

Contribution à l'étude des forêts hygrosciaphiles de ravins à affinités atlantiques en Franche-Comté

par Rémi Collaud

avec la collaboration de Yorick Ferrez, Nicolas Simler et Gilles Bailly

R. Collaud, Conservatoire botanique national de Franche-Comté, Maison de l'environnement de Franche-Comté, 7, rue Voirin, F-25000 Besançon.

Y. Ferrez, N. Simler, G. Bailly, Conservatoire botanique national de Franche-Comté, Maison de l'environnement de Franche-Comté, 7, rue Voirin, F-25000 Besançon.

Courriel : cbnfc@cbnfc.org

Résumé – Cet article présente les résultats d'une étude phytosociologique portant sur les groupements végétaux forestiers hygrosciaphiles des ravins de Franche-Comté. Il vise avant tout à répondre à une interrogation sur la présence éventuelle de groupements relevant du *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris* (= *Polysticho - Fraxinion*), une alliance reconnue dans les régions atlantiques à subatlantiques de l'Europe.

L'analyse a été réalisée en deux temps; une sélection de près de 300 relevés phytosociologiques régionaux et extra-régionaux de forêts de ravins collinéennes et montagnardes a fait l'objet d'une analyse par classification hiérarchique ascendante (C.A.H.) selon la méthode de Ward. Dans un second temps, les groupes interprétables phytosociologiquement ont été mis en comparaison, dans un tableau synthétique, avec des syntaxons publiés assimilés au *Dryopterido - Fraxinion*, au *Tilio - Acerion* ou à des communautés affines.

L'existence d'une nouvelle sous-association rattachée aux érablaies à scolopendre (*Phyllitido - Aceretum*) est mise en évidence et nommée *Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum affinis* subsp. *borreri* Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud subass. nov. hoc. loco. Il s'agit d'un syntaxon à répartition préjurassienne et préalpine définissant l'aile atlantique de l'alliance du *Tilio - Acerion*.

Quant au *Dryopterido - Fraxinion*, si sa présence est exclue dans le massif jurassien, nous avons démontré que cette alliance peut être reconnue en Franche-Comté dans le secteur des Vosges saônoises. En effet, un relevé provenant de ce secteur (vallon du Raddon) est à rapprocher d'une association récemment décrite dans les Vosges du Nord (*Polysticho - Ulmetum* Bœuf et Simler in Bœuf 2011), laquelle est subordonnée à l'alliance subatlantique.

Il est nécessaire de poursuivre l'effort de recherche dans les Vosges saônoises afin de confirmer la présence de cette association en Franche-Comté et d'en affiner la description.

Mots-clés : *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris*, *Tilio platyphylli - Acerion pseudoplatani*, forêts de ravins, Franche-Comté, Jura, phytosociologie.

Introduction

Cette étude a été réalisée dans le cadre de la mission d'amélioration de la connaissance des habitats naturels et semi-naturels de Franche-Comté attribuée au Conservatoire botanique national de Franche-Comté

(CBNFC). L'objectif est de synthétiser la connaissance phytosociologique sur les forêts hygrosciaphiles collinéennes de ravins en Franche-Comté et de rechercher la présence éventuelle d'une alliance, le *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris* (Vanden Berghen) Bœuf et al. in Bœuf 2010, décrite dans

les régions atlantiques à subatlantiques et les montagnes sous régime océanique.

Dans l'Est de la France, cette alliance a été récemment reconnue :

– en Bourgogne (Bazois, Avallonnais, Pays d'Othe) par ROYER et al. (2006);

– en Champagne-Ardenne (Montagnes de Reims et d'Épernay, crêtes préardennaises...) par ROYER *et al.* (2006) ;

– en Alsace et en Lorraine (Vosges du Nord) par BŒUF et SIMLER (*in* BŒUF 2010) à travers la description d'une nouvelle association (l'éra-blaie-frênaie-ormaie à Polystichs : *Polysticho - Ulmetum*).

Bien que le *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris* n'ait jamais été mentionné en Franche-Comté, l'existence de communautés forestières de ravins à caractère atlantique a été mise en évidence par plusieurs auteurs avant que l'alliance ne soit décrite :

– RAMEAU *et al.* (1971) ont suggéré, à côté des variantes connues de l'éra-blaie à Scolopendre (*Phyllitido - Aceretum* Moor 1945), l'existence d'une sous-association, à caractère atlantique, ayant pour différentielles *Dryopteris affinis* subsp. *borreri*, *Dryopteris tavelli* (= *D. x complexa*) et *Polystichum setiferum*. Ce syntaxon, dont l'aire de distribution n'a pas été définie, fut nommé *Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum*. Probablement assimilé plus tard à un autre syntaxon du *Dryopterido - Fraxinion*, cette appellation n'a jamais été reprise ;

– CLOT (1990), dans sa thèse sur les érablaies européennes, a montré l'existence dans le Jura et les Préalpes d'un sous-groupe collinéen et subatlantique, en marge du noyau de l'association d'éra-blaie à Scolopendre, et développé sur éboulis calcaires fins, au sein de hêtraies. Ce syntaxon, qu'il nomme *Phyllitido - Aceretum bederetosum*, n'a jamais été cité par la suite dans le Jura ;

– ROBBE (1993) propose plus tard la création d'une association distincte pour un groupement de ravins du

Morvan, de basse altitude, à tonalité atlantique marquée (présence de *Hyacinthoides non-scripta*, *Dryopteris affinis* subsp. *borreri*, *Polystichum setiferum*, *Meconopsis cambrica*, etc.). Cette association sera validée plus tard par ROYER *et al.* (2006) sous le nom de *Dryopterido - Aceretum* ;

– GILLET (1986), qui a décrit dans le Jura nord-occidental une variante de l'association de synusie herbacée des forêts de ravins, dissociée des sous-associations types liées aux éboulis squelettiques. Ce syntaxon (*Phyllitido - Mercurialetum polystichetosum*) est développé électivement sur les colluvions argilo-caillouteuses et éboulis calcaires fins, au sein de « hêtraies-tillaies » ; il est différencié notamment par *Polystichum setiferum*, *Leucojum vernum*, *Scilla bifolia* et *Allium ursinum*.

Ces auteurs ont ainsi apporté les premiers éléments suggérant l'existence, en Franche-Comté, de communautés cohérentes à rapprocher des forêts de ravins subatlantiques, ce que nous tenterons de vérifier.

Les ravins, définitions

Un ravin est couramment défini comme « une vallée profondément encaissée » dont la dépression est produite par les « eaux de ruissellement », « généralement par un torrent ». GÉHU (2006) en donne la définition, plus précise, suivante :

« **Ravin** n.m. Dépression plus ou moins profonde, de quelques mètres à quelques dizaines de mètres, à pente raide, creusée dans le sol par les eaux de ruissellement [...]. Les conditions microclimatiques de confinement et édaphotopographiques y induisent un développement de végétations particulières, telles

que les forêts de ravins, associations spécialisées appartenant à diverses unités phytosociologiques, telles que celles du *Polysticho - Fraxinion*, du *Tilio - Acerion*... »

Extrait du Dictionnaire de sociologie et de synécologie végétales (GÉHU, 2006)

Ainsi, un ravin correspondrait à l'ensemble de l'unité géomorphologique que forme :

- les pentes, éboulitiques ou non ;
- les promontoires et éventuellement les parois surplombantes ;
- les fonds de vallons ;
- les sources, suintements et cours d'eau éventuellement présents.

Régionalement, c'est surtout le relief jurassien plissé et karstique qui permet la fréquence et la diversité des types de forêts de ravins. Nous pouvons citer les grands types de paysages géologiques qui leur sont propices (d'après BICHET et CAMPY, 2008) :

- les reculées, qui entaillent profondément les plateaux calcaires, et sont terminées par un cirque, au pied duquel jaillit une résurgence ;
- les dolines, dépressions fermées circulaires, issues de l'effondrement du sous-sol, profondes de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres et que l'on retrouve sur les plateaux du Jura et de la Haute-Saône ;
- les faisceaux, séparant les plateaux en formant de longues bandes plissées sur la bordure occidentale du massif jurassien, selon une orientation nord-est/sud-ouest ou nord/sud ;

– les cluses, qui interrompent brutalement les plis de la Haute-Chaîne.

Nous pouvons également indiquer une autre entité indépendante : les gorges, qui sont de profondes vallées alluviales dont les oppositions de versants sont très marquées.

Hors massif calcaire, citons également les vallons abrupts des Vosges saônoises (Rahin, Breuchin, Raddon...), qui permettent localement le développement de forêts de pentes raides sur éboulis volcanosédimentaires (grauwacke, grès).

Les forêts hygrosциaphiles de ravins, caractères communs

Comme nous l'avons précédemment défini, un ravin correspondrait, en phytosociologie paysagère, à l'écocomplexe (ou catena) que compose l'ensemble des phytocénoses de la dépression.

Dans le cadre de cette étude, nous définirons comme *forêts hygrosциaphiles de ravins* les phytocénoses forestières soumises aux conditions suivantes :

- **pente raide**, le plus souvent ombragée et en situation de confinement ;
- **sols colluviaux mal consolidés**, squelettiques ou hétérogènes, frais mais jamais inondés, (généralement riches en bases et en humus) ;
- **exposition défavorable** (faible ensoleillement), **hygrométrie élevée**, température plus basse que la moyenne macroclimatique.

Au niveau des caractères floristiques, nous retiendrons, à la suite de MOOR (1977), RAMEAU (1994), CLOT (1990) et KOŠIR, ČARNI, & DI PIETRO (2008), ce que les divers groupements de forêts hygrosциaphiles de ravins ont en commun :

- **une flore ligneuse dominée par les espèces feuillues post-pionnières anémochores** : *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides*, *Acer campestre*, etc. Le corollaire est que les essences climatiques de la région étudiée (*Quercus sp.*, *Fagus sylvatica*...) deviennent secondaires (mais ne sont pas toujours exclues) ;
- la présence, en des proportions variables, d' **espèces forestières fortement liées aux sols colluviaux souvent riches en squelette** ;
- une combinaison fréquente d'espèces héliophiles de lisières et d'espèces sciaphiles eutrophes traduisant la microhétérogénéité des stations.

Notons que, dans le cas de peuplements développés en conditions pédologiques moins limitantes, notamment des dolines peu profondes et à éboulis stabilisés, la fusion avec le cortège arboré et arbustif zonal peut être intégrale, tandis que le cortège herbacé reste encore physionomiquement et structurellement celui des ravins éboulitiques. La notion d'échelle d'organisation de la végétation¹ prend alors tout son sens dans cette interférence entre les forêts spécialisées de ravins et les forêts zonales, dont la limite est parfois délicate à placer.

D'un point de vue historique, la végétation des forêts de ravins est souvent considérée par de nom-

breux auteurs comme une végétation relictuelle. Durant la période atlantique² (à partir de -7000 ans BP et approximativement entre -7000 à -4000 BP), les genres *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Acer*, et *Corylus* étaient déjà très répandus dans la majeure partie de l'Europe, avant l'arrivée de *Fagus*, *Abies* et *Carpinus* (HUNTLEY & BIRKS in CLOT 1990). À cette époque, le peuplement arboré d'une bonne partie de cette chênaie mixte atlantique devait ressembler à celui des forêts de ravins actuelles.

Suite à l'avancée du Hêtre, du Charme et des résineux, ces peuplements se réduisent à des forêts « reliques » confinées dans les stations marginales (milieux extrêmes ou perturbés), où les dryades ne sont plus dynamiques. D'après CLOT (1990), le fractionnement de l'aire de ces forêts a accentué leurs différences floristiques régionales.

En résumé, les forêts de ravins, fréquentes dans le relief jurassien, sont marquées par une forte **hétérogénéité des conditions stationnelles**, liée à la variabilité des types de ravins, de leur profondeur, de la raideur de la pente, de la nature des colluvions, de leur granulométrie ou encore du climat local. Parallèlement, l'état relictuel de ces communautés et leur discontinuité géographique est à l'origine d'une importante **hétérogénéité spatiale**. Cette hétérogénéité à plusieurs niveaux est **vectrice de variabilité floristique et d'interférence des communautés végétales**, ce qui rend la délimitation des syntaxons parfois délicate.

1. GAMS (1918) in GILLET (1986); BARKMAN (1968) in GILLET (1986)

2. OTTO H.J. (1998), pp. 50-51.; RICHARD et VIGNOT (dir.) (2000), pp. 27-34, 37-42, 64-68.

Tableau I : situation des syntaxons de forêts de ravins dans le Prodrôme des végétations de France

Classe	Ordre	Sous-ordre	Alliance	Association
QUERCO ROBORIS - FAGETEA SYLVATICAE	Fagetalia sylvaticae	Carpino betuli - Fagenalia sylvaticae	Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris	Dryopterido affinis - Fraxinetum excelsioris
				Polysticho setiferi - Ulmetum glabrae
				Dryopterido affinis - Aceretum pseudoplatani
		Fagenalia sylvaticae	Tilio platyphylli - Acerion pseudoplatani	Phyllitido scolopendri - Aceretum pseudoplatani
				Lunario redivivae - Aceretum pseudoplatani
				Corydalo cavae - Aceretum pseudoplatani
				Arunco dioici - Aceretum pseudoplatani

Systematique actuelle des forêts hygrosclaphiles collinéennes de ravins

Les groupements forestiers spécialisés de ravins et d'éboulis sont ventilés dans quatre unités syntaxonomiques dans le Prodrôme des végétations de France (BARDAT *et al.*, 2004) selon une distinction écologique. On retrouve ainsi :

- un pôle des versants frais collinéens des régions atlantiques, le *Polysticho - Fraxinion* (= *Dryopterido - Fraxinion*) ;
- un pôle xérothermophile, le *Tilion platyphylli* Moor 1973 ;
- un pôle frais collinéo-montagnard, le *Tilio - Acerion* Klika 1955 ;
- un pôle montagnard acidiphile, le *Deschampsio - Acerenion* T. Müll. in Oberd. 1992.

L'architecture du Prodrôme en vigueur, d'après BARDAT *et al.*, 2004, est la suivante (Tableau I). Les modifications apportées relèvent de validations nomenclaturales récentes de plusieurs syntaxons par J.-M. ROYER *et al.* (2006) et BŒUF *et al.* (2011). Les syntaxons notés en grisé sont ceux dont la présence en Franche-Comté n'est pas avérée (Tableau I).

