	Station 4	Polysticho-	Abietum fag.		

présentant les mêmes caractères que ceux du A₂. La structure est fondue; la capacité de rétention et la perméabilité sont encore bonnes. Les racines des arbres sont encore présentes. Au-dessous vient la masse morainique, diversement épaisse suivant le lieu et la pente.

Les teneurs en fer total, à peu près identiques à celles du sol précédent, décroissent du haut en bas du profil, comme les pH.

La comparaison entre les deux sols ci-dessus montre que, sur une roche mère sensiblement identique (seules diffèrent notablement les teneurs en matière organique, et pour cela sans doute les capacités de rétention et la perméabilité) se différencient des horizons bien distincts surtout par leurs propriétés physiques: ceux du *Polysticho-Abietum thuidietosum* sont nettement plus limono-argileux, moins perméables, à capacité de rétention plus élevée, malgré une teneur en matière organique plus basse, et ont un pH plus bas; les teneurs en carbone de la matière organique y sont également à peu près trois fois plus faibles que dans le *Polysticho-Abietum mnietosum*.

2.2.3 Le sol du *Polysticho-Abietum fagetosum* se développe très généralement sur des éboulis de pente ennoyant un relief schisteux ou calco-schisteux. Ces éboulis contiennent à la fois des éléments arrachés aux substrats situés plus haut sur le versant et des matériaux étrangers, restes de plages morainiques latérales vraisemblablement würmiennes.

Sous la couverture de mousse, qui peut atteindre 15 cm d'épaisseur, le A_1 et le A_0 , épais de 15 cm, brun très foncé, renferment à peu près 30% (en volume) de racines et 40 à 45% de terre fine, mélangée à du cailloutis schisteux d'origines diverses, très fortement altéré et délité par le gel. Les graviers sont également très altérés dans la masse, arrondis aux angles. La terre fine sablo-limoneuse ne contient que de très rares sables quartzeux très roulés. La matière organique, abondante, est très bien liée; les agrégats grumeleux, cubiques, assez durs, ont une solide microstructure; la capacité de rétention est bonne, comme la perméabilité.

 A_2 , épais de 60 cm à 1 m, brun plus clair, est plus pauvre en racines (surtout celles de sapin); avec 45 à 50% de terre fine, il est toujours plus humide que A_1 ; il contient les mêmes cailloutis et graviers, mais ni gélivés ni altérés. Les éléments schisteux et calcaires sont, par contre, infiniment plus corrodés-altérés et se résolvent en poussière à la pression; les sables quartzeux, plus nombreux, sont également usés arrondis. La terre fine, toujours sablo-limoneuse, à capacité de rétention et perméabilité faible, plus pauvre en matière organique, offre une microstructure friable en petites mottes légèrement prismatiques et à contours irréguliers.

Au-dessous vient l'éboulis de pente, constitué, dans le cas de la station 4 comme dans de très nombreux autres profils entre 100 et 1600 m d'altitude, par une succession d'au moins trois lits successifs: en haut une première couche, épaisse de 10 à 20 cm, de petits graviers de 1 à 2 cm de diamètre, très vivement gélifractés, sans altération faciale, mélangés à environ 10% de gros sables

fortement altérés dans la masse, usés aux angles et sur les faces, et à 10-11% de terre fine présentant les mêmes caractères que plus haut. La seconde couche, non organique, épaisse de 20 à 25 cm, est constituée de cailloux de 15 cm de diamètre et d'éléments de 3 cm environ, tous gélivrés, mêlés à 5% de terre fine à très rares éléments roulés, à capacité de rétention faible mais très perméable (0,5 cm/heure). Enfin la troisième couche, mesurant au moins 80 cm, sans terre fine (1%), est formée d'une accumulation de cailloutis et de cailloux de 15 à 30 cm d'origine très diverse, y compris des granites et des éléments à «rubis» du Perdiguero.

Le pH décroît de 6 à 5,6 et remonte un peu dans le quatrième horizon (une mesure a même donné 5,8, mais c'est l'exception). Le fer total croît au contraire de haut en bas du profil, attestant un certain lessivage.

Tous ces chiffres sont valables pour les parties de terrain «en bosse». Dans les creux, si les éléments macrophysiques sont relativement peu variables, on enregistre une baisse de la capacité de rétention et de la perméabilité, corrélatives des plus faibles teneurs en matière organique, des teneurs en fer plus faibles en profondeur, dues au lessivage plus intense, et des pH généralement plus bas de trois dixièmes d'unité en A_1 et A_2 . Les différences ressortent bien du tableau 12, page 45.

Si on compare ce sol avec les deux précédents, on relève, surtout du point de vue physique, une plus grande teneur en cailloux des horizons supérieurs, le troisième étant constitué sur éboulis de pente et non sur moraine en place, des pH plus élevés, des capacités de rétention plus faibles dans l'ensemble. Du point de vue chimique, les teneurs en matière organique sont inférieures, mais les C/N infiniment supérieurs, au moins pour l'horizon A, les teneurs en carbone y étant intermédiaires entre celles du sol à *Tuidium* et celle du sol à *Mnium*.

Sur un plan plus général, il faut remarquer que la granulométrie manifeste toujours le «V» caractéristique de tous les sols décrits jusqu'ici, les limons grossiers offrant des valeurs très inférieures aux autres. Ce caractère est spécialement visible dans l'horizon A₃ des deux premiers sols, horizon très proche de la moraine: comme ces deux sols proviennent de deux vallées éloignées (flanc nord de la vallée d'Oueil, 1150 m d'altitude, flanc ouest de la vallée de Goule-de-Courbe, 1500 m d'altitude), on peut en conclure à l'identité de la moraine laissée sans doute par le même glacier et à l'identité des matériaux de départ des deux sols. Si l'un est maintenant plus argileux que l'autre, c'est certainement dû à un facteur extérieur au sol et que traduit la végétation: c'est l'eau de ruis-sellement de surface qui, absente du sol à *Thuidium*, lave en permanence le sol à *Mnium*.

2.2.4 Les sols du *Polysticho-Abietum quercetosum* semblent voisins de ceux du *Polysticho-Abietum fagetosum*, mais ils sont squelettiques: l'horizon A_0 manque et les horizons A_1 et A_2 , souvent fondus en un seul, ne dépassent pas, en tout, 30 cm d'épaisseur; ils reposent en outre directement sur le schiste. L'abondance du noisetier y signe une possible et lointaine empreinte humaine.

Tous ces types de sols à C/N élevé avec faible lessivage de l'argile et du fer, mais sans horizon B humique ou ferrugineux, semblent encore appartenir au groupe des sols de montagne à légère tendance podzolique.

2.3 Nuances écologiques

Après avoir ainsi passé en revue les caractères climatiques et pédologiques généraux des trois principales sous-associations, il convient d'examiner à quoi correspondent les divers aspects floristiques définis plus haut.

2.3.1 Dans le *Polysticho-Abietum thuidietosum* les aspects les plus pauvres, où *Oxalis* est à peu près seul dans la strate herbacée, se rencontrent dans les plus vieux peuplements absolument fermés, où l'éclairement ne dépasse jamais au cours de la journée, même en plein été, 600 lux; en outre, si la violette est présente ou le galliet, c'est que le sol conserve en surface une couverture de détritus ligneux non encore totalement intégrés à la litière, celle-ci ne dépassant pas 3 à 4 cm d'épaisseur et recouverte par une épaisse toison de mousse, si la myrtille se joint à lui: c'est sur un sol à horizons A_1 et A_2 fondus en un seul avec structure un peu plus ferme.

L'abondance de la digitale signe un ancien emplacement de coupe ayant fortement augmenté la lumière pour un temps et entraîné l'introduction des ronces, fraisier, etc.; mais celles-ci ont disparu avec le temps et la digitale seule se maintient. La présence du groupe Blechnum-deschampsie-myrtille annonce un sol à trois horizons seulement: A_0 , A_{1-2} , A_3 , à pH ne dépassant pas 4 dans A_{1-2} , avec éclairement jamais supérieur à 600 lux. Le groupe Deschampsia-doronic-Monotropa annonce un A_0 épais d'au moins 6 à 10 cm, l'éclairement restant inférieur à 600 lux. Dans ces deux derniers faciès le sol se maintient en outre autour de 80% d'humidité tout l'été. Dès que celui-ci dépasse ce seuil, apparaissent l'association aspérule-deschampsie-violette-véronique, si A_1 est bien drainé l'été et une couche de détritus ligneux ne renferme que de petits éléments, ou l'association deschampsie-galiet-pyrole-Dryopteris, quand de très gros éléments parsèment le sol, la litière étant peu épaisse dans les deux cas.

Enfin, lorsque la lumière se maintient au moins 4 heures durant au-dessus de 800 lux et atteint souvent 2500 lux, l'association s'ouvre au groupe des ronces et des mésophiles.

La sensibilité de ces groupes écologiques est très grande. Les exemples en sont multiples. Quand, par exemple, on descend du Maïl de la Coume vers Gouron, on est surpris de constater combien le sous-bois de la très belle sapinière qui couvre la grande niche de nivation séparant le Sarrat d'Osque du Maïl de la Coume lui-même est varié. Outre ses aspects normaux à Lysimachia ou Rubus, on voit se répéter trois fois l'alternance Polysticho-Abietum mnietosum à luzule – fougères femelles et mâles – saxifrage, sur les pentes humides mais bien drainées à petits cailloux, puis le Polysticho-Abietum mnietosum à Impatiens sur les replats très humides, limono-argileux, sans cailloux mais avec beaucoup

de matière organique, auquel succède vers le bas le *Polysticho-Abietum thuidie-tosum* à *Deschampsia*-galiet-pyrole-*Dryopteris*, ou à pyrole-*Dryopteris* seulement, sur des accumulations de gros cailloux et blocs fortement drainées. Chacune de ces alternances est établie sur une niche de nivation secondaire avec ses trois éléments caractérisés: pente, petit replat et laissé frontal (fig.7).

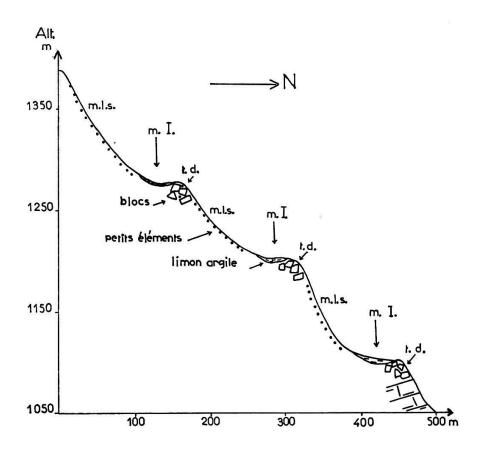


Fig. 7 Répartition du *Polysticho-Abietum thuidietosum* à *Dryopteris* (t.d.) sur blocs, du *Polysticho-Abietum mnietosum* à luzule et saxifrage (m.l.s.) sur éléments fins, du *Polysticho-Abietum mnietosum* à *Impatiens* (m.I.) sur limon et argile des replats

2.3.2 Dans le *Polysticho-Abietum mnietosum*, surtout différencié par l'abondance des hygrophytes, le sol est continuellement, ou presque, à saturation et, dans de nombreux faciès, l'eau coule en surface ou suinte une bonne partie de l'été.