Nous pouvons évoquer ici d'autres systèmes qui coexistent dans la bibliographie :

- MOOR (1975b, 1976, 1978) propose d'élever les syntaxons de ravins alors reconnus (*Tilion platyphylli* et *Tilio - Acerion*) au niveau de l'ordre : les *Aceretalia pseudoplatani* Moor 1976 et les *Tilietalia platyphyllis* Moor 1973. Il choisit de les regrouper au sein d'une classe particulière (*Fraxino - Fagetea* Moor 1976) distincte des forêts mésophiles ;

- PASSARGE (1968) et PASSARGE & HOFMANN (1968) suivent une autre voie en réunissant toutes les forêts mixtes de pentes et les forêts de climax édaphique (aulnaies-frênaies, chênaies pédonculées-frênaies-(charmaies) dans une classe particulière (*Geranio - Fraxinetea*) distincte des forêts zonales, les syntaxons de ravins étant ventilés dans l'ordre des *Aceri - Fraxinetalia* ;

- CLOT³ (1990) rassemble *Tilio - Acerion* et *Tilion platyphylli* au sein d'un nouvel ordre des *Tilio - Aceretalia* ;

- MÜLLER in OBERDORFER (1992) et WILLNER (2006) choisissent de réduire ces dernières communau-

3. CLOT (1990) suit globalement les conceptions de MOOR (1978). Toutefois il admet que la séparation des syntaxons de forêts de ravins au rang de l'ordre intervienne à un trop haut niveau. Comme le souligne CLOT (1990), il existe une ressemblance de flore et de biotope qui doit être manifestée : « De même que les forêts hygrophiles sont les climax stationnels des bas fonds humides, de même un groupe de forêts d'érables et de tilleuls rassemblerait logiquement les climax stationnels sur pentes colluviales squelettiques ».

tés au rang de sous-alliance au sein du *Tilio - Acerion* ;

- KOŠIR P., ČARNI A., & DI PIETRO R. (2008) reprennent cette structuration en subordonnant au *Tilio - Acerion* les deux sous-alliances géovicariantes de forêts de ravins sud-est européennes ;

- BŒUF (2010) va plus loin en proposant d'extraire des végétations climaciques toutes les formations sur éboulis, structurées par les post-pionnières, qu'elles soient atlantiques, subatlantiques, méditerranéennes ou périméditerranéennes et de les rassembler dans la classe des *Geranio - Fraxinetea* Passarge 1968. Il affine alors *Tilio - Acerion* et *Dryopterido - Fraxinion* à l'ordre des *Aceri - Fraxinetalia* Passarge 1968 (= *Tilio - Aceretalia* Clot 1990) et le *Tilion platyphylli* à l'ordre des *Tilietalia platyphyllis* Moor 1973.

Notons que selon R. BŒUF (2010), « on ne peut subordonner des végétations anciennes et relictuelles de l'époque de la chênaie mixte atlantique [...], comme ces communautés de post-pionnières qui historiquement ont résisté et résistent encore à la dynamique des dryades, à des végétations récentes structurées par ces dernières ».

Plusieurs auteurs proposent donc un rapprochement plus important dans le synsystème des communautés forestières de ravins. Concernant l'éclatement de la classe des *Quercio -*

Fagetea que cela implique, ceci semble acceptable, compte tenu de l'importance et de la grande variabilité des forêts caducifoliées dans le paysage naturel et par rapport à la prolifération actuelle des classes phytosociologiques pour des communautés plus simplifiées, notamment monostratifiées.

Les forêts de ravins au regard de la Directive Habitats

Au regard de la Directive Habitats, toutes les forêts de ravins relèvent du même code Natura 2000 : 9180, correspondant à l'intitulé « *Forêts de pente, éboulis, ravins du *Tilio - Acerion** ».

Le tome 1 des Cahiers d'habitats Natura 2000 (BENSETTITI, RAMEAU & CHEVALLIER, 2001) donne une première définition des forêts de ravins, reprise des classeurs de « Gestion forestière et diversité écologique » de RAMEAU *et al.* (2000).

L'habitat générique 9180 est alors décliné en quinze habitats élémentaires répartis en fonction de critères biogéographiques et écologiques.

Trois habitats relevant des forêts hygrosclérophiles collinéennes de ravins sont indiqués comme présents (ou à rechercher) en Franche-Comté. Tous sont d'intérêt communautaire prioritaire au sens de la Directive Habitats et déterminants dans le cadre de l'inventaire des ZNIEFF de Franche-Comté (zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique) :

- **9180-4* : Érablaies à Scolopendre et Lunaire des pentes froides à éboulis grossiers.**

Décliné en deux associations :

- les érablaies à Scolopendre sur éboulis calcaires grossiers d'ubac du *Phyllitido scolopendri - Aceretum pseudoplatani*, indiquées comme présentes en Franche-Comté ;
- les érablaies à Lunaire vivace sur éboulis peu acides et riches de bas de pente du *Lunario redivivae - Aceretum pseudoplatani*, signalées dans les Vosges.

- **9180-5* : Érablaies à Corydale et Moschatelline des vallées ou dépressions.**

Également rattaché à l'alliance du *Tilio platyphylli - Acerion pseudoplatani*, il correspond à deux associations :

- les érablaies à Corydale du *Corydalo cavae - Aceretum pseudoplatani*, indiquées comme présentes dans le Jura à l'étage montagnard ;
- les érablaies à Moschatelline de l'*Adoxo moschatellinae - Aceretum pseudoplatani*, signalées dans le Jura (à noter que CLOT [1990] ne retient pas ce syntaxon dans sa synthèse européenne des érablaies).

- **9180-8* : Érablaies à Barbe de bouc sur pentes fortes à coluvions fines.**

Correspondant aux érablaies montagnardes à Barbe-de-bouc sur coulées argileuses : *Arunco dioici - Aceretum pseudoplatani*. Signalées dans le Jura.

Ainsi, parmi les forêts collinéennes non thermophiles de ravins et d'éboulis, nous pouvons noter qu'au sens de BENSETTITI, RAMEAU & CHEVALLIER (2001), seule l'alliance du *Tilio platyphylli - Acerion pseudoplatani* est reconnue en Franche-Comté, le *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris* étant décrit comme hyperatlantique et ne dépassant pas les cuestas de Champagne

et de Bourgogne et plus au Sud, l'Auvergne et le Limousin.

L'alliance des ravins atlantiques du *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris* : une élaboration progressive

Le tableau II (page suivante) retrace l'évolution de la conception de l'alliance du *Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris* et de son extension géographique au fil des travaux qui lui ont été consacrés [Ajout].

Ainsi, depuis les premières descriptions de l'alliance à proximité du littoral atlantique, son aire de distribution théorique a été progressivement élargie des régions atlantiques vers des régions à climats plus continentaux. Ce **glissement géographique** s'est accompagné d'un **glissement dans la diagnose**. Une différenciation floristique positive entre l'alliance des ravins atlantiques et ses vicariants médioeuropéens est désormais délicate dans les zones de contact.

Nous citons ci-dessous la validation proposée par BŒUF *et al.* (in BŒUF, 2010) qui correspond à l'acception actuelle de l'alliance :

Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris (Vanden Berghen 1969) Bœuf, Bardat, Gauberville, Lalanne, Renaux, Royer, Thébaud, Timbal & Seytre in BŒUF 2010
[= *Fraxino - Carpinion androsamenion* Vanden Berghen 1969 = *Polysticho - Corylenion* (Vanden Berghen 1968) O. Bolòs 1973 *nom. illégit.* = *Polysticho setiferi - Fraxinion excelsioris* (O. Bolòs 1976) Rameau 1996 in Bardat *et al.*

Tableau II : historique de l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion*

Date	Auteur	Apports au synsystème	Diagnose	Répartition géographique
1941	Allorge	–	Chênaie-frênaie	Pyrénées atlantiques
1968	Vanden Berghen	<i>Androsaemo - Ulmetum</i> , rattaché à une nouvelle sous-alliance <i>Fraxino - Carpinion androsaemetosum*</i>	Ormaie à <i>Hypericum androsaemum</i>	Pyrénées atlantiques
1973	Bolos	Modification de la dénomination de la sous-alliance : <i>Polysticho - Corylenion</i>	–	Pyrénées atlantiques
1981	Rameau <i>et al.</i>	Subordonne les frênaies-ormaises à scolopendre de Normandie et de Bretagne (<i>Phyllitido - Fraxinetum</i> Durin <i>et al.</i> 1967 <i>nom. inval.</i>) au <i>Polysticho - Corylenion</i>	Groupements spécialisés (frênaies-ormaises) qui couvrent de fortes pentes, sur sols neutrophiles, dans les régions atlantiques	Normandie, Bretagne
1993	Bardat	Tableaux et diagnose du <i>Phyllitido - Fraxinetum**</i> (plusieurs sous-associations)	Frênaie atlantique à <i>Hyacinthoides non-scripta</i> , <i>Polystichum setiferum</i> , <i>Dryopteris affinis</i> ...	Normandie, Bretagne, Irlande, Pays de Galles
1996	Rameau	Élève le <i>Polysticho - Corylenion</i> au rang d'alliance : <i>Polysticho setiferi - Fraxinion excelsioris</i> , subordonnant l' <i>Androsaemo - Ulmetum</i> (Pyrénées atlantiques) et le <i>Phyllitido - Fraxinetum</i> (région nord-atlantique)	Frênaies, frênaies-ormaises, frênaies érabraies collinéennes et atlantiques de ravins, avec pénétration des essences des forêts collinéennes (Hêtre, Chêne, Charme); présence de <i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Polystichum setiferum</i> , <i>Dryopteris affinis</i> ...; absence ou rareté des taxons montagnards	Irlande, Pays de Galles, Pyrénées atlantiques, Bretagne, Normandie, Île-de-France, Picardie, Nord
2006	Royer <i>et al.</i>	Nouvelle validation du <i>Polysticho - Fraxinion</i>	Communautés de ravins, dolines ou versants très pentus; espèces caractéristiques : <i>Polystichum setiferum</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Helleborus viridis</i>	Champagne-Ardenne et Bourgogne (Morvan)
2011	Bœuf <i>et al.</i>	<i>Polysticho setiferi - Ulmetum glabrae</i> , rattaché à l'alliance atlantique nouvellement validée (<i>Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris</i>); néotypification du <i>Phyllitido - Fraxinetum</i> (devient <i>Dryopterido affinis - Fraxinetum excelsioris</i>)	<i>Polysticho-Ulmetum</i> : Frênaie-ormaise-éraibraie hygrosциaphile collinéenne de ravins des Vosges du Nord; présence conjuguée de taxons subatlantiques comme <i>Polystichum setiferum</i> , <i>Dryopteris affinis</i> et <i>Trichomanes speciosum</i> (maintenu sous forme de prothalle dans les anfractuosités de roche gréseuse)	Vosges du Nord
			Alliance du <i>Dryopterido - Fraxinion</i> : Communautés planitiaires à collinéennes hygrosциaphiles de climax stationnel, structurées par des post-pionnières, inféodées aux ravins ou versants très pentus à exposition fraîche, sur matériaux colluviaux, des régions atlantiques à subatlantiques, ou des montagnes sous régime océanique	Régions à régime océanique : Pyrénées atlantiques, Normandie, Bretagne, Morvan, Vosges, etc.

* : VANDEN BERGHEN (1968) subordonne à cette sous-alliance les frênaies collinéennes atlantiques du *Corylo - Fraxinetum*, lesquelles ont été notées en Espagne (Monts cantabriques) par TÜXEN et OBERDORFER (1958), en Irlande par BRAUN-BLANQUET et TÜXEN (1952) et au sud du Pays de Galles selon ses propres observations.

** : BARDAT (1993) décrit ce syntaxon comme intermédiaire entre le *Tilio - Acerion* médioeuropéen et le *Polysticho - Corylenion* atlantique.

2005 *nom. inval.* = *Polysticho setiferi* - *Fraxinion excelsioris* (Vanden Berghen) Rameau in Bardat *et al.* 2005 *ex* Royer, Felzines, Misset et Thévenin. 2006 *nom. inval.* = *Polysticho setiferi* - *Fraxinion excelsioris* Géhu 2007 *p.p.*]

– Diagnose : communautés planitiaires à collinéennes hygrosclaphiles de climax stationnel, structurées par des post-pionnières, inféodées aux ravins ou versants très pentus à exposition fraîche, sur matériaux colluviaux, des régions atlantiques à subatlantiques, ou des montagnes sous régime océanique.

– Espèces diagnostiques : *Acer pseudoplatanus*, (*Carpinus betulus*), (*Fraxinus excelsior*), (*Ilex aquifolium*), (*Ruscus aculeatus*), *Arum neglectum*, (*Chrysosplenium alternifolium*), (*Chrysosplenium oppositifolium*), *Conopodium majus*, *Hypericum androsaemum*, (*Hyacinthoides non-scripta*), (*Symphytum tuberosum*), (*Dryopteris affinis* subsp. *affinis*), *Dryopteris affinis* subsp. *borreri*, *Polystichum setiferum*, *P. x bicknellii*.

[*Typus* : *Dryopterido affinis* - *Fraxinetum excelsioris* (Bardat 1993) Bardat, Bœuf, Gauberville, Lalanne, Renaux, Royer, Thébaud, Timbal & Seytre in BŒUF 2010]

– Diagnose : frênaie-ébrale atlantique hygrosclaphile sur colluvions de ravins à scolopendre, hygrocline, neutrocline à neutrocalcicole [Bardat 1993 p. 249-256, Tab. n° 35, 52 relevés = *Phyllitido* - *Fraxinetum nom. inval.*].

[*Lectotypus* : Bardat 1993- Tab. n° 35, rel. n° 40]

– Espèces diagnostiques : (*Acer campestre*), (*Carpinus betulus*), *Fraxinus excelsior*, (*Prunus avium*), (*Ulmus minor*), (*Corylus avellana*), (*Daphne laureola*), (*Arum maculatum*), (*Circaea lutetiana*), (*Hyacinthoides non-scripta*), (*Listera ovata*), *Mercurialis*

perennis, *Asplenium scolopendrium*, *Polystichum setiferum*, *Polystichum aculeatum*.

Méthode

Démarche méthodologique

– 1. Sélection d'environ 300 relevés phytosociologiques de forêts de ravins provenant de Franche-Comté et d'autres régions⁴, préidentifiés ou non au *Tilio* - *Acerion*, au *Dryopterido* - *Fraxinion* ou à d'autres groupements affines (voir chapitre suivant : *Sources des données*). Analyse statistique par analyse factorielle des correspondances (AFC) pour déterminer les facteurs discriminants et éliminer les relevés les plus marginaux.

– 2. Analyse statistique sur 266 relevés restants :

- AFC pour déterminer les facteurs discriminants.⁵

- Classification hiérarchique ascendante (CAH), selon la méthode de Ward, pour effectuer les regroupements.

– 3. Réalisation d'une seconde CAH uniquement à partir des groupes précédemment identifiés comprenant des relevés provenant de Franche-Comté.

– 4. Intégration des groupes pouvant être interprétés phytosociologiquement dans un tableau synthétique (une colonne = un syntaxon), pour

4. Morvan, Auxerrois, Jura suisse et Préalpes, Bas Chablais (région lémanique), Bas Dauphiné, Vosges, Ardennes belges, Haute-Normandie.

5. Pour ces analyses, aucune espèce n'a été exclue du calcul. De même, les relevés appauvris n'ont pas été exclus, seuls ceux présentant une hétérogénéité patente ou se trouvant en position particulièrement marginale ont été supprimés.

une mise en comparaison avec des syntaxons publiés apparentés au *Dryopterido* - *Fraxinion*, au *Tilio* - *Acerion* ou à d'autres groupements affines⁶. Concernant l'alliance atlantique, nous avons veillé à établir une comparaison avec une sélection de syntaxons provenant de l'aire de répartition de l'alliance : Basses-Pyrénées (France, Espagne), chaîne cantabrique (Espagne), Haute-Normandie, Irlande et Vosges du nord (Voir chapitre suivant : *Sources des données*).

Sources des données

– Des relevés intrarégionaux provenant de différentes sources bibliographiques⁷. Il s'agit notamment des catalogues de stations forestières ou des typologies du Conservatoire botanique national de Franche-Comté (CBNFC), ainsi que des relevés non identifiés phytosociologiquement, réalisés par le Conservatoire botanique national de Franche-Comté et la Société Botanique de Franche-Comté⁸ (SBFC) ;

– des relevés intrarégionaux spécifiquement réalisés pour l'étude. Une vingtaine de relevés a été réalisée par l'auteur en mai 2010 dans l'aire de présence potentielle de l'alliance du

6. Dans ce tableau de synthèse (tableau V), la provenance et la dénomination originale des syntaxons sont données dans l'aperçu bibliographique joint. Afin de faciliter la lecture, les espèces à faible fréquence ne sont pas présentées.

7. BAILLY (1986), BAILLY & BABSKI (2008), BIDAULT *et al.* (1980), COLLAUD & VUILLEMENOT (2010), FERNEZ, GUINCHARD & GUINCHARD (2007), GAIFFE & SCHMITT (1981), GILLET (1981), MOOR (1952), PIGUET (1987), VUILLEMENOT (2004), VUILLEMENOT (2009).

8. Max ANDRÉ, Gilles BAILLY, Éric BRUGEL, Rémi COLLAUD, Thierry FERNEZ, Yofick FERREZ, Jean-Paul GROBOIS, Pascale GUINCHARD, Albert PIGUET et Marc VUILLEMENOT.

Dryopterido - Fraxinion au sein du territoire d'agrément du CBNFC, à savoir l'étage collinéo-planitiaire comtois (situé entre 180 et 600 mètres d'altitude) du Revermont (au sud) jusqu'au piémont des Vosges saônoises (au nord), en passant par les reculées du vignoble jurassien et le faisceau bisontin. La prospection a été orientée sur un échantillon de stations offrant potentiellement des conditions stationnelles favorables à l'alliance atlantique (ravins confinés d'ubac) et où la présence de *Polystichum setiferum* (espèce hautement caractéristique du *Dryopterido - Fraxinion*) était connue;

- des relevés extrarégionaux de syntaxons publiés rattachés aux syntaxons étudiés (*Tilio - Acerion*, *Dryopterido - Fraxinion*) : BARDAT (1993), BŒUF (2010), ROBBE (1993);
- des relevés extrarégionaux provenant du Conservatoire botanique national alpin⁹;
- des colonnes synthétiques de relevés extrarégionaux. Plusieurs références bibliographiques, notamment anciennes, ne présentent pas de tableaux de relevés phytosociologiques individuels, mais des colonnes synthétiques par syntaxon. Ces données n'ont donc pas été ajoutées au matériel d'analyse statistique (CAH, AFC), mais ont été intégrées directement au tableau synthétique général (voir tableau V), sans analyse préalable, pour être mises en comparaison avec les relevés précédemment analysés : BRAUN-BLANQUET & TÜXEN (1952), DURIN *et al.* (1967), GÉHU (1961), RICHARD (1975), SEYTRE *et al.*, (2004), TANGHE (1970), TÜXEN & OBERDORFER (1958), VANDEN BERGEN (1968),

9. Luc GARRAUD, Hugues MERLE, Jean-Pierre PELTIER, Lucien RICHARD, Jérémie VAN ES, Jean-Charles VILLARET

WATTEZ (1967). D'autres travaux régionaux ont été consultés et ont contribué à l'étape analytique : RAMEAU (1974), GILLET F. *et al.* (1984), GILLET (1986a)...

Ajustement du matériel d'analyse

Avant la première phase d'analyse, nous avons constaté que les relevés phytosociologiques de forêts de ravins dont nous disposions en base de données étaient très inégalement répartis sur le territoire pour permettre, sans ajustement, une synthèse régionale fiable. En effet, plusieurs secteurs où la présence de végétations d'éboulis (notamment sur dolines) est vraisemblable ne présentent que très peu de matériel (à l'image des premiers plateaux du Doubs), tandis qu'à l'inverse, certaines petites entités régionales ont fait l'objet d'un échantillonnage redondant, comme les collines bisontines ou le plateau lédonien (parfois plusieurs relevés d'un syntaxon, réalisés par un seul auteur, sur une commune, en un même lieu-dit, probablement dans le même individu d'association). Plutôt que d'écarter ces travaux de typologie ou de ne travailler qu'avec des tableaux de synthèse par auteur, nous avons fait le choix :

- soit de retirer d'emblée les relevés issus d'un échantillonnage *a priori* redondant (risque qu'un même individu d'association ait été relevé plusieurs fois) ou présentant une hétérogénéité manifeste;
- soit de ne considérer ces typologies que dans la seconde phase d'analyse, en les intégrant au tableau synthétique général (voir tableau V). Dans ce dernier cas, nous nous sommes donc tenus à la comparaison des syntaxons tels qu'ils ont été définis par les auteurs.

Ajustement des divergences nomenclaturales et méthodologiques

Les auteurs n'ont pas tous les mêmes exigences de précision floristique. Certains distinguent les sous-espèces d'un groupe critique, d'autres pas, ou bien ne jugent pas nécessaire de regrouper les espèces voisines dans leur tableau (par exemple *Crataegus sp.*). Aussi nous avons été obligés, pour ne pas créer des disparités artificielles dans l'analyse, de mettre en synonymie les espèces suivantes (le premier nom de la ligne est le nom conservé) :

- *Aquilegia vulgaris*; *A. atrata*
- *Asplenium trichomanes* subsp. *quadri-valens*; *A. trichomanes* ssp.
- *Cardaminopsis arenosa* subsp. *borbasii*; *C. arenosa* subsp. *arenosa*
- *Chaerophyllum hirsutum*; *C. vil-larsii*
- *Crataegus sp.*; *C. monogyna.*; *C. laevigata*; *C. x media*; *C. rhipidophylla*;
- *Heracleum sphondylium*; *H. sphondylium* ssp. pl. var. pl.
- *Lamium galeobdolon* subsp. *montanum*; *L. galeobdolon* subsp. *galeobdolon*; *L. galeobdolon*
- *Phyteuma spicatum*; *P. nigrum*; *P. ovatum*; *P. spicatum* ssp. pl.
- *Polypodium vulgare*; *P. interjectum*
- *Ranunculus ficaria*, *R. ficaria* subsp. *bulbifer*
- *Rubus plicatus* agg.; *R. scaber*; *R. caesius*; *R. plicatus*; *R. glandulosus*; *R. sect. fruticosi*; *R. fruticosus*
- *Solidago virgaurea*; *S. virgaurea* subsp. *virgaurea*; *S. virgaurea* var. *reticulata*
- *Valeriana officinalis*; *V. officinalis* subsp. *officinalis*; *V. officinalis* subsp. *repens*
- *Veratrum album*; *V. album* subsp. *lobelianum*

Pour les ligneux, les auteurs ne distinguent pas toujours de la même façon les différentes strates ; aussi avons-nous fait le choix de fusionner celles-ci pour l'analyse statistique des relevés et dans le même temps de ne travailler qu'en présence-absence. Ce n'est qu'à un stade avancé de l'analyse (comparaison des compartiments agrégés sous CAH et AFC) que l'abondance-dominance et la stratification ont été prises en compte, permettant éventuellement d'écarter ou de rétablir des relevés au regard de la faible ou de la forte participation de certains taxons au groupement.

D'autres divergences méthodologiques, particulièrement accrues dans le cas d'étude de forêts de ravins, n'ont pu être remédiées et méritent d'être signalées :

- surface du relevé : variant du simple au décuple ;
- date du relevé : si elle est trop tardive, les géophytes printaniers, composantes importantes des érableaies, passent inaperçues ;
- hétérogénéité de la station : elle varie sans doute notablement d'un auteur à l'autre et seul un contrôle *in situ* permettrait de le vérifier.

Résultats

Analyse de l'AFC

D'après les résultats de l'AFC, on constate une faible valeur explicative des axes de variance, avec une inertie d'environ 4,7 % pour l'axe 1 (voir figures 1 et 2 : carte factorielle des axes 1 et 3 de l'AFC). Le panel a pourtant été conçu à partir de syntaxons provenant *a priori* de plusieurs alliances phytosociologiques de forêts de ravins et surtout d'une

aire géographique paraissant suffisamment vaste. Paradoxalement, il est fort probable que ce soit l'hétérogénéité générale des individus d'association de forêts de pente qui induise cette homogénéité constatée sur l'AFC. Toutefois, à cette phase d'analyse, aucun test statistique n'a été réalisé pour attester cette homogénéité. L'homogénéité floristique n'a été testée que dans une phase plus avancée d'élaboration de la typologie, avec le calcul d'un indice de similarité (indice de Jaccard).

La figure 2 montre la distribution des relevés sur la carte factorielle des axes 1 et 3. Nous remarquons immédiatement une absence de rupture entre les relevés et un important regroupement vers le centre. Ils semblent tout de même se répartir le long de l'axe 1, lequel est coupé deux fois. Les deux axes expriment deux gradients qui doivent donc être interprétés conjointement. L'axe 1 pourrait définir une distribution altitudinale, tandis que l'axe 2 traduit plutôt un gradient hydrique.

Sur la carte factorielle des axes 1 et 2 (voir figure 1), les relevés sont beaucoup plus dispersés et trois syntaxons préalablement identifiés se détachent aisément.

Les relevés du *Polysticho - Ulmetum* Boeuf et Simler 2011 et du *Dryopterido - Aceretum* (Robbe) J.-M. Royer *et al.* 2006 définissent un pôle extrême le long de l'axe 2, tandis que les relevés du *Dryopterido - Fraxinetum typicum* Bardat *et al.* 2011, également positionnés en coordonnées positives de l'axe 2, s'en éloignent par l'axe 1, qui confirme bien un climat altitudinal.

Nous pouvons noter que c'est le cortège herbacé différentiel de l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion* qui discrimine ces trois syntaxons sur l'AFC, avec en coordonnées positives de l'axe 2 : *Dryopteris affinis*, *Viola riviniana*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Meconopsis cambrica*, *Sanicula europaea*, *Potentilla sterilis*, *Ruscus aculeatus*, etc., tandis que les syntaxons préidentifiés comme appartenant à l'alliance du *Tilio - Acerion* se retrouvent en grande majorité en coordonnées négatives.

Notons que selon l'axe 1, les relevés collinéens de la façade occidentale jurassienne et préalpine s'opposent nettement aux syntaxons montagnards et continentaux, avec l'*Arunco - Aceretum* Moor 1952 en position extrême.

Analyse de la première CAH

La figure 3 correspond aux résultats de la CAH (notée CAH-1) réalisée sur les 266 relevés. Le dendrogramme généré automatiquement exprime graphiquement les tendances agglomératives. Au niveau de coupure le plus élevé et d'après la courbe des niveaux de fusion (figure 4), on peut distinguer huit groupes. Ils sont listés ci-dessous, selon une numérotation de un à huit, de la gauche vers la droite du dendrogramme :

- le groupe 1 correspond aux relevés de *Dryopterido - Fraxinetum* Bardat *et al.* in Boeuf 2010 (homologue au *Phyllitido - Fraxinetum mercurialetosum* Bardat 1993) appartenant à l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion* ;
- le groupe 2 correspond à un ensemble de relevés de tillaie-érable-frêne de ravins à *Ulmus glabra* et *Polystichum setiferum* (non identifiés phytosociologi-

quement) provenant de la zone collinéenne préjurassienne (bordure du premier plateau) s'étendant du faisceau bisontin au nord au Revermont au sud;

– le groupe 3 s'avère assez complexe. Il peut se subdiviser en deux sous-compartiments :

- un groupe 3a, correspondant à un ensemble de relevés (non identifiés phytosociologiquement) de forêts mixtes et de hêtraies de transition établis en Franche-Comté;

- un groupe 3b, où s'agglomèrent les relevés de *Phyllitido - Aceretum hederetosum* (CLOT, 1989) des préalpes suisses (et françaises);

– le groupe 4 regroupe en majorité des relevés des forêts de ravins en transition vers la hêtraie (*Scillo - Carpinetum phyllitidetosum nom. inval.*) et un ensemble de relevés de tillaies mixtes, identifiées pour certaines comme proches du *Tilion platyphylli* par Clot (1987);

– le groupe 5 correspond *grosso modo* aux relevés du *Phyllitido - Aceretum typicum* de Clot (1989) et avec lequel on retrouve notamment le *Phyllitido - Aceretum tilietosum* de MOOR (1952);

– le groupe 6 représente nettement l'aile montagnarde du *Tilio - Acerion*. On y retrouve l'ensemble du *Phyllitido - Aceretum impatiendetosum*, ainsi que les sous-associations montagnardes du *Phyllitido - Aceretum* Moor 1952. Un autre sous-groupe, peu différencié sur ce dendrogramme, se détache aisément de tous les autres syntaxons avec l'AFC (voir figure 2); il s'agit des relevés de l'*Arunico - Aceretum* de MOOR (1952);

– les deux derniers compartiments se séparent assez tôt du reste de l'échantillon. Le groupe 7 se rapporte au *Dryopterido - Aceretum* (Robbe) J.-M. Royer *et al.* 2006

du Morvan (avec lequel apparaît un relevé des Vosges saônoises noté RC0068), tandis que le groupe 8 rassemble le *Polysticho - Ulmetum* de Bœuf & Simler, des relevés de hêtraies-sapinières de transition provenant du Jura et des Alpes et des relevés de *Lunario - Aceretum* sud-vosgiens de PIGUET (1987).

Nous remarquons, dans ce dendrogramme, que deux grands groupes se distinguent conformément aux résultats de l'AFC : les quatre premiers compartiments montrent un caractère nettement collinéen, tandis que les quatre autres présentent de nettes affinités montagnardes.

Notons que les groupes les plus extrêmes sur le dendrogramme, le *Dryopterido - Fraxinetum typicum* (groupe 1), le *Dryopterido - Aceretum* (groupe 7) et le *Polysticho - Ulmetum* (groupe 8) correspondent aux syntaxons les mieux différenciés sur l'AFC (figure 2) et bien distincts des syntaxons identifiés au *Tilio - Acerion*.

Ces trois unités ont été mises en comparaison avec un plus grand nombre de syntaxons relevant du *Dryopterido - Fraxinon* (et d'autres unités proches) au sein du tableau synthétique V dont il représente respectivement les colonnes 4, 6 et 7.