La luminosité est presque toujours supérieure à 800 lux.

Les peuplements les plus vieux en sol humide mais situés sur des bosses topographiques et donc bien drainés, à pH voisin de 4,5 en surface, jouissant d'une lumière très faible pénétrant subhorizontalement à travers les troncs,

offrent un aspect voisin du *Polysticho-Abietum thuidietosum* où domine *Pleuro-zium* et le doronic.

Si le pH est plus haut, toujours dans les mêmes conditions, mais le sol contenant des petits cailloux, l'éclairement étant supérieur à 1500 lux, s'installe le groupe aspérule-lierre-fraisier, etc. ou bien, s'il est compris entre 1500 et 800 lux, le groupe à luzule-fougères femelle et mâle-saxifrage.

Sur les sols mal drainés, à saturation presque toute l'année, s'installe le groupe *Impatiens-Sanicula*, soit avec tilleul et mercuriale si le pH est légèrement supérieur à 5 en A₀ et A₁, soit avec *Circaea-Orobus* dans le cas le plus fréquent, soit avec *Sonchus-Plumieri* dans les vieux peuplements sur flancs de thalweg soumis à un bon drainage mais à un ruissellement quasi permanent; la présence du sorbier et du chèvre-feuille témoigne d'un état ancien clairière.

Le terme de plus grande humidité avec saturation et ruissellement en surface permanents est atteint lorsque apparaît le groupe Scrophularia-Circaea-Sonchus-Valeriana, spécialement lié aux Plagiotheca; lorsque le framboisier est abondant, il correspond en principe à l'accumulation, sur le sol proprement dit, d'une couche épaisse de débris ligneux et de quelque matière azotée animale.

Le groupe framboisier-ortie-sureau manifeste d'ailleurs cette dernière tendance poussée.

Enfin, l'apparition à côté d'Adenostyles et de Sonchus ou de tout autre hygrophyte du groupe Agrostis-Orysopsis-Melandryum signale une ouverture sensible par le pâturage; les sentes suivies par le bétail ne sont plus recouvertes par la mousse ou la litière, A_1 est entamé: les conditions sont réunies pour que se déclenche la solifluction.

2.3.3 Le Polysticho-Abietum fagetosum se subdivise, on l'a vu, en deux variantes, l'une à sapin, l'autre à hêtre et sapin, correspondant non à des états successifs de la forêt, comme on pourrait le croire, mais à deux grandes nuances climatiques: celles des versants nord frais et moins lumineux l'été, où les ascendances de la mi-journée sont faibles et peu fréquentes, celle des autres versants plus chauds, plus lumineux, où les ascendances sont plus fortes et journalières. L'homme n'a aucune action dans leur constitution: elles sont l'expression d'un véritable équilibre entre végétation et climat. Au nord, le sapin élimine le hêtre comme espèce dominante; ailleurs, celui-ci a une force de concurrence suffisante non pour le dominer totalement, mais pour se mêler à lui en proportions importantes. Et c'est sur ces versants non exposés au nord que peuvent s'observer des stades alternés à dominance de hêtre ou de sapin: un stade à hêtre dominant peut, par exemple, s'installer dans une trouée accidentelle dans le boisement de sapin; sous son couvert, le sapin peut alors se réinstaller puis devenir plus ou moins dominant ensuite.

Différents par leur climat, les deux biotopes le sont aussi par le sol. Le tableau 5, page 27, montre que là où domine le sapin, les acidiphiles dominent les neutromésophytes et que là où le hêtre l'emporte, c'est l'inverse. Avec le sapin vont aussi les sciaphiles et les plantes aimant les sols constamment frais,

avec le hêtre les thermophiles supportent les variations thermiques du sol et aussi les héliophiles d'altitude. Ainsi se trouvent dégagées les grandes lignes écologiques des deux variantes: les nombres suivants les précisent. Dans la variante à sapin, l'hygrométrie ne descend jamais en été au-dessous de 65% après 12 heures; dans la variante à hêtre, elle y descend un jour sur deux. La température de l'air reste au-dessus de 16° dès 13 heures et jusqu'à 17 heures 30 dans la variante à hêtre; elle n'est qu'à 14° dans la variante à sapin. L'éclairement est au-dessus de 4000 lux pendant la même période avec le hêtre, nettement au-dessous avec le sapin.

Outre ces différences, les variations de détail se reflètent fidèlement dans la composition du cortège floristique.

Dans le Polysticho-Abietum fagetosum à sapins, Salix aurita signale une humidité édaphique très marquée, mais un drainage satisfaisant, Sonchus-Plumieri indiquant toujours le ruissellement d'été en surface. Le groupe Lysimachia-Valeriana-Adenostyles ne s'établit que si l'humidité édaphique est permanente et le sol suintant en été. Deschampsia abondant seule, correspond à de très vieux peuplements sur horizon superficiel sans cailloux, à pH voisin de 5 (et même moins par plaque). Le groupe Luzula-Polystichum spinulosum indique un sol bien drainé; le groupe myrtille-pyrole-fougère femelle signale à la fois un pH bas, une teneur en argile plus haute dans les premiers 20 cm et souvent un mélange des deux horizons A₁ et A₂. Le groupe de la digitale-Prenanthes ronce de Koeler s'établit dans les clairières consécutives à la coupe ou accidentelles. Enfin, l'apparition simultanée dans le cortège de l'euphorbe et du lierre indiquera que le Polysticho-Abietum fagetosum est à sa limite écologique inférieure, le milieu de la hêtraie ou de la corylaie étant près de se réaliser.

Dans le Polysticho-Abietum fagetosum à hêtre, l'abondance de la myrtille indique toujours le mélange des horizons A_1 et A_2 ; la présence du groupe mélampyre-fraisier-géranium correspond à l'ouverture du peuplement, celle d'Adenostyles à des conditions accrues d'humidité édaphique, etc.

II. B. Fagetum (hêtraie)

Si le sapin peut être présent en vallée d'One de 700 à 1800 m, c'est surtout au-dessus de 1000 m qu'il trouve son optimum; au-dessous, et dans cette zone, sur certains terrains et en versant nord, il cède le pas au hêtre qui devient l'espèce dominante. A cette exposition: les hêtraies forment une bande assez dense, lorsque le terrain s'y prête, entre 750 et 1000 m; à l'est, elles se retrouvent entre 1000 et 1450 m; à l'ouest, elles vont de 1150 m environ à 1500 m et au sud, on ne les trouve qu'au-dessus de 1250 m. Vers le haut, les hêtraies pures – on le sait depuis GAUSSEN (1926) – s'enrichissent partout en sapin, puis passent à la sapinière à hêtre avant d'être totalement remplacées par le *Polysticho-Abietum*.

1. Floristique

Le Fagetum est nettement distinct de l'association précédente.

1.1 Variations

Le tableau 13 (pochette in fine) réunit vingt relevés typiques des divers aspects revêtus par les hêtraies de l'One. C'est assez dire la diversité morphologique et écologique de ces formations dominées par le hêtre. D'une hêtraie pure à viorne, anémone, chrysanthème, fraisier sans semis ni régénération avec ou sans Luzula multiflora, on passe à la hêtraie à Deschampsia en voie de régénération, sans ou avec myrtille, sans ou avec Lathraea, avec ou sans bouleau. Vient ensuite le groupe des hêtraies à sapin, avec ou sans semis et régénération de hêtre ou de sapin, avec ou sans myrtille, avec ou sans chêne, avec lierre et houx, avec ou sans Oxalis, Prenanthes, Asperula odorata. Quand on est en présence d'une futaie mixte hêtre-sapin, il est fort difficile de savoir si celle-ci appartient à la hêtraie ou à la sapinière: les seuls indicateurs de hêtraie sont la pauvreté du cortège floristique, l'absence du groupe des fougères, la rareté des mousses. Ce caractère de pauvreté peut être poussé à l'extrême, la forêt n'étant plus constituée que par une haute strate de gros hêtres - ne laissant aucun autre végétal, si ce n'est quelques-uns de leurs propres semis subsister au-dessous d'eux.

On pourrait ajouter encore des distinctions suivant qu'abonde (comme dans les environs d'Artigue-Ardoune et de Gouron) ou que manque le tilleul, que sont bien représentées Scilla Lilio-Yacinthus ou la mercuriale. On observe souvent aussi un faciès à fougères, circée, Lysimachia, Adenostyles, directement dérivé du Polysticho-Abietum.

Il faut ajouter, aux phanérogames et cryptogames du tableau, les représentants suivants de la mycoflore supérieure: Ammanita pantherina, Boletus edulis, B. satanus, Cantharellus cibarius, Clitocybe nebularis, Cortinarius varius, Russula aurata, R. integra, Tricholome Georgii. Une espèce de mousse, Pogonatum urgineum, et le très joli Peltigera canina f. prolifera peuvent aussi être récoltés dans le Fagetum âgé.

A regarder l'ensemble du tableau (colonnes et texte infracolumnaire), on éprouve un certain étonnement: les acidophiles sont abondants, les neutro-mésophiles également, les xérohéliophiles (Leucanthemum, etc.) y sont présents, comme les hygrosciaphiles (Ranunculus platanifolius, par exemple). Le cortège comprend aussi bien des espèces du Quercion pubescentis (Daphne Laureola) que du Quercion roboris (Hypericum pulchrum), du Fagion (Neottia Nidus-Avis) que du Piceion (Vaccinium), du Rubio-Fagetum, du Carici-Fagetum calcicole que du Luzulo-Fagetum acidiphile, du Melico-Fagetum, de l'Ilici-Fagetum, du Saxifrago-Fagetum ou du Fago-Scilletum atlantique⁴, etc.

[△] Pour ces caractéristiques on se reportera à Braun-Blanquet (1967), Fullekrug (1967), Rivas-Martinez (1968), Moor (1960), Noirfalise (1962 et autres), Neuhauslova-Novotna (1964).

Cet embarras reflète bien la difficulté rencontrée pour classer correctement les hêtraies de la région. Le problème ne peut être résolu dans le cadre de cette étude: elle porte sur un territoire beaucoup trop restreint pour la diversité apparente de l'association. Bien que disposant d'un bon nombre d'autres relevés des régions voisines (vallées de la Garonne, des Gaves, du versant espagnol), je préfère adopter le terme global de Fagetum pour ne pas compliquer la systématique phytosociologique. Ce Fagetum se différencie de tous les autres par la présence de Lilium pyrenaicum, à côté de L. Martagon, Cardamine impatiens, Rubus Koeleri, Crepis lampsanoides qui sont à peu près tous vicariants d'autres espèces; il se rapproche assez du Fago-Scilletum par la présence de Scilla Lilio-Yacinthus, mais cette espèce atlantique qui craint à la fois trop la sécheresse et trop la chaleur, semble se rattacher en One davantage au Polysticho-Abietum dont elle caractèrise la sous-association à hêtre, qu'au Fagetum lui-même.