Le groupement de ravin du Morvan, le *Dryopterido - Aceretum* (Robbe) J.-M. Royer *et al.* 2006, rattaché initialement au *Tilio - Acerion* par ROBBE (1993), puis par ROYER *et al.* (2006), devrait être subordonné au *Dryopterido - Fraxinon* (BŒUF *comm. pers.*). D'après l'analyse de la CAH-1 et le tableau synthétique, ce repositionnement est indéniable : la présence de *Hyacinthoides*

non-scripta, *Dryopteris affinis subsp. borreeri*, *Polystichum setiferum* et *Meconopsis cambrica* est discriminante, de même que l'absence des espèces du *Tilio - Acerion* (comme *Lunaria rediviva*, *Cystopteris fragilis*, *Cardamine pentaphyllos*, *Moebria muscosa*...).

Tout comme le *Polysticho - Ulmetum* vosgien, dont il se rapproche le plus, il représente une forme extrême de l'alliance appauvrie en éléments euryatlantiques, structurée le plus souvent par *Acer pseudoplatanus* et enrichie en éléments montagnards.

Pour l'association des Vosges du Nord, nous pouvons noter une fréquence très importante des taxons transgressifs des hêtraies montagnardes du *Fagion sylvaticae*, voire du *Luzulo - Fagion* propre aux massifs hercyniens. Citons *Festuca altissima*, *Luzula luzuloides*, *Prenanthes purpurea*, *Senecio ovatus* et *Carex digitata*. La forte répétitivité d'un micro-groupement propre aux sols détrempés et zones suintantes marque bien l'originalité du groupement dans l'alliance (*Chrysosplenium alternifolium*, *C. oppositifolium*, *Carex remota*, *Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *Lysimachia nemorum*, *Stellaria nemorum*) et le rapproche ainsi des relevés du *Lunario - Aceretum* vosgien de PIGUET (1987) avec lequel il se retrouve aggloméré dans le groupe 8 de la CAH-1.

Cette marginalité du *Polysticho - Ulmetum* est toute relative, car elle correspond assez bien à la description pyrénéo-atlantique (originelle) de l'*Androsaemo - Ulmetum* Vanden Berghen 1969 (tableau V, colonne 1), en ce sens que les espèces montagnardes régionales et les espèces hygrophiles de sources participent à la communauté. Cette

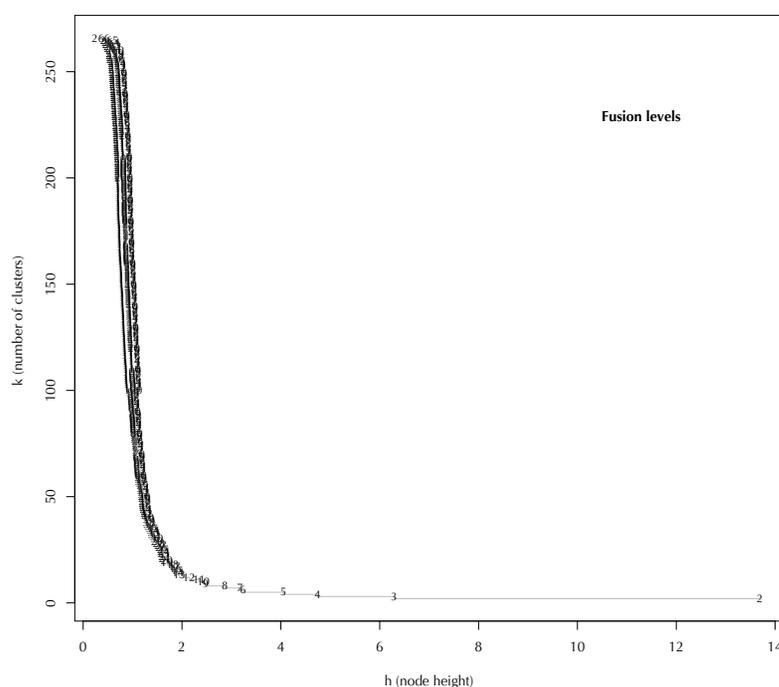
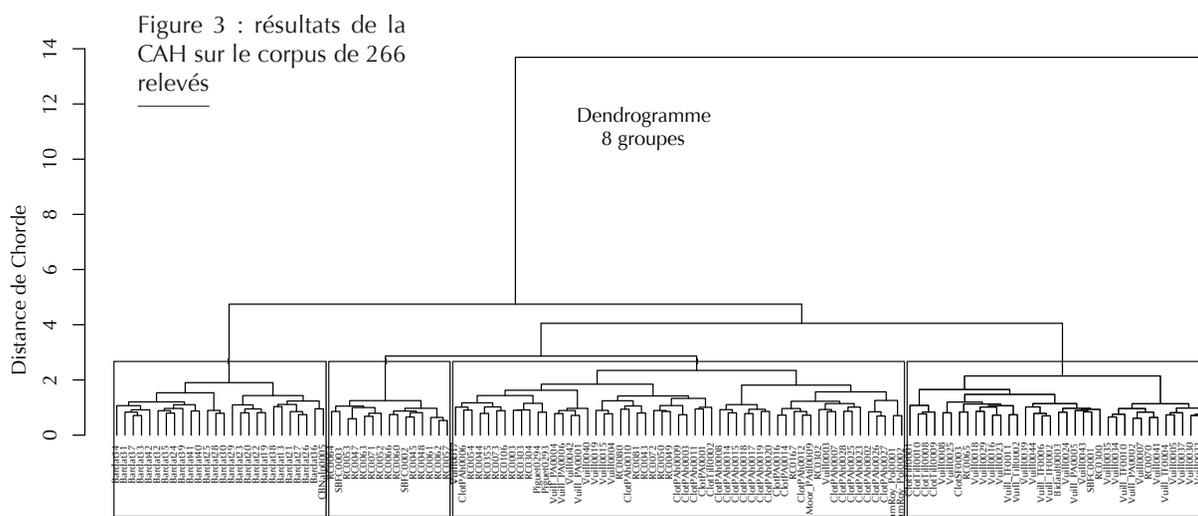


Figure 4 : courbe des niveaux de fusion

hétérogénéité de la phytocénose n'est pas rédhibitoire et est plutôt révélatrice de la complexité intrinsèque des stations des ravins confinés, au sein desquels s'imbriquent plusieurs micro-groupements au sens de GÉHU (2006) ou synusies au sens de GILLET, DE FOUCAULT & JULVE (1991).

Analyse de la seconde CAH (CAH-2)

Comme nous l'avons vu plus haut, la quasi totalité des relevés provenant de Franche-Comté et du massif jurassien se répartissent dans les compartiments 2 à 6 (figure 3). Étant donnée la grande homogénéité constatée avec l'AFC, nous avons analysé séparément cet

ensemble dans le but de vérifier si les regroupements générés précédemment se répétaient.

Le tableau IV présente le pourcentage d'occurrence de chaque taxon pour chacun des groupes identifiés d'après la seconde CAH (notée CAH-2) réalisée sur cet échantillon régional. Dans cet échantillon sont inclus les relevés jurassiens et préalpins de la thèse de CLOT (1987), ainsi que les relevés jurassiens de MOOR (1952). Quelques relevés provenant d'Isère et de Savoie, apparaissant très marginaux dans une AFC test (non représentée ici), n'ont pas été intégrés au calcul de la CAH-2.

Les relevés de l'*Arunco - Aceretum* de Moor, précédemment bien discriminés, ont été également retranchés. Enfin, une attention plus importante a été apportée pour éliminer les relevés redondants ayant été établis sur un même lieu-dit.

La séparation entre les groupes pré-identifiés dans la première CAH n'a pas été bouleversée dans cette seconde analyse. Au niveau de coupure le plus élevé, nous pouvons

Comme l'expliquent très clairement CATTEAU & DUHAMEL (2011), « le défi est de structurer un nuage de relevés phytosociologiques aux caractéristiques différentes dans un système hiérarchisé de syntaxons, qu'on peut représenter comme un ensemble de boîtes gigognes. Or la réalité est différente : certains relevés sont si appauvris que le rattachement à une association ne peut plus se faire sur des bases floristiques. »

Les auteurs adoptent alors la décision suivante : « On est obligé d'intégrer des éléments écologiques et chorologiques, selon un raisonnement du type : « compte tenu des caractéristiques du milieu et du climat et de la phase dynamique où elle se positionne, cette communauté appauvrie ne peut appartenir qu'à cette association ». Le critère floristique n'est plus alors primordial dans le rattachement de la communauté végétale observée au syntaxon considéré. ». D'après BŒUF (comm. pers.), cela atteste d'une certaine manière les limites des approches uniquement floristiques en typologie forestière : « On ne peut pas bâtir une clef d'identification des communautés végétales opérationnelle uniquement sur la flore. »

Cela rejoint la conception alternative du synsystème telle que le propose DUPOUEY (1988), lequel intègre le concept d'ensemble flou. « Dans cette figuration, les différents syntaxons de même rang constituent des ensembles disjoints. Certaines communautés végétales ne peuvent pas, eu égard à leur composition floristique appauvrie, être rattachées à une association. Elles doivent alors être rapportées à une unité supérieure, qui sera l'alliance, l'ordre ou la classe selon que leur composition floristique contient ou non des espèces caractéristiques de ces niveaux hié-

rarchiques » DUPOUEY in CATTEAU & DUHAMEL (2011).

Dans un article au sujet de l'appauvrissement floristique des syntaxons élémentaires, aux limites chorologiques des unités supérieures, DE FOUCAULT (1981) étudie le comportement de plusieurs associations à l'intérieur d'alliances ou de classes phytosociologiques bien connues et diversifiées (*Filipenduletalia*, *Trifolio - Geranietea*, *Berberidion*, *Asplenietea*, etc.). Il démontre qu'en s'éloignant de leur centre de dispersion optimale, de nombreux syntaxons de rangs supérieurs à l'association perdent peu à peu leurs éléments aux limites de leur aire géographique. « Il ne reste plus guère qu'un petit nombre d'espèces très souvent caractéristiques d'unités supérieures, pour définir les dernières associations; [...] la combinaison floristique du groupement est plus originale par l'absence d'un certain nombre d'espèces que par la présence d'espèces différentielles » (in DE FOUCAULT, 1981).

D'après BŒUF (comm. pers.), on peut alors parler d'absence caractéristique, notion souvent opérationnelle dans les contextes acides.

Pourtant, ces quelques espèces restantes issues des unités supérieures deviennent souvent hautement caractéristiques en limite de leur aire. Comme le souligne BARKMAN (1989b.), près de leur centre de distribution, les espèces ont souvent une capacité accrue à occuper plusieurs habitats et à contribuer à différents syntaxons; elles ne sont alors fidèles à aucun syntaxon ou ne le sont qu'à des hauts rangs syntaxonomiques (alliances ou au-delà); en revanche, aux limites de leur aire, lorsqu'un macroclimat défavorable est alors compensé par un habitat

spécialisé, elles deviennent caractéristiques d'association(s).

Dans le cadre de notre étude qui s'attache à une analyse conjointe d'unités géovicariantes, telles que le *Tilio - Acerion* et le *Polysticho - Fraxinion*, dans une région où elles semblent entrer en contact et atteindre leurs limites respectives, les concepts fondamentaux précédemment évoqués nous ont amené à fixer les critères de décision syntaxonomiques suivants :

- une communauté appauvrie n'est rattachée à une association que si elle est nettement incluse dans le compartiment biogéographique, écologique et dynamique de cette dernière; dans le cas contraire, elle est rattachée à une unité supérieure (alliance) dont elle possède encore les éléments caractéristiques;
- une communauté répétitive et originale présentant un ou plusieurs taxons hautement différentiels, mais conservant plusieurs taxons caractéristiques d'association, est définie comme une sous-association.

Description des nouveaux syntaxons pour la Franche-Comté

Dans la première CAH (CAH-1), un unique relevé provenant de Franche-Comté (vallon du Raddon, Vosges du Sud) est apparu parmi les unités des Vosges du Nord et du Morvan comme relevant du *Dryopterido - Fraxinion*. Malgré un cortège appauvri et singulier, il en présente l'écologie et une partie des espèces caractéristiques et différentielles; nous l'avons ainsi rattaché à l'alliance subatlantique. Sa description est donnée ci-après.

Parmi les groupes identifiés dans les deux CAH successives, nous pouvons distinguer une unité originale et homogène, devant être interprétée phytosociologiquement. Il s'agit des relevés de tillaie-érablaie-frênaie de ravins à *Ulmus glabra* et *Polystichum setiferum* provenant de la zone collinéenne préjurassienne. Ils correspondent au groupe 2 de la CAH-1 (voir figure 3) et au groupe G de la CAH-2 (voir tableau IV).

Cette communauté marque particulièrement bien la transition entre l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion* et les formes subatlantiques du *Phyllitido - Aceretum* décrites par CLOT (1989, 1990). À la lecture du tableau IV, il apparaît nettement que cette unité est peu dissociée de l'association d'Érablaie à scolopendre (*Phyllitido - Aceretum*). Cependant, sa position extrême par rapport aux autres ravins jurassiens, de par sa flore subatlantique et son écologie singulière, justifie la définition d'une sous-association, à la suite de Rameau *et al.* (1971), de Gillet (1986) et de Clot (1989, 1990). Sa description est donnée ci-après.

● **La frênaie-érablaie-ormaie vosgienne sur éboulis à *Polystichum setiferum***

Polysticho setiferi - Ulmetum glabrae (Muller 1985) Boeuf & Simler *in* Boeuf 2010 (tableau III : relevé n°1)

Aperçu des conditions stationnelles

Cette communauté a été relevée dans le vallon du Raddon sur la commune de Saint-Barthélemy (Haute-Saône). Il s'agit d'une communauté développée à 580 mètres d'altitude sur une pente très forte (45°), très éboulitique et faible-

ment argileuse, en exposition froide (Nord, 15° Est). Le substrat est issu de roche volcano-sédimentaire (Grauwacke); les éboulis pierreux sont de faible granulométrie (cailloutis surtout).

La présence d'un cours d'eau en contrebas et d'un versant opposé assez proche (inférieur à 200 mètres) permettent de maintenir un degré d'humidité atmosphérique constant et probablement assez élevé.

Physionomie et composition floristique

Au niveau de sa composition floristique, le relevé du vallon du Raddon (voir tableau III, relevé n°1) est marqué de prime abord par une remarquable diversité en strate arborée, avec la présence du cortège de post-pionnières classiques des forêts de ravins hygros-ciaphiles (*Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus*, *Ulmus glabra*, *Tilia platyphyllos*, *Acer platanoides*) et de plusieurs essences zonales (*Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Prunus avium*).

C'est au niveau structurel que la communauté se singularise du *Polysticho - Ulmetum* des Vosges du Nord¹¹. *Carpinus betulus* et *Fagus sylvatica* sont ici nettement dominants et les post-pionnières sont toutes faiblement représentées, à l'exception de *Fraxinus excelsior*. En strate arbustive, c'est *Corylus*

11. La colonne synthétique des relevés du *Polysticho - Ulmetum* des Vosges du Nord a été intégrée dans le tableau synthétique général (tableau V, colonne 7) pour être mise en comparaison avec un plus grand nombre de syntaxons relevant du *Dryopterido - Fraxinion*, du *Tilio - Acerion* et d'autres unités proches. Le groupement de ravins du Morvan (*Dryopterido - Aceretum* (Robbe) J.-M. Royer *et al.* 2006), très proche de ce dernier, y est également présenté (tableau V, colonne 7).

avellana qui domine. Notons ici que *Hedera helix* est présent à tous les étages.

Le cortège herbacé s'avère nettement appauvri par rapport à la description originelle de l'association du *Polysticho - Ulmetum*¹¹. La dynamique éboulitique est telle que seuls les couloirs argileux permettent le développement de la flore herbacée. Ce sont alors les fougères typiques de l'association qui s'expriment : *Polystichum setiferum*, *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* et *Dryopteris filix-mas*, accompagnées d'*Hedera helix*, *Luzula sylvatica*, *Carex sylvatica* et *Rubus sp.*

Choix syntaxonomique

Cet individu est bien à rattacher à l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion*, de par :

- son cortège appauvri, mais exposant néanmoins plusieurs éléments différentiels de l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion*;
- une composition/structure de la strate arborée et arbustive analogue à l'association centrale (type) de l'alliance (*Dryopterido - Fraxinetum typicum* Bardat *et al.*);
- l'absence du cortège différentiel de l'alliance du *Tilio - Acerion*;
- un développement sur matériaux éboulitiques (fins) non stabilisés et selon un pendage important, correspondant aux conditions stationnelles normales pour des communautés de ravins;
- un positionnement excentré de l'aire de distribution régionale du *Tilio - Acerion*.

Malgré un cortège appauvri et nettement moins hygrophile, il est biogéographiquement cohérent de rapprocher cet individu de l'as-

Tableau III : nouveaux syntaxons identifiés pour la Franche-Comté

n°relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
identifiant relevé	RC0068	SBFC0003	RC0053	RC0047	RC0071	RC0063	RC0052	RC0057	RC0060	RC0045	RC0048	RC0049	SBFC0002	RC0061	RC0062	RC0064	RC0066	RC0050	RC0067		
surface A1 (m2)	600	400	800	300	450	400	550	550	-	600	300	500	400	400	600	900	700	300	850		
surface b1 (m2)	600	400	800	300	450	400	550	550	-	600	300	500	400	400	600	900	700	300	850		
surface h1 (m2)	600	400	800	300	450	400	550	550	-	600	300	500	400	400	600	900	700	300	850		
% recouvr. A1	85	90	85	80	90	75	90	85	90	85	60	60	70	90	85	75	90	80	90		
% recouvr. b1	30	2	30	30	15	10	20	25	30	10	60	45	20	35	40	30	15	40	70		
% recouvr. h1	50	20	70	60	50	80	50	75	25	70	70	55	80	50	50	80	20	35	25		
haut. moy. A1	16	25	17	12	20	15	20	20	15	18	16	12	15	18	15	20	20	15	18		
haut. moy. b1	3	4	2,5	2	2	3	2	2	2,5	1,5	3,5	2	2	2	3	2	2,5	2,5	2,5		
haut. moy. h1	0,3	0,4	0,3	0,5	0,25	0,3	0,25	0,4	0,3	0,3	0,5	0,4	0,25	0,3	0,5	0,5	0,25	0,4	0,4		
nb taxons	20	19	18	22	16	19	20	24	24	24	35	26	23	30	27	20	28	17	25		
Strate arborée (A1)																					
Espèces du <i>Tilio platyphylli</i> - <i>Acerion pseudoplatani</i>																					
<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>	+	2	4	3	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	.	V	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	.	3	.	+	3	+	3	2	+	2	.	+	+	2	2	2	.	3	1	V	
<i>Ulmus glabra</i>	.	1	.	2	2	3	+	2	+	+	.	.	1	.	+	+	+	.	.	IV	
Espèces des <i>Carpino betuli</i> - <i>Fagenalia sylvaticae</i>																					
<i>Carpinus betulus</i>	3	2	.	+	2	.	2	.	.	2	+	1	3	.	2	III	
<i>Fagus sylvatica</i>	2	1	+	+	.	.	.	3	2	3	3	3	.	+	III	
Espèces des <i>Fagetalia sylvaticae</i> et des unités supérieures																					
<i>Fraxinus excelsior</i>	2	3	2	2	3	2	3	2	3	2	2	2	2	3	2	1	1	2	3	V	
<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>	+	2	2	.	+	1	.	2	+	2	+	+	2	+	.	III	
<i>Prunus avium</i>	1	+	I
<i>Acer campestre</i>	2	I
<i>Quercus petraea</i>	1	+	.	.	I
<i>Taxus baccata</i>	2	I
<i>Acer opalus</i>	+	I
Strate arbustive (b1)																					
Espèces du <i>Tilio platyphylli</i> - <i>Acerion pseudoplatani</i>																					
<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>	+	.	3	+	2	2	2	2	2	1	3	3	+	2	2	2	+	+	1	V	
<i>Ulmus glabra</i>	+	.	2	2	1	1	+	2	3	+	2	+	.	+	2	.	+	2	1	IV	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+	.	+	2	.	.	.	+	.	+	2	+	2	+	+	+	+	2	.	III	
<i>Ribes alpinum</i>	+	.	+	+	1	1	.	+	+	III	
Espèces des <i>Carpino betuli</i> - <i>Fagenalia sylvaticae</i>																					
<i>Ilex aquifolium</i>	.	+	.	r	2	+	2	2	+	.	.	2	2	2	2	2	2	.	r	IV	
<i>Daphne laureola</i>	+	.	+	.	+	r	.	+	+	+	.	.	r	+	III	
<i>Carpinus betulus</i>	2	.	+	.	.	+	+	2	.	+	2	.	.	+	.	+	.	.	.	III	
<i>Fagus sylvatica</i>	1	+	+	.	.	.	+	.	.	2	2	+	2	.	.	III	
Espèces des <i>Fagetalia sylvaticae</i> et des unités supérieures																					
<i>Corylus avellana</i>	2	.	+	r	.	+	.	+	+	2	2	2	1	1	+	.	.	.	1	IV	
<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>	.	.	1	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.	1	III	
<i>Acer campestre</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	2	.	+	1	III	
<i>Crataegus</i> sp.	1	+	.	+	.	.	.	+	1	+	.	+	III	
<i>Sambucus nigra</i>	1	.	.	+	+	.	+	+	r	+	III	
<i>Fraxinus excelsior</i>	.	.	+	2	1	.	.	+	.	+	+	III	
<i>Ligustrum vulgare</i>	+	I
<i>Taxus baccata</i>	2	I
<i>Acer platanoides</i>	r	+	I
<i>Buxus sempervirens</i>	3	4	.	I
<i>Abies alba</i>	r	.	I
Strate herbacée (h1)																					
Combinaison caractéristique (dont différentielles du <i>Polysticho setiferi</i> - <i>Fraxinion excelsioris</i> : diff)																					
<i>Polystichum setiferum</i> (diff)	2	2	1	2	1	2	2	3	2	2	2	2	.	+	3	1	+	2	1	V	
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	.	2	2	1	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	3	+	.	+	2	1	V
<i>Arum maculatum</i>	.	1	1	1	1	1	1	+	2	1	1	1	+	2	1	.	+	+	.	V	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1	+	2	r	+	1	r	.	+	+	1	.	2	+	2	1	2	.	1	IV	
<i>Mercurialis perennis</i>	.	.	.	+	1	2	2	2	.	3	3	.	4	+	2	.	.	1	1	IV	
<i>Polystichum x bicknellii</i>	1	+	.	.	I	
<i>Dryopteris affinis</i> subsp. <i>borreri</i> (diff)	1	+	.	.	I	

Tableau III (suite) : nouveaux syntaxons identifiés pour la Franche-Comté

n°relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		
Espèces du <i>Tilio platyphylli</i> - <i>Acerion pseudoplatani jurassien</i>																					
<i>Acer pseudoplatanus</i>	+	+	.	2	2	+	2	+	1	+	1	+	+	+	1	+	+	2	+	V	
<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>	+	.	.	1	.	.	+	.	+	.	1	+	.	.	+	+	+	+	+	III	
<i>Polystichum aculeatum</i>	.	.	1	r	+	+	2	.	1	.	.	.	+	.	+	III	
<i>Polypodium vulgare</i>	r	.	.	+	+	.	1	II	
<i>Asplenium trichomanes</i> subsp. <i>quadrivalens</i>	1	1	+	.	I	
<i>Actaea spicata</i>	+	I	
Espèces des <i>Fraxino excelsioris</i> - <i>Quercion roboris</i>																					
<i>Allium ursinum</i>	.	1	+	.	2	4	.	2	1	+	.	4	.	.	+	III	
<i>Leucosium vernum</i>	.	.	+	2	2	2	1	II	
<i>Primula elatior</i> subsp. <i>elatior</i>	+	+	I	
<i>Ranunculus auricomus</i>	r	I	
<i>Lathraea squamaria</i>	r	I	
Espèces des <i>Fagenalia sylvaticae</i>																					
<i>Cardamine heptaphylla</i>	.	.	4	2	2	.	3	.	.	.	2	+	2	II	
<i>Ribes alpinum</i>	r	.	r	.	.	2	+	.	.	2	+	.	+	.	.	II	
<i>Lilium martagon</i>	+	+	+	I	
<i>Acer platanoides</i>	.	+	I	
<i>Circaea x intermedia</i>	.	+	I	
Espèces des <i>Carpino betuli</i> - <i>Fagenalia sylvaticae</i>																					
<i>Fagus sylvatica</i>	+	.	+	+	1	2	2	.	.	II	
<i>Anemone nemorosa</i>	r	+	.	.	I	
<i>Carex sylvatica</i>	r	.	I	
<i>Carex digitata</i>	+	I	
Espèces des <i>Fagetalia sylvaticae</i> et des unités supérieures																					
<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>	1	2	.	+	.	2	1	2	.	2	2	1	2	+	1	+	+	2	+	V	
<i>Galium odoratum</i>	.	1	1	1	.	.	2	1	+	1	+	1	2	1	2	.	+	+	.	IV	
<i>Lamium galeobdolon</i> subsp. <i>montanum</i>	.	+	1	+	.	.	.	1	.	1	.	2	1	2	2	+	+	+	1	IV	
<i>Fraxinus excelsior</i>	1	1	+	2	.	+	+	.	+	+	+	1	.	.	1	2	1	.	.	IV	
<i>Lathyrus vernus</i> subsp. <i>vernus</i>	1	r	+	+	1	+	+	1	.	+	.	.	III	
<i>Rubus aggl. plicatus</i>	3	.	.	3	.	1	.	1	.	.	1	2	1	.	2	+	+	.	.	III	
<i>Phyteuma spicatum</i> subsp. <i>spicatum</i>	1	.	.	+	.	r	+	+	.	.	2	.	II	
<i>Ulmus glabra</i>	.	.	.	+	.	.	+	+	.	+	+	.	II	
<i>Sambucus nigra</i>	.	+	.	.	+	+	+	II	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	.	+	+	.	+	+	.	.	2	1	II	
<i>Viola reichenbachiana</i>	r	.	.	+	.	.	1	1	II	
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	r	r	+	.	.	II	
<i>Ligustrum vulgare</i>	r	.	+	+	.	I	
<i>Paris quadrifolia</i>	+	+	+	I	
<i>Melica uniflora</i>	+	1	+	.	.	I	
<i>Rosa arvensis</i>	r	.	+	I	
<i>Helleborus foetidus</i>	r	.	.	r	+	.	.	.	I	
<i>Carpinus betulus</i>	+	1	+	.	.	.	I	
<i>Luzula sylvatica</i>	1	1	I	
<i>Dryopteris dilatata</i>	.	+	r	.	.	I	
<i>Milium effusum</i>	.	.	+	r	I	
<i>Ilex aquifolium</i>	+	.	.	.	+	I	
<i>Quercus petraea</i>	r	.	.	.	I	
<i>Acer campestre</i>	r	.	I	
<i>Corylus avellana</i>	+	.	.	I	
<i>Clematis vitalba</i>	r	.	.	I	
<i>Cornus sanguinea</i>	r	I	
<i>Tamus communis</i>	+	I	
<i>Prunus avium</i>	I	
Espèces des <i>Galio aparine</i> - <i>Urticetea dioicae</i>																					
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	+	+	I
<i>Geranium robertianum</i> subsp. <i>robertianum</i>	1	I
<i>Glechoma hederacea</i>	+	I
<i>Geum urbanum</i>	+	I
<i>Hypericum hirsutum</i>	r	I
<i>Aquilegia vulgaris</i>	r	I
<i>Galium aparine</i>	r	I
<i>Mycelis muralis</i>	r	I

Identification des relevés du tableau III :

relevé n° 1 : *Polysticho setiferi - Ulmetum glabrae* (Muller) Bœuf et Simler in Bœuf 2010 ;

relevés n° 2 à 16 : *Phyllitido scolopendri - Aceretum pseudoplatani dryopteridetosum affinis* subsp. *borreri* Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud subass. nov. hoc. loco ;

relevé n° 17 : *Galio odorati - Fagetum sylvaticae* Rübél 1939.

relevés n° 18 et 19 : groupement de ravin à *Buxus sempervirens* proche du *Phyllitido - Aceretum* non identifié phytosociologiquement.