Le tableau d'association ne compte, dans ses colonnes, qu'une quarantaine d'espèces qui sont les plus fréquentes dans les relevés; il s'y en ajoute une cinquantaine d'autres moins courantes, mais dont certaines jouent un rôle sociologique important (celles qui sont marquées d'un astérisque et qui se rencontrent pour la plupart dans le relevé 764, bon représentant du Fagetum pur); d'autres encore, comme Festuca heterophylla, Milium effusum, Lamium Galeobdolon ou L.maculatum, Stellaria media, qui ne sont pas sur le tableau, peuvent aussi s'y trouver. Les 40 premières, dont 2 fougères, appartiennent à 39 genres et 23 familles, les composées viennent en tête avec 5 espèces, puis les apétales avec 4, les rosacées et les scrophulariacées avec 3 seulement. Si, outre les 5 mousses, on compte les accidentelles, les 92 phanérogames et fougères (7 espèces) présentes dans l'association appartiennent à 84 genres et 35 familles; les composées sont encore au premier rang avec 8 espèces et 8 genres, puis viennent les graminées et les rosacées avec 7 espèces et 6 genres, les ombellifères avec 5 genres et 5 espèces, les scrophulariacées avec 4 genres et 5 espèces, les liliacées avec 4 espèces et 4 genres et les papilionacées avec 4 espèces et 3 genres. Le Fagetum est ainsi moins riche que le Rhododendro-Betuletum et que le Polysticho-Abietum. Il l'est infiniment moins également que les diverses associations à hêtre décrites des autres parties de l'Europe. Cette pauvreté est un des caractères les plus frappants de l'association.

Elle va de pair avec une aire minimale de 60 à 80 m² pour seulement 15 espèces dans la hêtraie pure et 50 à 60 m² pour 20 espèces dans la hêtraie à sapin. Ces chiffres et les considérations précédentes montrent bien que cette dernière ne peut être rattachée au *Polysticho-Abietum*.

La situation du Fagetum lui vaut de présenter une foule de passages latéraux avec la plupart des associations et des formations environnantes: la chênaie-hêtraie, la corylaie-hêtraie, la bétulaie-hêtraie à orme et tilleul et, bien entendu, tous les passages gradués vers la sapinière pure peuvent être décrits. Ils représentent, soit des mélanges territoriaux dus à la juxtaposition de conditions écologiques, soit des stades d'évolution en marche vers le climax. Il ne semble pas utile de les décrire.

1.2 Morphologie

Du point de vue morphologique, le Fagetum ne se présente nulle part sur de grandes étendues comme une futaie équienne. Les peuplements sont en effet traités depuis longtemps en futaie jardinée, ou existent naturellement sous cette forme, les semis et les régénérations ne pouvant pratiquement s'installer que dans les clairières consécutives à la disparition de quelques arbres. A l'état adulte, la forêt pure ne possède sous les arbres de 30 à 80 cm de diamètre, hauts de 10 à 20 m, à couronnes jointives et systèmes racinaires étroitement intriqués ou même associés, comme ceux de la chênaie (fig. 9, p. 70), qu'une épaisse couche de litière où s'enracinent quelques rares et chétives Deschampsia. Sur les pentes fortes, le sol est à peu près nu, les racines courant à sa surface, la litière se rassemblant dans les creux ou entre les racines. La futaie claire, pure ou non, est au contraire pluristratifiée, tous les stades existant en sous-bois depuis le semis de l'année jusqu'à l'arbre adulte. Jamais, quels que soient l'âge et le type de peuplement, ne peut s'individualiser une strate muscinale, sauf sur les blocs rocheux dépassant sensiblement la surface du sol ou sur la base des troncs.

1.3 Biologie

Du point de vue biologique, il n'est pas utile d'insister sur la grande capacité du hêtre à rejeter; c'est la même en One qu'ailleurs.

Son tempérament vaut, par contre, la peine qu'on s'y attarde. Subsistant à l'état jeune dans la sapinière mixte aussi bien que dans la corylaie, il a, c'est certain, une nette disposition sciaphile. Mais son abondance dans les clairières naturelles des sapinières et sa grande extension sur leurs bordures et aux dépens des prairies, extension uniquement limitée par l'homme ou ses troupeaux, manifeste au contraire un tempérament on ne peut plus héliophile. Par ailleurs et dans certaines conditions, parfaitement résistant au froid, puisqu'il peut monter en limite supérieure de la sapinière, il se montre tout à fait apte à concurrencer le chêne ou l'Ulmo-Tilietum des moyennes altitudes, manifestant ainsi une certaine thermophilie. Les schistes, les calcaires, l'argile, la molasse bleue lui conviennent. Cette relative rusticité, qu'il partage avec les individus vivant en Espagne au sud de la chaîne, contraste avec le tempérament qu'on lui connaît d'ailleurs. Sans doute faut-il la mettre en relation avec les qualités de son écorce: fort épaisse, rugueuse, se reformant rapidement quand on l'altère, elle protège bien l'arbre de l'insolation directe, du froid, de l'évaporation et lui permet sans doute d'être aussi bien héliophile que sciaphile. Le hêtre des Pyrénées atlantiques, celui des gaves, qu'on peut observer sur calcaire, comme celui de l'Ariège, a au contraire une écorce lisse et beaucoup plus fine, ce qui semble bien correspondre à un tempérament plus strictement sciaphile.

Pour tenter de cerner ces exigences de plus près, de très nombreuses mesures d'accroissement en diamètre et d'élongation ont été effectuées sur des hêtres coupés en 1969/70 entre 1300 et 1500 m d'altitude à l'exposition nord en forêts

d'Oueil et de Superbagnères, tant au milieu des massifs et sur les lisières qu'au sein des peuplements: les chiffres sont spécialement significatifs pour les jeunes arbres où la concurrence ne joue pratiquement pas et où seul l'éclairement peut être mis en cause.

Tableau 14 Elongation et accroissement du hêtre en clairière et en peuplement dense (entre parenthèses le nombre d'arbres comptés pour chaque catégorie; l'élongation des plus grands arbres a été comptée sur les branches accessibles depuis le sol)

Age (ans)	10	17	25	50	
Elongation (cm):	clairière	7 (15)	9 (9)	15 (10)	17–25 (17)
	peuplement dense	4 (15)	4 (9)	4 (16)	7 (19)
Accroissement (mm):	clairière	0,6-0,7 (18)	1,9 (15)	2,8 (7)	2,9 (2)
	peuplement dense	0,3 (20)	0,6 (15)	1 (9)	2 (6)

Il est bien évident que l'âge des arbres influe sensiblement sur leur accroissement moyen en diamètre: les chiffres réunis dans le tableau 15, établis par LAVIGNE DU CADET (comm.verb.) pour la forêt de Superbagnères, montrent bien que plus l'arbre est âgé plus il peut s'accroître (à 150 ans un arbre gagne près de 5 mm par an; à 15 ans il ne gagne pas beaucoup plus de 1,5 à 2 mm).

Tableau 15 Accroissement moyen du hêtre en forêt de Superbagnères pendant la décennie 1957-1967

Diamètre (cm)	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75
Nombre d'arbres	60	65	47	67	42	28	48	55	30	43	39	30
Accroissement total (mm)	1164	1288	1358	1876	1384	1068	1834	1940	1216	1784	1816	1248
Accroissement moyen par an (mm)	1,94	1,981	2,889	2,800	3,295	3,814	3,820	3,527	4,053	4,148	4,656	4,760

Au-dessus de 1500 m, les élongations et les accroissements sont plus faibles, jusqu'à ne plus atteindre, aux environs de 1800 m, que 1 mm par an sur les plus gros arbres.

Par l'interdatation des anneaux sur les hêtres abattus de 1967 à 1970, on a essayé d'approcher l'âge des arbres: dans l'ensemble, on peut admettre 150 ans pour un diamètre de 0,75 cm à 1,20 m du sol, 35 ans pour 20 cm environ.

Ces comptages ont mis en lumière une séquence d'accroissement constante pour des arbres situés en bordure de tous les peuplements et dont la souche mesurait en février 1970 et à 0,30 m du sol 72-75 cm de diamètre.

Tableau 16 Accroissement moyen de quelques vieux hêtres durant les 80 dernières années

Années	1890–1926	1927–1933	1934–1949	1950–1960	1961–1970
Accroissement moyen par an	0,6 cm	0,7 mm	0,4–0,5 cm	0,9 mm	0,4 cm

Elle permet de retrouver (tableau 16) une période d'accroissement très réduit en 1927-1933 correspondant, aux erreurs de comptage près, à la période sèche mise en évidence pour les sapins (p. 35) et une période plus courte d'accroissement plus faible autour des années 1950-1960. L'année 1966 se signale par ailleurs par un accroissement extrêmement faible.

On peut donc conclure de ces observations que le climat des guarante dernières années a été marqué, dans la région, par une alternance à peu près régulière de deux périodes «arides» et de deux périodes plus favorables, succédant à la longue période assez stable de la fin du XIXe et du début du XXe siècles. Mais il est très difficile de préciser la signification de cette aridité (cf. p. 70, Teucrio-Quercetum). Les renseignements climatiques contenus dans le Mémorial de la Météorologie nationale (GARNIER 1967), sous la rubrique des grands étés, permettent d'accorder quelque crédit à l'hypothèse: c'est dans la période 1921-1933 qu'on rencontre les plus hautes températures jamais enregistrées à Toulouse et pendant les plus longues périodes (44° en août 1923, soit le M absolu pour le territoire français, et très souvent 38,9°, alors que pour la ville le M moyen est de 26,8°, des périodes de 27 jours consécutifs à plus de 30° s'étant produites). Les étés de 1949-1959 se sont également signalés par une chaleur et une sécheresse plus importantes que la moyenne, mais cependant moins accusées que les précédentes. Pour les hivers, aucune corrélation n'est possible, si ce n'est, d'après les archives de quelques communes, la constatation de grands froids et de très abondantes chutes de neige en 1921, 1924, 1925 et 1928/29 qui ont causé de graves dégâts aux forêts.

Chaque année, le hêtre ne sort de son long repos hivernal que dans la seconde quinzaine de mars: il a des bourgeons de 1 cm fin mars, de 1,5 à 2 cm fin avril; le débourrage a lieu 10-15 jours après et un mois plus tard 2 à 3 feuilles sont apparues; elles sont 7 à 8 à la mi-juin; l'arbre fleurit alors avant le premier ralentissement de croissance; en juillet, la croissance reprend et dure sans interruption jusqu'à la période sèche de septembre. Fin mars, dès que la température du sol est à 5°, Arum et Anemone poussent leurs premières feuilles. En même temps fleurissent les scilles, la mercuriale, l'hellébore, les primevères et Aspledium spinulosum qui garde ses frondes tout l'hiver. Les myrtilles restent généralement en repos jusqu'en début mai; à la fin du mois, les nouveaux rameaux

ont de 4 à 6 cm, mais demeurent sans fleurs et sans feuilles jusqu'au 10-15 juin: elles accusent ainsi un retard sensible par rapport au *Polysticho-Abietum*.