Localisations :

rel.1, RC0068, 100521A39 : Rémi Collaud, 21/05/10, Saint-Barthélemy, Le Raddon, 580m ;

rel.2, SBFC0003, 3 : Yorick Ferrez, Gilles Bailly, Max André, Jean-Paul Grosbois, Thierry Fernez, 17/05/09, Bonnay, Bois du Croc, 480m ;

rel.3, RC0053, 100518C39 : Rémi Collaud, 18/05/10, Revigny, En Bichecot, 460m ;

rel.4, RC0047, 100517A39 : Rémi Collaud, 17/05/10, Saint-Jean-d'Etreux, Cessia, 445m ;

rel.5, RC0071, 100525B39 : Rémi Collaud, 25/05/10, Montfaucon, Côte d'Arbois, 380m ;

rel.6, RC0063, 100520A39 : Eric Brugel, Rémi Collaud, 20/05/10, Vaire-Arcier, Source Bergeret, 305m ;

rel.7, RC0052, 100518B39 : Rémi Collaud, 18/05/10, Rotalier, Bois de Curenne, 355m ;

rel.8 (typus), RC0057, 100518G39 : Rémi Collaud, 18/05/10, Frontenay, Vau, 425m ;

rel.9, RC0060, 100519C39 : Rémi Collaud, 19/05/10, Deluz, La Côte au Boeuf, 330m ;

rel.10, RC0045, 100507A39 : Rémi Collaud, 07/05/10, Auxon-Dessus, Penaux, 300m ;

rel.11, RC0048, 100517B39 : Rémi Collaud, 17/05/10, Montagna-le-Reconduit, Bois à la roche, 435m ;

rel.12, RC0049, 100517C39 : Rémi Collaud, 17/05/10, Gizia, Bois de la Roche, 285m ;

rel.13, SBFC0002, 2 : Yorick Ferrez, Gilles Bailly, Max André, Jean-Paul Grosbois, Thierry Fernez, 17/05/09, Besançon, Le Creux Vivier, 350m ;

rel.14, RC0061, 100519D39 : Rémi Collaud, 19/05/10, Laissey, Vaite, 290m ;

rel.15, RC0062, 100519E39 : Rémi Collaud, 19/05/10, Thoraise, Chapelle Notre-Dame du Mont, 360m ;

rel.16, RC0064, 100520B39 : Eric Brugel, Rémi Collaud, 20/05/10, Vaire-Arcier, Côte de Vaux, 350m ;

rel.17, RC0066, 100520D39 : Rémi Collaud, 20/05/10, Vaire-Arcier, Source d'Arcier, 370m ;

rel.18, RC0050, 100517D39 : Rémi Collaud, 17/05/10, Maynal, Bois de la Courbe, 385 m ;

rel.19, RC0067, 100520E39 : Rémi Collaud, 20/05/10, Montfaucon, Nacra, 380m.

sociation récemment décrite dans les Vosges du Nord (*Polysticho - Ulmetum* Bœuf et Simler in Bœuf 2010). L'unique exemplaire rencontré n'est pas nécessairement révélateur de rareté régionale du syntaxon, mais surtout de la méconnaissance de ce type de végétation et d'un faible effort d'échantillonnage. Il est donc nécessaire de poursuivre l'effort de recherche dans les Vosges saônoises afin de confirmer le rattachement à l'association des Vosges du Nord et d'en affiner la description régionale. Des prospections pourraient s'orienter à proximité des stations connues de *Trichomanes speciosum*, marqueur mésoclimatique stationnel du *Polysticho - Ulmetum* souligné par BAILLY (1999) et BŒUF et SIMLER (in BŒUF, 2010). Notons que cette espèce est signalée dans le vallon du Raddon.

Intérêt patrimonial et menaces

Cette communauté relève de l'habitat reconnu d'intérêt prioritaire 9180-2*. Toute gestion sylvicole est à proscrire. En effet, ce type de végétation est dépendant du maintien des conditions hygrosциaphiles et du caractère tamponné du climat intraforestier. Les coupes forestières, entraînant une brusque mise en lumière, sont fortement défavorables à la strate herbacée et peuvent atteindre gravement les espèces les plus sensibles.

Nous préconisons que ce type d'habitat, quelle que soit la typicité de la végétation, fasse l'objet d'un classement en réserve intégrale.

- **La tillaie-ébralaie-frênaie préjurassienne et préalpine sur éboulis à *Polystichum setiferum***

Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum affinis subsp. *borreri* Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud subass. nov. hoc. loco.

(tab. n°1 : relevés n°2 à 16) Groupe 2, Groupe G

Aperçu des conditions stationnelles

Il s'agit de forêts de ravins hygrosциaphiles neutrophiles que l'on retrouve sur substrat calcaire, à l'étage collinéen, au pied du premier plateau jurassien (observées entre 280 et 460 mètres d'altitude). Elles se développent spécifiquement sur des colluvions mixtes constituées de terre fine mêlée à des éléments grossiers à granulométrie variable mais limitée en taille (cailloux et petits blocs). Elles occupent les stations confinées exposées au nord des fortes pentes (de 30° à 45°) en

contexte de versants encaissés des faisceaux et des reculées, globalement orientés ouest ou nord-ouest. Le degré d'humidité atmosphérique est ainsi toujours élevé.

On retrouvera ce groupement tantôt isolé au sein d'érablaies occupant les éboulis grossiers et actifs, tantôt confiné au sein de hêtraies se limitant aux pentes où le sol est plus profond, stable et pauvre en éléments squelettiques.

Physionomie et composition floristique

Le tableau III (relevés n°2 à n°16) montre la composition floristique du *Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum affinis subsp. borrieri* Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud *subass. nov. hoc. loco* (*Holotypus* : rel. n°8, tableau III)

Ce groupement est marqué par plusieurs essences post-pionnières qui se partagent un espace généralement réduit. *Tilia platyphyllos*, souvent dominant, est très régulièrement accompagné par *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* et *Ulmus glabra*. Ce dernier présente dans ce cortège ses plus beaux exemplaires, même s'il reste plus fréquemment observé à l'état d'arbuste, en compagnie de *Corylus avellana*, *Ilex aquifolium*, *Sambucus nigra*, *Acer campestre* et *Crataegus sp. pl.*, pour citer les plus fréquentes. *Hedera helix* est présent à toutes les strates avec généralement un fort recouvrement.

Le cortège s'étoffe parfois de *Fagus sylvatica* et de *Carpinus betulus*; sur les éboulis les moins actifs, riches en terre fine, *Fagus sylvatica* peut même se montrer co-dominant parmi les essences nomades. Son apparition semble exprimer une variante (tableau III, rel. n°13 à

16) marquant la limite floristique de la communauté qui, à la faveur de conditions pédologiques plus favorables (passage du sol humocalcique au sol brun) et d'un pendage légèrement moins accentué (<35°) quitte le *Tilio - Acerion* et bascule vers la hêtraie (*Carpino - Fagion*, *Fagion sylvaticae*).

La strate herbacée, parfois remarquablement luxuriante, est marquée physionomiquement par les fougères, constituant également la combinaison diagnostique du groupement : *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum setiferum*, *P. aculeatum* et leur hybride *P. x bicknelli* et *Dryopteris filix-mas*. Signalons également *Dryopteris affinis subsp. borrieri* qui n'a été pour l'instant contactée que dans un seul relevé exclu par la suite de la définition de l'association¹² (tableau III, n°17).

Le fond floristique est constitué d'espèces des milieux frais des *Fagetalia*. *Arum maculatum*, *Mercurialis perennis*, *Galium odoratum* et *Lamium galeobdolon subsp. montanum* sont les plus fréquentes et les plus abondantes. Citons également *Phyteuma spicatum*, *Viola reichenbachiana* et *Polygonatum multiflorum*, plus ponctuelles et issues du contact avec la hêtraie voisine. Quelques espèces donnent une tonalité montagnarde à la communauté, comme *Cardamine heptaphylla* et *Ribes alpinum*. Au printemps, deux géophytes *Allium ursinum* et *Leucojum vernum* font une apparition souvent spectaculaire.

Le cortège peut être défini comme hygro-neutrophile. Les éléments nitrophiles sont rares.

12. Voir chapitre suivant : problématique de la place des essences zonales dans les groupements de ravins

L'indice de similarité Jaccard, calculé deux-à-deux pour l'ensemble des relevés de ce syntaxon, indique une valeur moyenne de 0,4 et un indice minimum de 0,21, ce qui révèle une composition floristique homogène du syntaxon d'après GILLET (2004).

Choix syntaxonomique

Les relevés de la tillaie-érablaie-frénaie préjurassienne à Polystics ont été intégrés dans le tableau synthétique général (tableau V, colonne 12) pour être mis en comparaison avec un plus grand nombre de syntaxons relevant du *Dryopterido - Fraxinion*, du *Tilio - Acerion* et d'autres unités proches.

A la lecture du tableau IV, nous remarquons immédiatement que l'association type de l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion* en colonne H (*Dryopterido - Fraxinetum*)¹³, s'isole nettement de l'ensemble des groupes étudiés dans le Jura et les Préalpes.

Premièrement, au niveau de la strate arborée, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia platyphyllos* et *Ulmus glabra* n'interviennent plus que de façon anecdotique dans la communauté normande; réciproquement *Ulmus minor*, *Quercus robur* et *Prunus avium* y font leur apparition.

Au niveau des strates inférieures, c'est le groupe des tillaies-érablaies-frénaies à Polystics (colonne G) qui s'en rapproche davantage,

13. Rappelons que pour l'analyse comparative, nous avons uniquement utilisé les relevés de la sous-association *-typicum* du *Dryopterido - Fraxinetum* Bardat et al. in Boeuf 2010, ces derniers étant les plus nombreux et *a priori* les plus proches de l'ensemble des relevés de groupements de ravins que nous nous apprêtons à analyser.

Tableau IV : tableau comparatif des groupes identifiés d'après la seconde CAH (A : strate arborée, b : strate arbustive, h : strate herbacée)
groupe A : relevés de Moor (1952) du *Phyllitido - Aceretum* de l'étage montagnard supérieur et moyen (sous-associations *sorbetosum*, *lunarietosum* et *typicum*);
groupe B : relevés du *Phyllitido - Aceretum impatientetosum* Clot 1987;
groupe C : relevés du *Phyllitido - Aceretum impatientetosum* Clot 1987 et du *Phyllitido - Aceretum tilietosum* Moor 1952;
groupe D : relevés du *Phyllitido scolopendri - Aceretum pseudoplatani typicum*;
groupe E1 : relevés du *Phyllitido scolopendri - Aceretum pseudoplatani hederetosum* Clot 1987;
groupe E2 : relevés du *Galio odorati - Fagetum sylvaticae* et du *Tilio platyphylli - Fagetum sylvaticae* proches du *Phyllitido - Aceretum*;
groupe F : relevés du *Galio odorati - Fagetum sylvaticae* (et autres groupements de forêts mixtes de dolines non identifiés phytosociologiquement) proches du *Phyllitido - Aceretum*;
groupe G : relevés du *Phyllitido - Aceretum typicum dryopteridetosum affinis* subsp. *borreri* Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud subass. *nov. hoc. loco*;
groupe H : relevés du *Dryopterido affinis - Fraxinetum excelsioris typicum* Bardat et al. in Bœuf 2010.

N° colonne	A	B	C	D	E1	E2	F	G	H		
Dénomination des groupes	Groupe A (<i>Phyllitido-Aceretum</i>)	Groupe B (<i>P-A impatientetosum</i>)	Groupe C (<i>P-A impatientetosum</i>)	Groupe D (<i>P-A typicum</i>)	Groupe E1 (<i>P-A hederetosum</i>)	Groupe E2 (Hétraies de transition)	Groupe F (groupements mixtes)	Groupe G (<i>P-A dryopteridetosum</i>)	Bardat et al. 2010 (<i>D-F typicum</i>)		
Nombre de relevés	14	18	20	34	34	8	29	15	25		
Espèces ligneuses arborescentes											
Espèces du <i>Tilio-Acerion</i> et des unités supérieures											
A	<i>Acer pseudoplatanus</i>	100	100	95	88	74	100	63	80	8	V
b	<i>Acer pseudoplatanus</i>	86	72	75	65	59	63	34	53	12	III
h	<i>Acer pseudoplatanus</i>	7	.	5	.	21	100	25	93	.	II
A	<i>Fraxinus excelsior</i>	21	33	65	74	97	88	97	100	100	IV
b	<i>Fraxinus excelsior</i>	21	17	70	62	76	100	38	33	20	III
h	<i>Fraxinus excelsior</i>	29	.	25	9	18	75	25	73	.	II
A	<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>	21	6	60	47	88	100	81	100	8	IV
b	<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>	14	.	40	24	50	75	56	93	4	III
h	<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>	21	.	20	9	15	13	3	47	.	I
A	<i>Ulmus glabra</i>	7	39	85	68	41	38	47	80	8	III
b	<i>Ulmus glabra</i>	7	6	50	18	47	25	50	80	16	II
h	<i>Ulmus glabra</i>	7	.	20	3	3	.	6	27	.	I
A	<i>Acer platanoides</i>	.	.	15	29	26	25	22	.	.	I
b	<i>Acer platanoides</i>	.	.	10	3	26	.	25	7	.	I
h	<i>Acer platanoides</i>	38	13	7	.	I
Espèces des <i>Fagetalia</i> et des unités supérieures											
A	<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>	14	.	15	3	15	25	6	67	.	I
b	<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>	7	.	10	15	56	.	38	40	52	II
h	<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>	14	.	30	26	76	100	91	80	80	III
A	<i>Fagus sylvatica</i>	21	33	45	24	15	100	13	53	40	II
b	<i>Fagus sylvatica</i>	29	22	45	9	18	88	9	47	4	II
h	<i>Fagus sylvatica</i>	.	.	10	.	.	100	13	40	.	I
A	<i>Abies alba</i>	7	11	5	6	6	50	.	.	.	I
b	<i>Abies alba</i>	14	17	20	15	12	63	9	.	.	I
A	<i>Carpinus betulus</i>	.	.	.	3	9	25	63	53	36	II
b	<i>Carpinus betulus</i>	3	13	22	53	12	I
h	<i>Carpinus betulus</i>	13	3	13	.	I
A	<i>Acer campestre</i>	.	.	.	15	35	13	44	7	48	II
b	<i>Acer campestre</i>	.	.	.	9	32	13	44	33	28	I
h	<i>Acer campestre</i>	6	7	.	I
A	<i>Ulmus minor</i>	24	
b	<i>Ulmus minor</i>	9	.	12	I
A	<i>Quercus robur</i>	32	
A	<i>Prunus avium</i>	.	.	.	6	9	.	19	7	48	I
b	<i>Prunus avium</i>	.	6	5	6	6	.	6	.	12	I
A	<i>Quercus petraea</i>	13	22	7	4	I
A	<i>Tilia cordata</i>	6	.	9	.	12	I
b	<i>Tilia cordata</i>	3	13	3	.	8	I
A	<i>Acer opalus</i>	.	.	5	6	6	.	25	.	.	I

Tableau IV (suite) : tableau comparatif des groupes identifiés d'après la seconde CAH