C'est seulement fin mai que le reste des herbacées met ses hampes florales. La floraison survenant, mais pas chaque année, en août.

Le spectre biologique brut (tableau 17, p. 57) est riche en nanophanérophytes et en hémicryptophytes dressés, mais il est spécialement appauvri en hémicryptophytes en rosette et en géophytes, l'absence des mousses est remarquable. Les différences sont sensibles avec les autres hêtraies de l'Europe moyenne.

Le spectre biogéographique, pauvre en orophytes et endémiques, appauvri en espèces circumboréales, voit une hausse importante des pourcentages d'éléments européens et un notable contingent de subatlantiques. La tendance marquée par le *Polysticho-Abietum* par rapport au *Rhododendro-Betuletum* s'accentue ainsi.

Tableau 17 Spectres biologique et biogéographique du *Fagetum* (dans la première colonne les % établis sur les relevés du tableau, sans tenir compte des espèces marquées d'un astérisque dans la liste des plantes peu fréquentes, dans la seconde les % obtenus avec elles)

Types biologiques			Eléments biogéographiques	S	
Phanérophytes macro nano lianes Chaméphytes frutescents Hémicryptophytes dressés rosettes cespiteux couchés Géophytes rhizomes tubercules bulbes Thérophytes Parasites	25 7 13 5 8 43 23 2 8 10 15 10 5	21 9 3 9 40 23 1 6 10 24 16 5 3	Orophytes	14 2 5 7 23 26 18 2 11 2 2	15 1 5 9 21 28 18 1 8 5 3 1

Cette tendance des deux spectres se maintient (bien qu'un peu moins nette pour les géophytes) si on tient compte, comme il est fait dans les secondes colonnes du tableau 17, des espèces qu'on rencontre couramment en hêtraie, mais qui sont présentes moins de quatre fois sur le tableau d'association. Le Fagetum apparaît ainsi comme la plus européenne et la plus atlantique de nos forêts et, sur le plan du peuplement, probablement comme la plus anciennement établie.

2. Ecologie

L'association, on l'a vu, constitue le climax à la partie inférieure de l'étage montagnard dont la sapinière est l'élément le plus alticole. Ce climax, relativement thermophile, se réalise aussi bien à basse altitude sur les pentes nord que sur les versants regardant l'est ou l'ouest à la plus haute altitude, pourvu que soient satisfaites certaines conditions microclimatiques précises.

Le Fagetum n'est nullement inféodé aux placages morainiques, aux éboulis de pente comme la sapinière, à la moraine würmienne comme l'Ulmo-Tilietum, ou aux affleurements rocheux comme le Teucrio-Quercetum: tous les substrats lui conviennent, depuis les plus meubles jusqu'aux plus rocheux, schistes ou calcaires.

2.1 Microclimat

Le microclimat a été suivi régulièrement dans les trois stations suivantes: les Tups (station 7), située au nord de Mayrègne, à 1340 m d'altitude, sur un versant incliné à 50%, tourné vers l'ouest; Bois de la Coume de Salie (station 9), au sud de Caubous, à 1400 m d'altitude, sur une pente inclinée au sud-sud-est à 40%; le Bois de Bédourède (station 10), située à 1500 m d'altitude, près des Agudes, sur une pente est de 45%.

Les températures de l'air n'ont été mesurées sous couvert régulièrement qu'à la station 9; leurs valeurs sont reportées dans le tableau 18 ci-dessous. Pour les stations 7 et 10, une ou deux mesures ponctuelles ont été effectuées chaque mois et comparées aux valeurs obtenues au même moment pour la station 9. En général, les versants est ont des températures à peu près identiques à celles des versants sud, mais l'amplitude annuelle est plus forte d'un demi-degré. Les versants ouest sont très voisins aussi, mais pour la station 10, M et m sont un peu plus bas (dans l'ensemble, 2 à 3 °C), les M d'été étant du même ordre. Le contraste thermique, plus limité, entraîne la disparition des thermophiles et l'apparition des espèces plus alticoles.

Tableau 18 Evolution annuelle des températures de l'air sous le couvert du hêtre en versant sud

Mois	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
\overline{M}	15	17	20	24	26	26	26	27	26	20	15	15
<i>m</i>	— 7?	?	—10	—3	2	2+	9	11+	10	7	0	—13

Comparé avec les températures relevées dans le *Polysticho-Abietum*, *M* est toujours plus élevé, mais l'amplitude entre avril et octobre est plus grande: les *m*, comparables à ceux du *Polysticho-Abietum* en été, sont plus bas le reste du

temps, ce qui traduit l'influence du couvert différent. Sous abri, hors du couvert, les températures ont été identiques à celles indiquées sur le tableau 10, page 39. Ces différences s'expliquent aisément: après chaque chute de neige, par exemple, la différence entre soulanes et ubacs atteint couramment 15° en milieu de matinée; des ascendances se produisent constamment de 10 à 15 heures uniquement en soulane et l'air froid des cimes coule plus rapidement, le jour tombé, sur les ubacs.

Au sol, les températures de l'air sont bien différentes de celles des versants nord et sont voisines de celles indiquées pour le Calluno-Violetum (Nègre 1970, p. 96), celles des sapinières au sol étant, dans l'ensemble, très voisines de celles du Vaccinio-Festucetum (Nègre 1970, p. 74). Ce sont ces températures au sol qui conditionnent directement – comme la luminosité d'ailleurs – l'installation et la vie des jeunes arbres. Ce sont elles qui déterminent la nature du manteau forestier, mais les températures à 1,20 m du sol sont pratiquement sans importance.

Comparés à ceux du *Teucrio-Quercetum*, les chiffres du tableau sont toujours inférieurs pour M, l'amplitude annuelle étant plus faible; pour m ils sont plus élevés l'été (effet tampon du feuillage) et identiques l'hiver.

Ces courbes de températures précisent bien la biologie du Fagetum par rapport au Polystico-Abietum et au Teucrio-Quercetum, biologie qui est parfaitement soulignée par la répartition des trois associations: à une même altitude, par exemple le long des ruisseaux de Sérias et de Gaouardès dans la vallée de Jurvielle, le Fagetum colonise, en versant nord, tous les sols bien drainés sur rocher calcaire en excluant le Polysticho-Abietum qui recouvre tout le reste des pentes, et, à l'exposition sud, il est lui-même systématiquement éliminé par le Centaureo-Brachypodietum à callune, témoins de l'ancien Teucrio-Quercetum à hêtre.

Des répartitions analogues, aussi schématiques, peuvent s'observer un peu partout, en val d'Astau par exemple.

Les températures de l'air varient aussi relativement peu pendant la journée: le tableau 19 indique l'amplitude pour le 17 août 1969.

Tableau 19 Marche des températures et de l'hygrométrie dans le *Fagetum* pendant la journée du 17 août 1969

Heures	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	20.15
Hygrométrie (%)	80	80	80	79	76	76	76	75	75	77	79	80	80	80	80
Température (°C)	15	15	15	16	18	20	22	23	23	22,	5 22	21	20	16	16

La figure 8, page 60, montre l'évolution annuelle des températures du sol. Pour les m, la station 10 s'écarte assez nettement des deux autres; pour les M, c'est la station 9, mais les écarts entre les trois stations ne sont pas grands. La

position sur l'horizon explique les m hivernaux plus élevés des versants est et les m estivaux supérieurs des versants ouest. Pour les versants exposés au midi, les M sont toujours inférieurs à ceux des autres, parce que le peuplement en haute futaie très âgée et dense établit un écran hautement efficace contre le rayonnement; l'épaisseur de la litière, ajoutée à la masse des ramifications aériennes de cette vieille forêt et à l'inclinaison des rayons, explique pour sa part les m assez hauts de mai et juin. D'après quelques mesures comparatives en forêt plus jeune, donc à écran moins dense, les M des versants sud sont supérieurs de 1 à 2° à ceux de la station 10 de mai à octobre, identiques à eux le reste du temps.

Si on compare ces courbes avec celles de la sapinière (fig. 5, p. 42), on voit que les m sont sensiblement les mêmes en août, mais qu'ils sont supérieurs en mai, juin, septembre, octobre, novembre et qu'ils ne descendent au-dessous de zéro qu'en décembre, janvier ou février, mais au lieu de s'y maintenir de

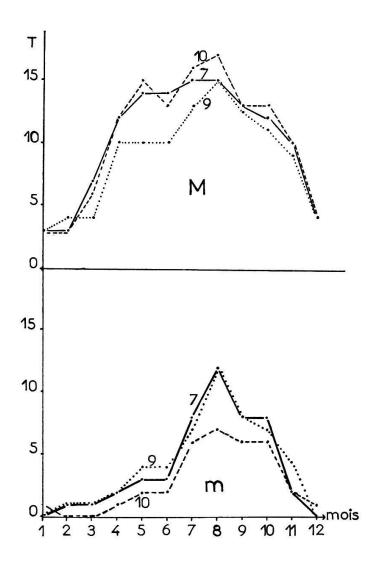


Fig. 8 Evolution annuelle des températures du sol à 15 cm de profondeur dans le *Fagetum* aux trois expositions: ouest (7), sud (9), est (10)

novembre à mai ou de décembre à février, m et M chuttent nettement entre août et septembre, comme en sapinière. Par ailleurs, si M ne monte pas non plus beaucoup plus haut en juillet-août (par suite du couvert qui tamise le rayonnement), il est beaucoup plus élevé de septembre à juin inclus et reste égal ou supérieur à zéro d'avril à novembre. Ce sont là des différences considérables qui traduisent à la fois le rôle protecteur joué par la litière en saison froide et celui du rayonnement direct fort sensible, tant que le couvert reste faible. Elles retentissent vivement sur la biologie, bien que la température moyenne n'y soit supérieure à $10\,^{\circ}$ C que quatre mois par an, comme en sapinière. Les températures varient l'été entre 2 et $3\,^{\circ}$ seulement, sauf par vent d'Autan.

L'humidité du sol demeure au-dessus de 80% durant toute l'année à 60 cm de profondeur, descend très souvent à 55% de la mi-juin à la fin septembre: la litière joue à la fois un rôle de puissant protecteur contre l'évaporation après les fortes pluies, mais s'oppose également à la pénétration des petites pluies d'été ou des condensations, qui ne mouillent que sa surface et sont immédiatement restituées à l'atmosphère. Ces baisses importantes d'hygrométrie dans les premiers 15 cm, ajoutées au faible rayonnement, justifient en grande partie l'absence des herbacées dans le sous-bois. A 30 cm, il n'y a pratiquement pas de sécheresse saisonnière.

L'hygrométrie de l'air se situe toujours, si on en juge par les mesures ponctuelles de chaque mois effectuées le même jour, entre celles du *Polysticho-Abietum* et celles du *Teucrio-Quercetum*: les pointes inférieures à 60% sont rares et ne se produisent, sous couvert, que par vent d'Autan, la saturation est constante en régime cyclonique de nord, d'ouest et de nord-ouest; mais, par beau temps, l'hygrométrie se maintient aux environs de 80% nuit et jour, quand elle est de 75% dans le *Teucrio-Quercetum* et de 90% dans le *Polysticho-Abietum*. Les variations nycthémérales y sont très atténuées par rapport aus deux autres associations: le tableau 19 le montre pour la journée du 17 août 1969.

Ces résultats ne concordent pas tout à fait avec ceux que TURMEL cite de Gabas, où l'amplitude journalière est, sans doute par suite de la situation topographique, d'au moins 20 à 35% pour l'hygrométrie de l'air.

Cette constance de l'hygrométrie sous le hêtre est un bon caractère différentiel par rapport à la sapinière; elle est due essentiellement à l'arbre et n'a pas grand-chose à voir avec l'hygrométrie générale du macroclimat. Au terme de cette étude de détail, il ne paraît pas possible, en effet, de retenir l'opinion de GAUSSEN pour lequel Fagus est plus gourmand d'humidité atmosphérique que le sapin et se localise par suite dans les zones au microclimat «plus mouillé». A y regarder de près, le hêtre est, en effet, toujours seul dans les points les plus secs et les plus chauds des pentes nord et sur les versants à l'ombre des pluies, alors que les deux essences se mêlent ailleurs et que le sapin est seul dans les parties les plus humides et les plus froides. Ce n'est pas au niveau de l'adulte qu'il faut rechercher la raison de cette répartition, mais à celui du semis. Les semis de hêtres, avec leurs premières feuilles à peine écloses, ne résistent pas aux trop

basses températures (tableau 20, p. 62) qui règnent à la fin du printemps et en début d'été sur les versants nord au-dessus de 1500 m d'altitude; le semis de sapin n'en est pas incommodé. Par contre, aux autres expositions, ce dernier est mis en grande difficulté par la sécheresse de septembre⁴ et les températures estivales trop élevées: son système racinaire est encore, en effet, superficiel à cette époque et il travaille à l'aide des mycorhizes très sensibles aux variations importantes de l'hygrométrie édaphique; le hêtre, au contraire, s'en accommode fort bien, car il se passe de mycorhizes et son pivot s'enfonce déjà loin. Ces qualités se confirment avec l'âge et elles confinent le sapin sur les sols frais, le hêtre vivant fort bien en milieu sec.

Tableau 20 m et M absolus mesurés en 1970 en bordure d'une sapinière à Thuidium de la forêt de la Lit et d'une hêtraie pure à Litoursère, toutes deux à 1700 m d'altitude. Ces valeurs sont très voisines de celles qui ont été rapportées pour le Vaccinio-Festucetum et le Calluno-Violetum précédemment (Nègre 1970, p. 112); elles diffèrent assez, du fait de l'altitude et de la situation topographique, des valeurs de Tiron (cf. tableau 10, p. 39, sapinière). Les nombres entre parenthèses ont été obtenus sur sol nu.

Mois		VI	VII	VIII	IX	X	XI
<i>m</i>	sapinière	—2 (—5)	1 (—1)	4	4	—3	—8
	hêtraie	+1 (—1)	+4	7	7	2	-4
<i>M</i>	sapinière	27	31	39	35	26	_
	hêtraie	38	51 (57)	47 (58)	42 (50)	32 (43)	-

Le rayonnement, très uniforme dans toute la futaie pleine et adulte, se maintient entre 300 et 500 lux de 9 à 17 heures, sauf, bien entendu, dans les rayons de soleil qui percent çà et là le feuillage et où il ne dépasse jamais 14000 lux (maximum par ailleurs atteint en sapinière), pour des valeurs extérieures de 48000 à 50000 lux; en futaie claire, il atteint de 10 à 14 heures 1000 lux, nette-

[^] Les mesures faites près du col de la Coume, aux expositions nord et sud, dans les sols du Vaccinio-Festucetum et du Calluno-Violetum, où s'ensemencent respectivement sapin et hêtre, ont fourni pour 1970 les résultats suivants: Vaccinio-Festucetum, juillet 5 jours à 70%, août 8 jours à 60%, septembre 10 jours à 70%; Calluno-Violetum, juillet 17 jours à 60%, août 18 jours entre 35 et 40%; septembre 21 jours à 40%, les M étant monté pour ces deux derniers mois à seulement 60%, alors qu'ils se sont maintenus au-dessus de 90% pour le Vaccinio-Festucetum. Les grosses différences ne sont donc pas seulement, comme on l'a vu à propos des landes (Nègre 1970, p. 113), dans les m absolus, mais aussi dans la durée où ces m se maintiennent.

ment plus donc qu'en sapinière et en corylaie, mais beaucoup moins qu'en chênaie et en bétulaie.

2.2 Pédologie

Les sols des hêtraies sont assez variables suivant le matériel de base qui les compose et la topographie: il n'est pas rare qu'on puisse établir des chaînes entre ceux de l'épaulement glaciaire supérieur généralement peu épais et bien drainés, ceux des versants d'abord squelettiques, puis de plus en plus épais, et ceux épais et hydromorphes des fonds de vallée ou des derniers replats morainiques. Tous les passages des rankers aux sols ocres de montagne et aux sols bruns forestiers à mull-moder peuvent s'observer.

Sur les pentes fortes, leurs caractères dépendent avant tout du substrat; l'exposition et l'âge de la forêt jouent peu. Sur les schistes noirs, par exemple, la hêtraie – on le voit bien en montant à Esquierry – n'a pas pu développer de sol malgré une très importante production de litière, celle-ci glissant sur le versant avec la neige qui l'accumule sur les petits replats ou les creux, d'où le lessivage oblique entraîne sans cesse les produits de décomposition. Il en est de même sur les pentes à éboulis, autour du lac d'Oo par exemple.

Lorsque les pentes ne dépassent pas 40%, les processus d'entraînement sont moins marqués et les sols se rattachent alors fréquemment à l'un des deux types dont le tableau 21, page 64, fournit l'analyse.

Le premier, argilo-limoneux, avec sa granulométrie toujours en «V», riche en matière organique et, semble-t-il, à assez bonne capacité d'échange, montre trois horizons sous la litière épaisse et parfaitement statifiée en trois couches distinctes, la dernière contenant un abondant feutrage de racines et de mycéliums. A₁, brun-rouge, à structure nucellaire friable, contient des sables fortement altérés et corrodés, mais les éléments quartzeux sont simplement usés par frottement; champignons et racines de hêtre de 0,2 à 3 cm de diamètre y abondent. A₂, brun un peu jaune, offre des caractères similaires, mais la corrosion des sables est plus faible; la matière organique est moins abondante, la perméabilité plus faible. La limite entre A₁ et A₂ est nette, par contre A₂ passe indistinctement à AC. Celui-ci, gris clair, renferme de gros blocs usés de schisto-calcaires, de granit, des sables et des quartz sans trace de corrosion; les grosses racines du hêtre y pénètrent; la structure est massive, la capacité de rétention et la perméabilité faibles. Les teneurs en argile, identiques dans les trois horizons, et les teneurs en matière organique décroissantes de haut en bas ne permettent pas de parler de lessivage, même si les teneurs en fer croissent avec la profondeur.

Il n'en est plus de même dans le second type. Là, bien que les teneurs en argile soient faibles, elles croissent de A_1 à A_2 , comme les capacités de rétention, la perméabilité, les teneurs en matière organique et en fer. La structure de A_1 , agrégée à l'état frais, est labile et poussiéreuse à l'état sec. D'après une seule analyse, le pourcentage de silice serait plus élevé en A_1 qu'en A_2 . Ces caractères dénotent un certain lessivage et l'amorce d'un processus de podzolisation, bien

Tableau 21 Constitution physico-chimique de deux sols de hêtraie pure à bouleau (st. 10), pure à myrtille (GS). L'astérisque représente le nourcentage de racines (différence entre 100 et la somme cailloux plus terre fine)

Argile Limons	Sables	S	Hd	Capa-	Per-	Ma-	Z	C/N	Fe
í				cité de	méa-	tière		1	
fin gros	- the state of the	gros		réten-	bilité	orga-			
				tion	snos	nique			
				à PF	1 kg				
% % %	%	%		2,8	cm/h	%	%		%
33	16	32	5	36,5	8,2	21	4,1	29	48
14 38 2	16	30	S	38	3,6	11	2,3	28	53
41	15	53	6,4	20	1,8	_	ı	I	61,1
40	18	76	4,5	42	0,2	9,0	0,2	22	41
42	20	56	5,4	28,5	1,2	1,9	0,4	30	68,3
1	ı	1	6,7	ı	t	ı	ı	ſ	ı
42 -	20 -	26 26 -	5,4	1 22 20 1	24 28,5	_	0,2 0 1,2	0,2 0,6 1,2 1,9	0,2 0,6 0,2 1,2 1,9 0,4

que la coloration des horizons du profil (A_1 brun-rouge, A_2 brun-gris) ne les mette pas en évidence. Ce type de profil est courant en hêtraie pure à sous-bois de myrtille sur épaulement glaciaire ou sur pente faible.

Dans les deux cas, comme toujours en hêtraie, les C/N élevés marquent la prépondérance des matières ligneuses dans les débris tombés au sol.

L'humus encore du type moder passe quelquefois au mor, en conditions plus humides (exposition nord et bas de pente, par exemple vers la limite altitudinale supérieure).

Dans quelques cas, lorsque la pluviométrie annuelle dépasse 1500 mm, comme sur le versant nord-nord-ouest du Céciré par exemple au-dessus de 1550 m, où le lessivage vertical est très marqué et non masqué par l'oblique, on peut observer des micropodzols formés dans les premiers 15 cm; on retrouve ces phénomènes en Europe moyenne dans diverses associations forestières, le Fago-Quercetum en particulier.

De même, lorsque sur les replats le drainage est imparfait, on peut observer, outre la tendance généralisée à l'hydromorphie de tous les horizons, des mécanismes de gleyification superficielle assez caractéristiques.