N° colonne	A	B	C	D	E1	E2	F	G	H	
b <i>Acer opalus</i>	9	.	.	I
h <i>Acer opalus</i>	3	.	.	I
Espèces des Vaccinio myrtilli - Piceetea abietis										
A <i>Picea abies</i>	50	44	10	38	3	25	.	.	.	I
b <i>Picea abies</i>	50	28	.	38	12	13	3	.	.	I
A <i>Sorbus aucuparia</i>	21	6	.	3	3	I
b <i>Sorbus aucuparia</i>	14	6	.	24	I
Autres espèces										
A <i>Sorbus aria</i>	21	.	.	12	12	.	28	.	.	I
b <i>Sorbus aria</i>	14	.	.	6	3	.	3	.	.	I
h <i>Sorbus aria</i>	21	.	.	9	I
b <i>Taxus baccata</i>	6	13	3	7	4	I
A <i>Taxus baccata</i>	3	.	3	7	8	I
A <i>Sorbus torminalis</i>	6	.	.	I
Espèces ligneuses arbustives										
Espèces du Tilio-Acerion montagnard										
b <i>Lonicera alpigena</i>	36	.	5	9	I
h <i>Lonicera alpigena</i>	.	22	5	24	6	.	3	.	.	I
b <i>Sambucus racemosa</i> subsp <i>racemosa</i>	57	.	5	12	I
h <i>Sambucus racemosa</i> subsp <i>racemosa</i>	.	28	10	26	I
b <i>Rosa pendulina</i>	36	.	5	I
b <i>Lonicera nigra</i>	.	17	.	3	I
b <i>Sorbus aucuparia</i>	14	.	.	3	I
Espèces différentielles du Tilio-Acerion subatlantique										
h <i>Daphne laureola</i>	26	13	31	40	24	I
b <i>Ilex aquifolium</i>	50	34	87	44	I
h <i>Ilex aquifolium</i>	.	.	.	3	9	25	6	13	.	I
Autres espèces du Tilio-Acerion et des unités supérieures										
b <i>Ribes alpinum</i>	36	13	28	47	.	I
h <i>Ribes alpinum</i>	.	.	.	12	12	13	47	47	.	I
Espèces des Fagetalia et des unités supérieures										
b <i>Corylus avellana</i>	43	11	80	74	88	63	78	67	96	IV
h <i>Corylus avellana</i>	3	13	9	7	.	I
b <i>Sambucus nigra</i>	21	.	35	6	15	25	31	40	28	I
h <i>Sambucus nigra</i>	.	33	60	21	38	13	9	13	.	II
b <i>Lonicera xylosteum</i>	29	.	20	9	15	38	59	7	.	II
h <i>Lonicera xylosteum</i>	.	28	40	53	53	13	38	20	.	II
b <i>Cornus sanguinea</i>	.	.	5	.	3	13	19	.	40	I
h <i>Cornus sanguinea</i>	.	.	5	6	6	25	22	7	.	I
b <i>Crataegus</i> sp.	.	.	5	.	3	13	56	40	48	I
h <i>Crataegus</i> sp.	3	13	31	.	.	I
b <i>Ligustrum vulgare</i>	3	.	16	7	24	I
h <i>Ligustrum vulgare</i>	3	.	41	20	.	I
b <i>Euonymus europaeus</i>	22	.	32	I
h <i>Euonymus europaeus</i>	.	6	19	.	.	I
b <i>Buxus sempervirens</i>	3	.	16	.	4	I
b <i>Cornus mas</i>	.	.	.	3	9	.	9	.	4	I
b <i>Lonicera periclymenum</i>	8	I
h <i>Lonicera periclymenum</i>	20	I
b <i>Clematis vitalba</i>	3	.	9	.	12	I
h <i>Clematis vitalba</i>	.	6	15	3	12	.	.	7	.	I
b <i>Ribes uva-crispa</i> subsp <i>uva-crispa</i>	.	.	10	.	.	.	3	.	.	I
h <i>Ribes uva-crispa</i> subsp <i>uva-crispa</i>	.	.	.	3	.	.	3	.	.	I
b <i>Daphne mezereum</i>	14	3	.	.	I
b <i>Viburnum opulus</i>	.	.	.	6	6	13	3	.	24	I
h <i>Laburnum alpinum</i>	.	.	.	9	6	.	3	.	.	I
h <i>Daphne mezereum</i>	.	.	.	3	12	.	3	.	.	I
b <i>Ribes rubrum</i>	12	I
Espèces herbacées										
Combinaison diagnostique du Phyllitido-Aceretum										
h <i>Phyllitis scolopendrium</i>	86	44	95	79	91	13	94	93	96	V
h <i>Moehringia muscosa</i>	29	28	35	47	9	.	3	.	.	II
h <i>Cystopteris fragilis</i>	64	22	50	32	I
h <i>Gymnocarpium robertianum</i>	71	6	15	21	3	I
h <i>Asperula taurina</i>	.	6	5	3	3	I
h <i>Valeriana tripteris</i>	.	6	10	9	I
Espèces différentielles du Tilio-Acerion médioeuropéen et montagnard										
h <i>Lunaria rediviva</i> (dif)	36	72	75	26	21	II

Tableau IV (suite) : tableau comparatif des groupes identifiés d'après la seconde CAH

N° colonne	A	B	C	D	E1	E2	F	G	H	
h <i>Cardamine pentaphyllos</i> (dif)	43	89	35	41	12	.	3	.	.	II
h <i>Actaea spicata</i>	14	22	15	24	15	.	3	7	.	I
h <i>Aconitum lycoctonum</i> subsp <i>vulparia</i>	21	39	30	9	9	I
h <i>Aruncus dioicus</i>	29	11	10	3	12	13	.	.	.	I
h <i>Asplenium viride</i>	43	11	5	6	I
h <i>Cardamine impatiens</i>	.	.	10	24	3	.	3	.	.	I
Combinaison diagnostique du Polysticho-Fraxinion										
h <i>Polystichum setiferum</i> (dif)	.	11	.	3	21	.	.	93	60	I
h <i>Dryopteris affinis</i> s.l. (dif)	7	20	I
h <i>Hyacinthoides non-scripta</i> (dif)	32	I
h <i>Potentilla sterilis</i>	20	I
h <i>Ruscus aculeatus</i>	16	.	48	I
h <i>Viola riviviana</i>	12	I
h <i>Sanicula europaea</i>	8	I
h <i>Ranunculus ficaria</i>	16	I
h <i>Veronica montana</i>	12	I
h <i>Polystichum x bicknellii</i>	13	.	I
Autres espèces du Tilio-Acerion et des unités supérieures										
h <i>Polystichum aculeatum</i>	71	89	80	76	47	88	6	47	12	III
h <i>Cardamine heptaphylla</i>	50	6	35	21	56	75	34	33	.	II
h <i>Lathyrus vernus</i> subsp <i>vernus</i>	14	.	5	38	35	13	41	53	.	II
h <i>Asplenium trichomanes</i> subsp <i>quadrivalens</i>	36	.	35	26	15	.	28	7	.	II
h <i>Polypodium vulgare</i>	14	6	.	6	24	.	38	27	.	I
h <i>Cardaminopsis arenosa</i> subsp <i>borbasii</i>	19	.	.	I
Espèces préférentielles des Fagenalia sylvaticae										
h <i>Oxalis acetosella</i>	93	44	70	35	26	50	.	.	.	II
h <i>Festuca altissima</i>	57	33	35	18	12	38	6	.	.	I
h <i>Rubus idaeus</i>	50	17	5	24	.	25	.	.	.	I
h <i>Prenanthes purpurea</i>	21	22	.	9	9	13	.	.	.	I
h <i>Asarum europaeum</i>	.	.	5	3	6	50	.	.	.	I
h <i>Hordelymus europaeus</i>	7	28	.	6	.	13	.	.	.	I
h <i>Polygonatum verticillatum</i>	21	28	.	.	3	13	.	.	.	I
h <i>Abies alba</i>	.	.	5	.	3	38	.	.	.	I
Espèces préférentielles des Carpino betuli - Fagenalia sylvaticae										
h <i>Arum maculatum</i>	.	6	5	21	44	63	81	93	80	II
h <i>Polygonatum multiflorum</i>	.	.	10	12	29	38	56	40	60	II
h <i>Allium ursinum</i>	7	.	5	3	9	13	31	53	28	I
h <i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp <i>amygdaloides</i>	3	50	19	.	36	I
h <i>Anemone nemorosa</i>	50	6	13	32	I
h <i>Carex sylvatica</i>	.	6	.	.	.	50	9	7	40	I
h <i>Leucojum vernum</i>	.	.	.	3	6	13	3	33	.	I
h <i>Pulmonaria obscura</i>	25	13	.	.	I
h <i>Carex digitata</i>	.	.	5	6	12	50	38	.	.	I
h <i>Campanula trachelium</i>	18	13	9	.	.	I
h <i>Euphorbia dulcis</i>	13	6	.	.	I
h <i>Neottia nidus-avis</i>	13	3	.	.	I
h <i>Ranunculus auricomus</i>	13	9	7	.	I
h <i>Rosa arvensis</i>	.	.	.	3	3	.	47	13	56	I
h <i>Primula elatior</i> subsp <i>elatior</i>	7	.	.	.	6	.	3	13	12	I
h <i>Adoxa moschatellina</i>	.	.	.	3	3	.	3	.	8	I
h <i>Lathraea squamaria</i>	3	.	3	7	.	I
h <i>Viburnum lantana</i>	22	.	.	I
h <i>Hepatica nobilis</i>	3	.	9	.	.	I
h <i>Corydalis solida</i>	.	6	5	.	.	.	6	.	.	I
h <i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	28	.	.	I
h <i>Corydalis cava</i>	13	.	.	I
h <i>Vinca minor</i>	6	.	.	I
h <i>Scilla bifolia</i>	9	.	.	I
h <i>Prunus spinosa</i>	9	.	.	I
Espèces préférentielles des Cephalanthero rubrae - Fagenalia sylvaticae										
h <i>Tamus communis</i>	.	.	5	.	29	.	13	7	20	I
h <i>Solidago virgaurea</i> subsp <i>virgaurea</i>	.	.	5	6	3	.	16	.	.	I
h <i>Viola hirta</i>	6	13	3	.	.	I
h <i>Hippocrepis emerus</i> subsp <i>emerus</i>	9	.	.	I
h <i>Galium mollugo</i> subsp <i>erectum</i>	.	6	.	3	.	.	3	.	.	I
h <i>Laserpitium latifolium</i>	6	.	3	.	.	I

Tableau IV (suite) : tableau comparatif des groupes identifiés d'après la seconde CAH

N° colonne	A	B	C	D	E1	E2	F	G	H	
h <i>Carex alba</i>	6	.	3	.	.	I
h <i>Melittis melissophyllum</i>	13	3	.	.	I
h <i>Calamagrostis varia</i> subsp <i>varia</i>	.	6	3	.	.	I
h <i>Sesleria caerulea</i>	.	.	.	3	.	.	3	.	.	I
h <i>Primula veris</i> subsp <i>veris</i>	3	.	3	.	.	I
h <i>Viola odorata</i>	6	.	.	I
h <i>Viola mirabilis</i>	6	.	.	I
Espèces des <i>Fagetalia sylvaticae</i> et des unités supérieures										
h <i>Mercurialis perennis</i>	64	67	90	94	91	88	94	67	88	V
h <i>Lamium galeobdolon</i> subsp <i>montanum</i>	79	94	90	76	76	100	81	67	84	IV
h <i>Galium odoratum</i>	71	89	80	97	71	63	59	80	48	IV
h <i>Dryopteris filix-mas</i>	79	100	90	94	65	100	31	93	68	IV
h <i>Paris quadrifolia</i>	21	50	15	26	21	50	6	27	4	II
h <i>Dryopteris dilatata</i>	29	44	15	9	6	50	.	13	20	I
h <i>Milium effusum</i>	57	17	5	6	.	.	16	13	60	I
h <i>Circaea lutetiana</i>	.	39	15	9	3	13	6	.	32	I
h <i>Melica uniflora</i>	.	11	.	26	6	25	38	13	48	I
h <i>Phyteuma spicatum</i> subsp <i>spicatum</i>	.	6	.	12	21	25	31	33	.	I
h <i>Viola reichenbachiana</i>	.	.	.	6	6	50	38	27	40	I
h <i>Helleborus foetidus</i>	.	6	.	.	26	38	28	13	.	I
h <i>Dryopteris carthusiana</i>	.	.	5	15	.	13	.	.	16	I
h <i>Listera ovata</i>	28	I
h <i>Luzula sylvatica</i>	7	.	I
Espèces des <i>Galio aparines</i> - <i>Urticetea dioicae</i>										
h <i>Geranium robertianum</i> subsp <i>robertianum</i>	100	94	85	79	68	13	56	.	32	IV
h <i>Urtica dioica</i>	79	83	70	91	24	.	6	13	36	III
h <i>Mycelis muralis</i>	79	22	5	24	32	13	9	7	.	II
h <i>Athyrium filix-femina</i>	21	56	25	44	9	38	.	.	16	II
h <i>Epilobium montanum</i>	79	33	10	56	3	.	3	.	8	II
h <i>Heracleum sphondylium</i> subsp <i>sphondylium</i>	29	22	10	24	9	.	3	.	.	I
h <i>Poa nemoralis</i>	7	6	.	38	9	.	6	.	4	I
h <i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	11	10	9	9	25	22	.	12	I
h <i>Glechoma hederacea</i>	.	.	5	.	6	.	34	.	4	I
h <i>Galeopsis tetrahit</i>	29	6	10	12	.	13	3	.	.	I
h <i>Aegopodium podagraria</i>	.	17	5	9	6	13	6	.	.	I
h <i>Bromus benekenii</i>	.	6	.	18	3	13	6	.	.	I
h <i>Knautia maxima</i>	.	.	.	3	6	13	.	.	.	I
h <i>Alliaria petiolata</i>	15	.	16	.	.	I
h <i>Stachys sylvatica</i>	.	17	10	.	3	13	3	.	.	I
h <i>Geum urbanum</i>	.	.	.	6	3	.	13	.	28	I
h <i>Silene dioica</i>	21	11	5	I
h <i>Arabis turrata</i>	.	6	5	3	3	.	3	.	.	I
h <i>Moehringia trinervia</i>	.	.	.	6	3	.	6	.	16	I
h <i>Roegneria canina</i> subsp <i>canina</i>	.	6	.	12	I
h <i>Galium aparine</i> subsp <i>aparine</i>	3	.	9	.	48	I
Espèces des <i>Mulgedio alpini</i> - <i>Aconitetea variegati</i>										
h <i>Saxifraga rotundifolia</i>	64	39	15	29	3	I
h <i>Adenostyles alpina</i> subsp <i>alpina</i>	36	.	5	9	I
h <i>Adenostyles alliariae</i> subsp <i>alliariae</i>	36	6	.	3	I
h <i>Arabis alpina</i>	36	.	.	6	I
h <i>Ranunculus aconitifolius</i>	21	.	5	3	I
h <i>Rumex arifolius</i> subsp <i>arifolius</i>	21	.	.	3	I
h <i>Circaea alpina</i>	.	17	.	3	I
Espèces des <i>Filipendulo ulmariae</i> - <i>Convolvuletea sepium</i>										
h <i>Impatiens noli-tangere</i>	7	83	85	44	II
h <i>Petasites albus</i>	.	67	5	6	I
h <i>Angelica sylvestris</i>	.	22	5	6	6	I
h <i>Stellaria nemorum</i> subsp <i>nemorum</i>	.	28	10	3	I
h <i>Eupatorium cannabinum</i>	.	6	10	6	6	I
h <i>Valeriana officinalis</i> subsp <i>officinalis</i>	7	6	.	12	I
h <i>Salvia glutinosa</i>	.	6	5	3	6	I
h <i>Cirsium oleraceum</i>	.	17	.	3	3	I
h <i>Chaerophyllum hirsutum</i>	.	17	5	.	3	I
h <i>Lamium maculatum</i>	.	6	5	6	I
h <i>Aconitum napellus</i> subsp <i>vulgare</i>	.	6	.	3	I

Tableau IV (suite) : tableau comparatif des groupes identifiés d'après la seconde CAH