2.3 Nuances écologiques

Chacun des relevés portés sur le tableau d'association correspond à une nuance écologique particulière. De droite à gauche, les conditions sont les suivantes:

- 653 est pris dans une ancienne hêtraie encore intouchée par l'homme, à petites clairières naturelles, à mort-bois important, à luminosité faible dans le sous-bois, sur pente faible déterminant des conditions d'hydromorphie sensibles en profondeur, toutes conditions permettant l'abondance du lierre, du houx et du fraisier
- 742 représente la hêtraie mixte à chêne, installée sur pente forte, substrat rocheux, sol voisin de celui du *Teucrio-Quercetum* (cf. p. 74). Le brachypode, la bétoine, espèces à la fois thermophiles et héliophiles, y voisinent grâce au faible couvert, à côté de la violette et de *Galium rotundifolium* dont le tempérament, plutôt sciaphile, est satisfait à l'ombre du hêtre et du sapin
- 664-666-723 ont en commun le groupe acidophile Orobus-Oxalis, mais le premier est riche en sciaphiles de mull (luzule, gaillet, véronique, paturin), alors que le second est bien pourvu en myrtille et aspérule qui se contentent d'humus plus acide et que le troisième est ouvert à un microclimat plus chaud
- 665 et 662 sont remarquables par l'absence des neutromésophiles, des autres différentielles et par l'abondance de la myrtille; celle-ci correspond toujours à l'abaissement du pH à 4-4,5 et, dans certains très vieux peuplements, à 3,6-3,7, quelle que soit la nature du substrat. Le second relevé diffère simplement du premier par une bonne régénération du sapin

- 755-740-601 montrent trois stades de vieille hêtraie à semis de sapin, mais avec régénération et semis de hêtre (755), sans régénération et sans semis (740), avec semis (601)
- 606-607-608-610 se distinguent des précédents par l'absence du semis de sapin, mais les deux premiers sont de jeunes peuplements sans myrtille et sans bouleau, au contraire des seconds, 606 étant plus jeune que 607 et 608 que 610; les pH du A₁ de 607 et 606 sont de 5 et 5,1; ceux de 608 et 610 sont de 4,8 et 4,7
- 705-617-533 correspondent à trois aspects de vieille hêtraie avec semis, sans régénération, tous trois installés directement sur le substrat; le premier sans accumulation de litière et sans Lathraea, les deux autres avec litière abondante et Lathraea sur replat et en creux; la grande épaisseur de litière (plus de 25 cm) favorise l'espèce et le semis de hêtre en 533, mais élimine presque toutes les autres espèces qui sont en mauvais état
- 488 et 764 intéressent deux très vieilles hêtraies pures sans semis, sans régénération, sur sol brun à mull, mais la première est plus thermophile et un peu plus ouverte (couvert angulaire ⁶/₈) que la seconde et que toutes les autres d'ailleurs: la présence et l'abondance du viorne, du chrysanthème et de l'hépatique en témoignent.

Ces quelques aspects, qui ne sont pas les seuls, montrent combien peut être variable cette hêtraie de l'One et combien le microclimat, l'édaphisme de surface et l'âge des peuplements peuvent avoir d'influence. Mais, et c'est là le point important, ils soulignent aussi la fragilité de l'équilibre forestier dans plusieurs stations. Que les vieilles hêtraies des types 750, 617, 533, 488, 764 subissent l'intervention humaine, et aussitôt le substrat, libre de toute protection, sera livré à l'altération climatique. Bien malin celui qui pourra dire si la pelouse aura le temps de le couvrir avant qu'il ne soit livré à l'érosion et si, nonobstant la force des avalanches, la forêt protectrice pourra un jour s'y réimplanter.

Malgré cette fragilité, le *Fagetum* constitue, à n'en pas douter, le groupement climax de la ceinture montagnarde moyenne entre le climax inférieur à chêne et le climax supérieur à sapin.

II. C. Teucrio-Quercetum nov. ass.

(association à Teucrium Scorodonia et Quercus petraea)

Dès qu'on aborde les bois de chêne, on est immédiatement frappé par leur analogie physionomique avec la hêtraie pure: sous la strate arborescente, il n'y a, en effet, pas ou presque pas de sous-bois arbustif, du moins dans la chênaie

pure, et le sol est recouvert soit par la litière soit par une pelouse plus ou moins continue. L'analogie avec les forêts européennes à chêne sessile est aussi évidente.

1. Floristique

Du point de vue floristique, le *Teucrio-Quercetum* (tableau 22, pochette *in fine*) est bien distinct des associations précédemment décrites, surtout par l'abondance des espèces de pelouses et de prairies, et par la présence des thermophiles telles *Calluna* et *Anthericum*. Du point de vue sociologique, il n'offre pas beaucoup d'affinité avec les chênaies baso-neutrophiles des *Querco-Fagetea*, dont la seule caractéristique exclusive présente est le clinopode; par contre, la présence et l'abondance des nombreuses acidophiles, dont la plupart ont déjà été signalées dans les frutiçaies et les forêts, le rattache aux *Quercetalia roboris*: *Holchus mollis* et *Lonicera Periclymemum*, qui ne figurent pas sur les relevés du tableau, y tiennent quelquefois une place importante et soulignent cette affinité avec les chênaies acidophiles. Le muguet, *Pimpinella magna* et *Brachypodium silvaticum* peuvent, aussi, s'associer au cortège floristique.

Des affinités existent avec l'association à chêne et myrtille des Pyrénées occidentales (Turmel 1955, p. 198, Chouard in Nègre 1968, p. 28), mais il est difficile de les cerner avec certitude.

La mycoflore dominante est surtout constituée de chanterelles jaunes et de Boletus edulis présents dans les six types de chênaie et accompagnés, suivant les sous-associations, des espèces suivantes toujours peu abondantes, très dispersées dans les divers peuplements et surtout jamais constantes: Ammanita pantherina, Boletus granulatus, Boletus viscidus, Clitocybe amethystina, Clytopilus prunulus, Cortinarius varius, Hygrophorus, Lactarius torminosus, Russula aurata, R. foetida, R. integra. Le tricholome est exclusif de la futaie à hêtre, le clytopile n'est jamais dans la futaie à bouleau, les deux bolets y abondent ainsi que dans la futaie à noisetier.

Il ne paraît pas possible, pour l'instant, de rattacher le *Teucrio-Quercetum* à une alliance définie, les chênaies de la région n'ayant pas été suffisamment étudiées. Quoi qu'il en soit, on enregistre des différences suivant l'état du peuplement forestier; celui-ci fournissant l'essentiel du bois de chauffe et de charpente, il est l'objet de coupes à blanc ou jardinées qui influent sur la composition des strates dominées. La cépée n'est pas identique à la futaie: le tableau 22 (pochette *in fine*) le montre.

1.1 Variations et morphologie

On peut subdiviser l'association en au moins quatre grands ensembles de futaie et deux de cépée.

1.1.1 La cépée est toujours consécutive ici à une coupe, mais ne constitue jamais un stade de reboisement par semis naturels. Néanmoins, elle peut n'évoluer que très lentement en futaie et permettre alors l'installation d'une frutiçaie secondaire à callune.

Les espèces héliophiles et thermophiles de celle-ci aident à distinguer, suivant leur abondance, deux aspects différents: la cépée jeune, où elles dominent dans le sous-bois, la cépée âgée et fermée, où seule persiste la bruyère, mais où s'introduisent par contre les graminées sociales, robustes et peu exigeantes en lumière. Dans l'un et l'autre type, la présence des myrtilles signale un faciès intéressant, comme la pullulation d'Avena sulcata en cépée peu élevée.

La futaie, où la callune est toujours plus ou moins représentée, mais sans jamais former des peuplements importants, peut être pure, avec ou sans régénération naturelle; le chêne peut aussi s'associer au noisetier, au hêtre, au bouleau (Betula verrucosa et les hybrides avec B. pubescens), chacune de ces espèces étant alors accompagnée de quelques indicatrices. La myrtille, la violette, le clinopode, Avena sulcata ou Galium vernum y forment des faciès.

Au plan de la richesse floristique, il convient de noter que, si dans l'ensemble, chaque relevé ne compte pas beaucoup plus d'une trentaine d'espèces, l'association au complet en renferme soixante-dix, auxquelles s'ajoutent une douzaine de différentielles et une trentaine d'accidentelles. C'est encore là un caractère rapprochant le *Teucrio-Quercetum* des chênaies acidophiles médio-européennes. Les familles les mieux représentées sont les graminées (11 espèces, 8 genres), les rosacées (10 espèces, 7 genres), les composées (7 espèces, 5 genres), les labiées et les campanulacées (5 espèces, 3 genres).

L'aire minimale n'a pas été calculée sur un grand nombre de relevés, mais elle paraît se situer entre 15 et 20 m² pour environ 25 espèces.

1.1.2 Dans la vallée de l'One, les massifs de chênes, toujours conservés à proximité des villages pour leur rôle économique ou de protection, sont isolés des autres forêts et les passages latéraux à la sapinière ou à la hêtraie sont rares. Ceux vers les pelouses sont au contraire fréquents; ils correspondent toujours à des stades régressifs dus, soit à des coupes abusives pendant la dernière guerre, soit à la multiplication plus ou moins accidentelle des incendies de «nettoyage» qui mordent de plus en plus sur les lisières.

Un type de retour à la forêt a été évoqué à propos des juniperaies à genévrier commun sur *Centaureo-Brachypodietum* (Nègre 1970, p. 105). Cette évolution progressive ne conduit que très rarement à des peuplements arborés, car, dès que le genévrier atteint 1 à 1,50 m de haut et que les premiers chênes s'installent, les bergers, pour lesquels les parcours s'abiment, les détruisent par le feu.

L'évolution progressive interne des peuplements laissés en repos par l'homme aboutit à deux types de futaie: l'un bistrate à pelouse sous futaie pure, l'autre pluristrate à sous-bois ligneux plus ou moins mêlé d'herbacées qui, dans l'état actuel des recherches, semblent constituer deux aspects du climax. Le premier pourrait, surtout dans son aspect à myrtille et deschampsie, représenter un

stade de substitution, sous l'influence humaine, de la hêtraie pure à myrtille qui s'est très probablement étendue jadis à sa place sur les versants méridionaux des vallées; le second aurait probablement toujours existé sous cette forme et serait un véritable climax.

1.2 Biologie

Du point de vue biologique, la présence de l'homme et de ses troupeaux marque profondément la morphologie de l'association, modifiant considérablement les rapports de concurrence à la surface du sol. Dans le sol il n'en est plus de même.

- 1.2.1 Racines Au-dessus du sol, les herbacées, ordinairement bien dispersées, se concurrencent peu et n'ont pas beaucoup de rapports avec les buissons et les arbres; les diverses strates ligneuses dominées ne se gênent pas non plus entre-elles, mais entrent en lutte avec les jeunes chênes dans les peuplements en voie de reconstitution; dans les boisements adultes, le nombre d'arbres de toute espèce est très strictement limité par la concurrence racinaire: sur les sols rocheux, les futaies, même basses, ne comptent guère plus de 400 pieds à l'hectare; en sol profond, il est courant d'en dénombrer 500, et en futaie mixte plus de mille. En sol profond, également, le noisetier peut exploiter les mêmes couches que le chêne, sans que l'une ou l'autre des deux essences semble en souffrir: la régénération de l'arbre, par exemple, s'effectue sans aucune difficulté dans un halier dense de noisetier (relevé 731). La futaie mixte ne pose pas non plus de problème: les divers systèmes racinaires se compénètrent et les chevelus peuvent se souder si intimément (fig. 9, p. 70) qu'il n'est quelquefois plus possible de séparer ce qui appartient aux espèces constitutives, et c'est d'autant plus difficile que les bois de jeunes racines ont une constitution très voisine chez le hêtre et le chêne. Sans aller jusqu'à parler de symbiose, dont pour l'instant on n'a aucune preuve, il est permis de rapprocher le fait des observations faites ailleurs pour d'autres essences où les individus peuvent s'associer pour une meilleure exploitation du milieu (références nombreuses, in BOULARD 1967).
- 1.2.2 Périodicité et croissance La périodicité dans les cépées et les deux premiers types de futaie du tableau, suivie au cours des cinq dernières années, s'est régulièrement déroulée de la même manière. Le chêne garde des feuilles vertes jusqu'en fin novembre, mais les a toutes perdues en décembre à 1100 m d'altitude, les bourgeons sont prêts à débourrer à partir du 20 avril, les fleurs et les premières feuilles sortent au 1^{er} mai; à la fin du mois, la foliaison est terminée. Au-delà de 1350 m, le cycle se déroule avec un mois de retard. Le débourrage ne peut avoir lieu que lorsque les températures du sol ont atteint 11° à 15 cm pendant au moins une semaine complète avec un M absolu à 14°. Il est bien évident que l'exposition secondaire et les détails de la topographie

corrigent fortement l'altitude et déterminent avec précision les moments où ces deux conditions se trouvent réalisées.

Si la fécondation ne paraît pas dépendre de conditions particulières de températures, la montée à fruit, elle, semble très étroitement subordonnée, dans ses premiers stades, à l'absence totale de gelée nocturne supérieure à -7° et de températures diurnes inférieures à $+2^{\circ}$; ces conditions sont réalisées d'ordinaire en printemps neigeux, mais pas en printemps sec; elles expliquent sans doute que les glandées soient beaucoup plus fournies les années à été chaud et sec précédant un hiver froid et sec. Ainsi les très abondantes glandées de 1966 et 1970 ont été suivies d'un hiver froid, où les m absolus sont respectivement descendus de décembre à mars inclus à -24, -15, -16, -18° pour 1966 et -17, -15, -17, -16° pour 1970, les moyennes (calculées sur les années 1958 à 1970 inclus) se situant respectivement à -5, -7, -7, -5° ; de leur côté, les printemps ont vu des M respectifs de 27, 34, 32° pour 1966 et 28, 32, 32° pour 1970, les moyennes étant à 20, 27, 30°.

Ce fait d'observation, remarqué par de nombreux habitants, n'a jamais été controuvé depuis treize ans. On a noté, sans qu'on puisse établir un rapport de cause à effet, que ces années voyaient également une grande éclosion de guêpes et la pullulation des rongeurs.

La croissance annuelle en longueur des adultes est rarement inférieure à 12 cm; les années humides, elle peut dépasser 50 cm; les semis et les régénérations forment en moyenne des brins de 10 cm. L'accroissement en diamètre est en moyenne de 1,5 mm par an, pour un adulte, mais il est assez variable suivant

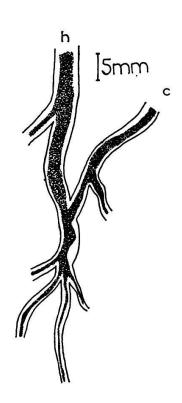


Fig. 9 Soudure intime des tissus racinaires d'un hêtre (h) et d'un chêne (c)

les années. Quoi qu'il en soit, d'après quelques comptages effectués à la loupe sur des souches coupées au printemps 1971 et polies, il semblerait que les années à printemps neigeux, mais à été chaud et sec suivi d'un hiver froid et sec, voient un accroissement en diamètre plus faible que les années à été pluvieux, la tranche d'eau annuelle restant à peu près la même. On ne peut donc pas déduire automatiquement qu'un cerne peu épais correspond à une année sèche. Cette observation, rapprochée du fait que les étés chauds et secs nuisent à l'allongement des semis de sapin (cf. p. 33), permet de corriger sensiblement l'hypothèse émise plus haut (p. 56) à propos du hêtre et du sapin. Il se pourrait donc que les périodes sèches soient en fait plus une succession d'années à printemps pluvieux suivi d'un été sec et chaud qu'une séquence d'années entièrement sèches. Cette remarque rejoint tout à fait les observations établies par BOREL et SERRE pour les Alpes méridionales (1969).

De leur côté, hêtre et bouleau se comportent comme dans le *Fagetum* et la bétulaie à *Brachypode*, le sorbier des oiseleurs et la myrtille comme en sapinière, mais avec 15 jours d'avance, *Sorbus aria* suivant le chêne à 15 jours d'intervalle. La callune et le genêt offrent le même rythme que dans le *Calluno-Violetum* (Nègre 1970, p. 90).

Par contre, parmi les herbacées qui, pour la plupart, participent à des associations de pelouses, certaines suivent des rythmes biologiques un peu différents: tel est le cas de Veronica montana et V. officinalis, Teucrium Scorodonia, Arenaria montana et la digitale qui gardent leurs feuilles tout l'hiver, continuant à vivre normalement sous la neige jusqu'à la découverture de mars-avril; c'est seulement à cette époque qu'elles les perdent pour les remplacer aussitôt: leur période de repos est pratiquement nulle. Le phénomène est encore plus net pour Aspidium lobatum dont les frondes fertiles ne disparaissent que lorsque les nouvelles pousses de l'année sont hors de terre: la plante est presque un chaméphyte. L'hellébore fleurit en février, suivi de près par les premières anémones et Viola silvatica, puis en mars par les innovations d'Agrostis vulgaris, Deschampsia et Brachypodium. Les acidophiles caractéristiques des sapinières (Prenanthes, Solidago, Galium rotundifolium, Poa Chaixi, Luzula maxima, Epilobium Durieui) ne sortent de terre qu'après la dernière découverture, en même temps que fleurit le chêne ou même plus tard: solidage et luzule en particulier se réfugient ici sous terre pour échapper aux froids du printemps, dont les rosettes passent l'hiver sur le sol, mais à l'abri de la neige en sapinière. Ce comportement offre un exemple remarquable de variation du type biologique: la même espèce pouvant être géophyte, alors qu'elle est normalement hémicryptophyte.

La mycoflore offre, dans cette association, deux périodes de «fructification»: l'une en début d'été, lorsque le sol encore très humide atteint pour la première fois 15° à 15 cm de profondeur, l'autre en septembre, lorsque arrivent les premières précipitations abondantes.

1.2.3 Spectres – Le spectre biologique (tableau 23, p. 72) est surtout différent du précédent par la diminution du nombre de phanérophytes et de géo-

phytes à rhizome, par l'absence de mousses et par le pourcentage très élevé (60%) d'hémicryptophytes: c'est la traduction directe de l'adoucissement des conditions de vie, passées du montagnard supérieur à l'inférieur.

Le spectre biogéographique reflète lui aussi ces changements: le taux d'orophytes tombe à 8% seulement, ceux des éléments circumboréaux et des sub-atlantiques diminuent, pendant qu'augmentent ceux des eurasiatiques paléotempérés et surtout des subméditeranéens et des méditerranéo-atlantiques.

Si on établissait les spectres par sous-association, on arriverait à des conclusions similaires, la cépée à bruyère étant évidemment plus «méditerranéenne» que la futaie mixte.

Tableau 23 Spectres biologique et biogéographique du Teucrio-Quercetum (valeurs en %)

Types biologiques	Eléments biogéographiques
Phanérophytes: 6 12 18 macro 6 12 18 Chaméphytes: 7 2 9 Hémicryptophytes: 31 31 60 dressés et scapeux 13 60 cespiteux 13 60 couchés et rampants 8 60 Géophytes: 7 7 Thérophytes 2 5 Thérophytes 4 4 Parasites 2 2	Orophytes: arctiques-alpins 1 sud-européens 6 ibéro-pyrénéens 1 Européens 15 Eurosibériens-eurasiatiques 30 Circumboréaux 17 Paléotempérés 7 Subatlantiques 8 Méditerranéens-atlantiques 7 Subméditerranéens 5 Endémiques 2 Cosmopolites 1

2. Ecologie

Le Teucrio-Quercetum ne subsiste en vallée d'One que sur les versants sud au-dessus de Trébons, Maylin, Mayrègne, Caubous, Cirés, Bourg-d'Oueil et en quelques points rocheux et chauds du val d'Astau. Absente des fonds de vallées à la fois trop humides et trop frais, l'association est à son optimum entre 1000 et 1650 m. Le microclimat a été suivi dans trois stations: une à Trébons et deux à Mayrègne (station 5 en plein sud, station 6 en versant est secondaire).

2.1 Microclimat

Les mesures de températures de l'air et du sol concernant l'année 1969/70 sont réunies sur le tableau 24, page 73.

2.1.1 Températures – Les températures de l'air sont, dans l'ensemble, assez voisines des moyennes établies pour Tiron et Trébons (Nègre 1969b, p. 108), sauf pour les mois d'été, où l'écart M-m est moins accusé, et l'hiver, où il est plus grand. On notera une différence importante dans l'évolution des m et M entre le Teucrio-Quercetum et le Polysticho-Abietum (tableau 10, p. 39) et le Fagetum (fig. 8, p. 60); mis à part les m de mai et de juillet, tous les autres sont très nettement inférieurs dans le Teucrio-Quercetum à ceux du Polysticho-Abietum sous sapin; si on compare avec les températures minimums hors sapin à Tiron (t. 10), on note qu'ils sont même inférieurs en mars et décembre (ce qui est dû à des conditions locales développées en hiver sur versant sud) et normalement supérieurs en mai, juillet et août. Les M sont très fortement supérieurs en toutes saisons.

Tableau 24 Variation mensuelle des M et m absolus de températures dans le Teucrio-Quercetum en 1969/70 (station 1: Trébons de Luchon, futaie basse à Brachypodium pinnatum), sud, 1050 m; station 5: Bois des Croubets, cépée jeune à callune, sud, 1360 m; station 6: id., futaie à noisetier, est, 1350 m). Pour l'air, les mesures sont faites à 1 m de haut à l'ombre; pour le sol, à 15 cm de profondeur.

Variable Control of the Control of t					11 11 11 11 11 11								
Localité	Mois	I	II	Ш	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Air, station 1.	M m	20 —7	22 —7	23 —9	28 —3	32 5	32 2	32 7	34 10	30 4	30 3	24 —2	22 —14
Sol, station 1.	M m	2	0	8 1	14 1	18 1	18 4	18 10	15 15	18 10	15 10	18 4	6 0
Sol, station 5.	M m	1	0 0	12 1	13 3	15 4	18 2	18 7	20 12	19 9	19 17	15 3	5 1
Sol, station 6.	M m	0	0	12 1	13 3	16 2	18 2	18 5	17 10	15 7	14 6	11 3	3

Les températures du sol ne descendent nulle part au-dessous de zéro, bien que les m de l'air soient négatifs durant sept mois; les m se maintiennent au-dessus de 10° de juillet à octobre aux environs de 1050 m, mais seulement en août dans les stations 5 et 6. Les M sont supérieurs à 10° pendant huit à neuf mois dans les trois stations et ils ne semblent pas être autant influencés par l'altitude qu'on pourrait s'y attendre. Par contre, la nature de la strate inférieure les conditionne assez fortement: la callune (station 5) leur permet ainsi d'accumuler plus de chaleur en août-septembre-octobre, mais maintient les m plus bas de juin à novembre; par ailleurs, dans la pelouse à deschampsie, ils sont plus bas que dans celle à brachypode.

2.1.2 Hygrométrie – L'hygrométrie de l'air atteint fréquemment la saturation en toute saison, mais il lui arrive de descendre au-dessous de 60% pendant

huit à dix jours d'affilée lors des périodes de froid sec et de mai à septembre dans les cépées et les futaies à *Brachypodium*. Dans la futaie à noisetier, le m est toujours supérieur à 70%, dans les futaies à hêtre et à bouleau, il se situe au-dessus de 75%.

Les teneurs en eau du sol descendent en septembre jusqu'à 45% dans le *Teucrio-Quercetum* à brachypode, jusqu'à 65% dans la forme à noisetier, jusqu'à 80% dans celle à hêtre, mais reste toujours au-dessus de 80% dans la futaie à bouleau.

Le rayonnement n'a pas fait l'objet de mesures régulières; quelques observations ponctuelles ont toujours fourni des valeurs intermédiaires entre celles de la hêtraie claire et celles de l'*Ulmo-Tilietum* pour les futaies denses, et intermédiaires entre celles de l'*Ulmo-Tilietum* et du *Centaureo-Brachypodietum* pour les vieilles futaies claires, comme celle de Trébons.

Il en a été de même pour les températures; le tableau 25 réunit les valeurs obtenues pour la journée du 18 août.

Tableau 25 Variation journalière des températures et de l'hygrométrie de l'air dans le *Teucrio-Quercetum* pendant la journée du 18 août 1969

Heures	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	20.15
Hygrométrie (%)	80	80	71	64	58	53	50	50	50	50	54	57	61	77	77
Températures (°C)	12	8	13	26	30	31,5	33	34	34	34	32	30	23	15	14

2.2 Sols

L'étude de nombreux profils dans l'ensemble des diverses formes de l'association a montré qu'ils peuvent tous se ramener aux trois types dont l'analyse figure sur le tableau 26, page 76, et correspondant aux trois aspects les plus communs de l'association: cépée à callune, futaie à noisetier et futaie à brachypode.

2.2.1 Le sol de la futaie à brachypode, généralement peu épais, squelettique en profondeur, s'étend surtout sur les pentes rocheuses; si les deux premiers horizons sont constants, le troisième ne peut s'observer que dans des cassures de schistes, ou des poches rocheuses. Sous une litière peu épaisse et où se mêlent intimement feuilles d'arbres et débris herbacés, le A₁, brun-marron, contenant la majorité des racines de graminées, présente une structure granuleuse, solide, à angles arrondis englobant de petits éléments schisteux ou calcaires très usés et corrodés, comme les quelques cailloux. A₂, brun clair, renferme les petites racines d'arbre, celles des arbustes et les plus fines racines de graminées, beaucoup de cailloux de toutes dimensions, usés, non corrodés, mais dont beaucoup sont soudés les uns aux autres par un dépôt de calcaire attestant un niveau incontestable de précipitation. Les petits éléments sont presque tous d'origine

autochtone (les allochtones sont éoliens très usés) et ils sont emballés dans les grumeaux, solides, à angles nets; la microstructure s'agrège en particules à angles bien nets.

A₃, encore plus caillouteux, et de plus en plus de haut en bas de l'horizon, est brun-jaune, à structure agrégée-particulaire, la microstructure étant légèrement prismatique. Les éléments fins sont tous autochtones, les graviers et les petits cailloux sont très corrodés par les racines; parmi eux s'observent des éléments de «pierre bleue», ce calcaire très dur venu de plus loin; l'horizon est parcouru par les racines de chêne qui s'enfoncent dans les diaclases.

La matière organique, le C/N, la capacité de rétention décroissent de haut en bas du profil, les teneurs en fer évoluent peu, mais les pH augmentent légèrement. Des traces de carbonates existent partout; étant donné la position du dépôt calcaire sur les cailloux et le régime général du drainage dans la région, on peut penser qu'elles correspondent plutôt à des remontées estivales à partir de la nappe circulant obliquement qu'à des dépôts per descensum.

Un tel type de sol devrait pouvoir encore prendre place dans les sols bruns forestiers, mais à la limite des sols lessivés.

2.2.2 Le sol de la cépée à callune, également développé sur rochers schisteux mais moins calcaires et plus métamorphisés, présente, lui aussi, trois horizons. Sous la litière de bruyère, peu épaisse, A_1 , beige foncé grisâtre, contient, outre la plupart des racines d'herbes, des cailloux et graviers peu altérés mais subissant encore l'action du gel; les petits éléments sont altérés; la matière organique, très liée, forme des agrégats solides, la structure est plutôt motteuse.

 A_2 , ocre clair, plus sableux, plus caillouteux, riche en racines de bruyère, n'a qu'une structure en grumeaux peu stable, contient des graviers peu altérés, les éléments fins, tous siliceux, étant très usés, roulés. A_{3b} , gris avec des passées importantes ocre-rouge, accuse tous ces caractères, les cailloux étant encore moins altérés et la structure encore moins stable, mais d'allure prismatique.

La capacité de rétention, la perméabilité, la matière organique, les C/N diminuent de haut en bas du profil, pendant que s'accroissent les pH, bas, et la teneur en fer total. Malgré la présence d'un humus acide, il est difficile de rattacher ce type de sol au type ocre-podzolique, les C/N y étant trop élevés et les taux d'argile restant trop bas en profondeur: il appartient très probablement à un groupe intermédiaire entre sol brun forestier lessivé et sol ocre de montagne.

2.2.3 Le sol suivant, courant sous la futaie à noisetier et Deschampsia, à peu près dépourvu de A_0 , moins riche en matière organique, encore plus acide, à faible enrichissement ferrique en profondeur, de couleur plus jaune dans tout le profil, est encore plus sableux que le précédent et à structure moins stable. Les différences tiennent surtout aux graviers et aux éléments fins très corrodés et qui se résolvent en poussière jaune à la pression. Le profil rappelle, du point de vue de la morphoscopie, certains substrats de sapinière.

Tableau 26 Analyse physico-chimique des sols du Teucrio-Quercetum. L'astérisque indique le poids de racines par différence à 100 des poids de cailloux plus terre fine, dans la futaie claire à Brachypodium pinnatum (station 1), dans la cépée à bruyère (station 5), dans la vieille futaie à noisetier et deschampsie (rel. 731)

Hor	Horizons	Profon- deur	Cail-	Terre	Argile	Lim	Limons	Sables	oles	Hd	Capa- cité de	Per- méa-	Ma- tière	z	C/N	Fer
						luj	gros	fin	gros		réten-	bilité	orga-			
		E	%	%	%	%	%	%	%		tion à PF	sous 1 kg cm/h	% endne	%		%
			2	?	2		2	2	?		,		2	20/		3
8	A ₁	0-7	45	55*	16	46	4	13	21	6,5	46	3,6	14	3,2	56	83,8
Station 1 A2	A ₂	8 4 8	8	36*	14	47	ν,	13	21	6,7	38,5	1,6	∞	2,0	77	ı
	A ₃	\ 04	<i>L</i> 9	33	10	46	4	13	27	7	35	7	-	0,5	8	81,6
	A ₁	0-25	32*	99	12	9	∞	13	27	4,4	38	2,7	15	2,6	34	80,1
Station 5 A2	A ₂	25-70	47	62*	12	28	4	10	46	5	23,5	0,3	4	1,2	22	82,1
	Азь	70–95	28	42	7	30	က	14	46	ب	1	9,0	-	0,35	77	85,1
	A ₁	0-7	38*	09	12	35	4	12	37	4,4	24	2,3	∞	1,46	30	6,77
Rel. 731	A2	7–30	45	\$	10	78	7	10	20	4,7	30	8,0	2,1	I	1	81,2
	A ₃	> 30-80	62	38	10	56	7	6	53	4,7	1	0,3	Ħ	0,48	20	81,7

Ces deux derniers types de sol se distinguent assez nettement du substrat de la futaie à brachypode par la plus forte teneur en sable, les pH beaucoup plus bas, les C/N des horizons supérieurs plus élevés. Ils semblent se rapprocher de ceux qui ont été décrits dans les Ardennes centrales sous la chênaie sessiliflore à Deschampsia (Noirfalise et Thill 1958) et de certains lithosols forestiers brunpodzoliques ocreux de la même région.

2.3 Variations de détail

Sur les grands traits écologiques ainsi définis se surajoutent des variations correspondant aux divers faciès. La myrtille abonde sur les lisières supérieures de la chênaie (futaie ou cépée) et désigne toujours un milieu en évolution: généralement, surtout si *Deschampsia* et *Prenanthes* abondent avec elle, c'est une chênaie pure de substitution à une ancienne chênaie-hêtraie ou peut-être même à une hêtraie; cette substitution a été certainement en plusieurs endroits imposée par l'homme, mais peut-être aussi est-elle d'ordre climatique.

Les faciès à Avena sulcata sont consécutifs à l'incendie, l'avoine ayant une particulière facilité à s'ensemencer sur brûlis.

L'abondance de *Deschampsia*, dans n'importe quelle station, signale toujours la vieillesse d'un peuplement, l'espèce arrivant à subsister, seule, dans des conditions où toutes les autres graminées héliophiles disparaissent. Il n'est pas exclu qu'elle puisse, également, en concurrencer certaines par le chimisme de ses excrétions racinaires, *Brachypodium pinnatum* en particulier qui semble mal lui résister⁶.

Le clinopode, espèce thermophile, n'est présent qu'en basse altitude et spécialement dans les zones où un peu de calcaire vient atténuer l'acidité du sol. Il est en vallée d'One le dernier témoin de la chênaie chaude remontant de la plaine par la vallée de la Garonne et de la Pique.

La présence du noisetier, toujours établi sur sol profond, est sans conteste le témoignage d'une action humaine ancienne (probablement une culture), l'espèce se comportant comme le plus remarquable pionnier de nos régions. A son couvert se développe une ambiance écologique si fermée que, bien souvent, des espèces de l'étage subalpin ou des caractéristiques des forêts froides à sapin peuvent venir s'y installer, mais ces influences restent tout de même de faible importance.

La futaie mixte à hêtre se rencontre dans la plupart des petits versants secondairement exposés à l'ouest ou à l'est, à partir de 1300 m d'altitude. La présence du sorbier des oiseleurs est la manifestation d'une tendance à la sapinière et traduit des conditions de milieu favorables à l'installation du sapin.

La futaie mixte à bouleau s'établit sur des replats à nappe phréatique proche de la surface; les sols, le plus souvent formés aux dépens des placages de moraine

[△] Une expérimentation sérieuse mériterait d'être entreprise sur ce point.

glaciaire ou bien sur des colluvions fines, y ont un rapport argile plus limon fin sur sable très important, ce qui entraîne une hydromorphie notable.

En schématisant, il est donc possible de distinguer:

- une cépée à callune thermophile, avec ou sans myrtille, avec ou sans deschampsie et pâturin
- une futaie neutro-thermophile de basse altitude à brachypode et clinopode,
 à laquelle succède une formation à myrtille à moyenne et haute altitudes
- une futaie à noisetier sur sol profond marquant la présence de l'homme
- une futaie mixte à hêtre aux expositions secondairement plus fraîches
- une futaie mixte à bouleau sur sol hydromorphe, ces trois dernières chênaies étant nettement acidophiles.