N° colonne	A	B	C	D	E1	E2	F	G	H	
Espèces des <i>Montio fontanae</i> - <i>Cardaminetea amarae</i>										
h <i>Chrysosplenium alternifolium</i>	.	17	25	.	6	13	.	.	.	I
h <i>Carex remota</i>	.	.	10	I
h <i>Anthriscus nitida</i>	.	17	5	3	I
h <i>Ranunculus platanifolius</i>	.	11	.	3	I
Espèces des <i>Epilobietea angustifolii</i>										
h <i>Rubus cf. gp. plicatus</i>	.	6	10	21	41	63	53	53	84	II
h <i>Senecio ovatus</i> subsp <i>ovatus</i>	.	50	5	26	3	38	.	.	.	I
h <i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	3	.	25	6	.	12	I
h <i>Hypericum hirsutum</i>	.	6	.	.	3	25	9	.	.	I
h <i>Stachys alpina</i>	13	3	.	.	I
h <i>Scrophularia nodosa</i>	.	6	.	.	.	13	.	.	4	I
h <i>Epilobium angustifolium</i>	.	11	I
Autres espèces										
h <i>Rubus saxatilis</i>	21	6	.	9	I
h <i>Vicia sepium</i>	.	.	.	9	6	13	6	.	16	I
h <i>Veronica urticifolia</i>	7	17	.	6	3	I
h <i>Ajuga reptans</i>	6	38	.	.	16	I
h <i>Primula vulgaris</i> subsp <i>vulgaris</i>	6	.	9	.	16	I
h <i>Cardamine flexuosa</i>	3	.	4	I
h <i>Lilium martagon</i>	7	6	.	.	6	.	3	6	.	I
h <i>Cyclamen purpurascens</i>	18	I
h <i>Melica nutans</i>	.	.	10	6	.	.	3	.	.	I
h <i>Myosotis sylvatica</i>	.	6	.	9	3	I
h <i>Viola alba</i>	.	.	.	3	6	.	6	.	.	I
h <i>Campanula cochleariifolia</i>	21	3	.	.	I
h <i>Aquilegia vulgaris</i>	.	6	.	.	6	.	3	.	.	I
h <i>Gymnocarpium dryopteris</i>	.	6	5	3	I
h <i>Ribes petraeum</i>	7	.	.	6	I
h <i>Orchis purpurea</i>	12	I
h <i>Orchis mascula</i>	8	I
h <i>Cardamine pratensis</i>	13	3	.	.	I
h <i>Parietaria officinalis</i>	6	I
h <i>Saxifraga cuneifolia</i>	.	6	.	.	3	I
h <i>Sedum album</i> subsp <i>album</i>	7	.	.	3	I
h <i>Euonymus latifolius</i>	.	.	.	9	I

avec le maintien, à l'état relictuel, de *Polystichum setiferum*, *Dryopteris affinis* subsp. *borreri*, *Ilex aquilifolium*, *Daphne laureola* et tout un lot transgressif des *Fagetalia sylvaticae* très fréquent : *Arum maculatum*, *Lamium galeobdolon*, *Galium odoratum*, *Dryopteris filix-mas*, *Viola reichenbachiana*, etc.

Toutefois, l'essentiel du cortège différentiel du *Dryopterido - Fraxinion* évoqué dans la littérature fait défaut ici, même si les espèces n'apparaissent que rarement de façon conjointe dans les relevés de BARDAT (1993) et ceci même dans sa validation récente (plus restreinte) par BARDAT *et al.* in BŒUF 2010.

Citons pour mémoire : *Hyacinthoides non-scripta*, *Potentilla sterilis*, *Viola riviniana*, *Dryopteris affinis s.l.*, *Potentilla sterilis*, *Sanicula europaea*, *Ruscus aculeatus*.

Le *Dryopterido - Fraxinion* relève donc bien d'une entité à part, auquel n'appartiennent pas les groupements du massif jurassien.

Comme l'illustre ce tableau, l'appartenance au *Tilio - Acerion* à l'étage collinéen se joue :

– sur le maintien des espèces préférentielles de la hêtraie (calcicole) submontagnarde que sont *Ribes alpinum*, *Cardamine heptaphylla*, *Lathyrus vernus* et *Actaea spicata* ;

– sur le maintien de quelques-uns des éléments caractéristiques du *Tilio - Acerion* propres aux éboulis squelettiques : *Lunaria rediviva*, *Cystopteris fragilis*, *Polypodium vulgare*, *Asplenium trichomanes*, *Gymnocarpium robertianum*...

– sur la (co-)dominance d'*Acer pseudoplatanus* dans le cortège ;

– sur l'absence ou la rareté de la plupart des espèces subatlantiques fidèles au *Dryopterido - Fraxinion* : *Hyacinthoides non-scripta*, *Dryopteris affinis s.l.*, *Ruscus aculeatus*, *Viola riviniana*, *Potentilla sterilis*, *Sanicula europaea*, *Lonicera periclymenum*.

Cette mise en confrontation confirme le choix de dissocier du *Dryopterido - Fraxinion* la tillaie-ébrablaie-frênaie

Tableau V : tableau synthétique de syntaxons de ravins régionaux et extra-régionaux

Numéro de colonne	Polysticho-Fraxinion typique					Polysticho-Fraxinion subatlantique					Tilio-Acerion subatlantique							Phyllitido-Aceretum type					Carpino-Fagion de ravin		Fagion de ravin												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32					
Auteurs	VDB A-LJ					Bardal Bardal Bardal & Tüxen Tüxen & Oberd.					Durin Robbe Boeur & Simler Géhu 61 CBNMC n°5b CBNMC n°5a							Wattez CBNFC Tanghe VDB S-F CBNMC n°6 CBNMC n°7a					Clot P-A-I Clot P-A-h Clot P-A Moor P-A-lun Moor P-A-TII Moor P-A-TII Rameau 71					Beaufils P-A Carp Beaufils P-A typ.		Clot S-F Beaufils S-C-2		Beaufils S-C-1 Beaufils D-F		Moor A-F Moor T-F		Richard T-F	
nombre de relevés	13	5	14	52	7	16	10	6	9	16	6	16	20	12	24	7	16	18	27	29	5	14	33	13	9	7	6	10	8	16	15	8					
Espèces de la strate arborescente																																					
Espèces constantes des forêts de ravin hygrosclaphiles ouest-européennes																																					
<i>Fraxinus excelsior</i>																																					
<i>Corylus avellana</i>																																					
<i>Ulmus glabra</i>																																					
<i>Fagus sylvatica</i>																																					
<i>Acer pseudoplatanus</i>																																					
<i>Tilia platyphyllos</i> subsp. <i>platyphyllos</i>																																					
Espèces préférentielles des <i>Carpino betuli</i> - <i>Fagenalia sylvaticae</i>																																					
<i>Carpinus betulus</i>																																					
<i>Acer campestre</i>																																					
<i>Prunus avium</i>																																					
<i>Quercus robur</i>																																					
<i>Quercus petraea</i>																																					
<i>Tilia cordata</i>																																					
<i>Ulmus minor</i>																																					
Espèces préférentielles des <i>Fagenalia sylvaticae</i>																																					
<i>Acer platanoides</i>																																					
<i>Abies alba</i>																																					
<i>Picea abies</i>																																					
Espèces préférentielles des <i>Cephalanthero rubrae</i> - <i>Fagenalia sylvaticae</i>																																					
<i>Sorbus aria</i>																																					
<i>Acer opalus</i>																																					
<i>Acer monspessulanum</i>																																					
<i>Buxus sempervirens</i>																																					
Autres espèces																																					
<i>Alnus glutinosa</i>																																					
<i>Sorbus torminalis</i>																																					
<i>Tilia x vulgaris</i>																																					
<i>Salix caprea</i>																																					
Espèces de la strate herbacée et buissonnante																																					
Espèces constantes des forêts de ravin hygrosclaphiles ouest-européennes																																					
<i>Phyllitis scolopendrium</i>																																					
<i>Lamium galeobdolon</i> subsp. <i>montanum</i>																																					
<i>Hedera helix</i> subsp. <i>helix</i>																																					
<i>Mercurialis perennis</i>																																					
<i>Arum maculatum</i>																																					
<i>Oxalis acetosella</i>																																					
<i>Sambucus nigra</i>																																					
<i>Dryopteris filix-mas</i>																																					
Espèces du <i>Polysticho setiferi</i> - <i>Fraxinion excelsioris</i> pyrénéo-atlantique																																					
<i>Saxifraga hirsuta</i>																																					
<i>Helleborus viridis</i>																																					
<i>Crepis lampanoides</i>																																					
<i>Scilla lilio-hyacinthus</i>																																					
<i>Hypericum androsaemum</i>																																					
<i>Blechnum spicant</i>																																					
<i>Angelica sylvestris</i>																																					
Espèces du <i>Dryopterido affinis</i> - <i>Fraxinion excelsioris</i>																																					
<i>Sanicula europaea</i>																																					
<i>Potentilla sterilis</i>																																					
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>																																					
<i>Meconopsis cambrica</i>																																					

Tableau V (suite) : tableau synthétique de syntaxons de ravins régionaux et extra-régionaux

Numéro de colonne	Polysticho-Fraxinion typique					Polysticho-Fraxinion subatlantique					Tilio-Acerion subatlantique							Phyllitido-Aceretum type					Carpino-Fagion de ravin			Fagion de ravin								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		
<i>Ruscus aculeatus</i>	II	II	III												I	II									III									
<i>Lonicera periclymenum</i>	I	I	II	I	I			III	II	II	I				II	I																		
<i>Viola riviniana</i> subsp. <i>riviniana</i>	V		IV	I						III					I	I																		
<i>Dryopteris affinis</i> subsp. <i>affinis</i>				II				III		I					III	III																		
<i>Dryopteris affinis</i> subsp. <i>borreri</i>	II	IV	III	I		V	III								I	I	I																	
<i>Polystichum setiferum</i>	V	V	V	IV	IV	II	IV	I	IV	V	I	V	IV		V	V	I	II				I												
<i>Ilex aquifolium</i>	III	IV	III	II	III	I	I	II	II	I	I	IV			II	III		II	I					I	III	I	I	II	II					
<i>Taxus baccata</i>			I	I	I																													
<i>Polystichum x bicknellii</i>						IV				I						I																		
Espèces préférentielles des <i>Carpino betuli</i> - <i>Fagenalia sylvaticae</i>																																		
<i>Circaea lutetiana</i>	IV	II	II	III		IV				I	V	I	I	II	III	III	III	I	I															
<i>Carex sylvatica</i>	III	III	II	III		IV				I					II	II	I							I	II	I	II	I						
<i>Tamus communis</i>	V	IV	I	I	IV				IV		I	I			I	II		II	I															
<i>Crataegus</i> sp.	V	IV	IV	II	III			II	III	II	V	II	I	II	II	III	I					II	II	III	IV	II	II	I						
<i>Dryopteris dilatata</i>	I		I	II		I	IV			II	I	I		IV	III	II	II	I	I		II			I										
<i>Milium effusum</i>	I	I		III	IV	IV	III	II		I	IV	I	II	II	III	III	II				II	I	I	I		III	II							
<i>Rosa</i>	IV	IV	II	III	IV			III	III	I	I	I			I	II								IV	III	II	IV	I						
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	V	V	III	I	I	II	II			I					I	II	I	I	I			I			I									
<i>Melica uniflora</i>	V	I		II	V	I	III	II	IV	III	I	I		I	IV	IV	I	I	II			II			III	II	II							
<i>Vicia sepium</i>	III	I	I	I	II					II					I	I	I	I	I								II							
<i>Dryopteris carthusiana</i>				II		I	III	III		III	I	I	III	IV	III	II	I																	
<i>Anemone nemorosa</i>		I	I	II	III	III	I			III	I	I	I	III	II	III						I	I	I	V	III	I							
<i>Alliaria petiolata</i>	I								III	I			I	II	II	II						I	I											
<i>Primula vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>		V	V		I																				III									
<i>Allium ursinum</i>		II	I	I							III	I					I	II				I	I		V		I							
<i>Euonymus europaeus</i>		III	II	II	III				III	II	I				II	II	I					I	II	II	II	IV								
<i>Ligustrum vulgare</i>			I	II	III						I											I	I	III	II	III	II							
Espèces des <i>Fagenalia sylvaticae</i> et des unités supérieures																																		
<i>Daphne laureola</i>	III			I	V							III				I		II				I	I	II	II	I	I	II	I		I			
<i>Euphorbia amygdaloides</i> subsp. <i>amygdaloides</i>	IV	I		II	II			III	II	II			I	I	I	I						I				I	I	II	I		I			
<i>Athyrium filix-femina</i>	IV	II	I	I		IV	II		II			IV	I	IV	III	IV	III	I	II	I	II										II			
<i>Cornus sanguinea</i>	II	III		II	III			II	II	II		I	I	I	I	I		I	I			I	II	II	I	III	II	III	I		I			
<i>Polygonatum multiflorum</i>				IV	III			II	II	I	II	II	IV	III	II	I	I	I				II	II	III	V	IV	II	II	V	II	IV			
<i>Viola reichenbachiana</i>				III	III	IV	I				V	II		II	IV	III	I	I	I						IV	IV	II	I	I		I			
<i>Galium odoratum</i>			I	II	V	IV	III		I	II	IV	III	III	V	V	III	V	I	V	III	V	III	III	IV	II	IV	III	III	V	IV	IV			
<i>Polystichum aculeatum</i>			I	II		I	I	V	II	I	III	III	V		III		V	III	IV	V	II	I	II	II	I	II	II	I	V	V	V			
<i>Paris quadrifolia</i>				I			II	I			I	I			I	II	III	I	II	II	I	II	IV		II	II	II	I	I	III				
<i>Phyteuma spicatum</i>						I				I	II	I			II		I	I	I			I	I	II	V	III	I	I	I	I	I			
<i>Helleborus foetidus</i>				I		I	III		III	I												I			I	I	I							
<i>Leucosium vernum</i>											II																							
Espèces préférentielles des <i>Fagenalia sylvaticae</i>																																		
<i>Circaea x intermedia</i>																																		
<i>Ribes alpinum</i>											III											IV	IV	IV	I	V	V	III						
<i>Lonicera xylosteum</i>											II						II	II	II	III	V	IV	II	V	V	III	III	IV	IV	IV	IV	IV	II	V
<i>Cardamine heptaphylla</i>											II						III	V	I			I	III	II	I	III	III	III	II	V	V	II	V	
<i>Lathyrus vernus</i> subsp. <i>vernus</i>											III								II	III	I	I						V	I	III	II	III	I	II
<i>Actaea spicata</i>											I	I	I									II	I		II			I				IV	I	IV
Combinaison caractéristique du <i>Tilio platyphylli</i> - <i>Acerion pseudoplatani</i>																																		
<i>Polypodium vulgare</i>			I		I	III		II	III	III	IV	II	IV	II	V	III	II								III	II	III		II	I	II	III		
<i>Asplenium trichomanes</i> subsp. <i>quadrivalens</i>	I														IV	I	I		II	I	III	IV	II	II	I	I	I	I	I					
<i>Lunaria rediviva</i>												II	III	II	V	I	IV	I	I	IV	I	I	II											
<i>Cardamine pentaphyllos</i>															III	IV	III	IV	I	II	IV	I												
Autres espèces du <i>Tilio platyphylli</i> - <i>Acerion pseudoplatani</i>																																		
<i>Cystopteris fragilis</i>																	I	II		III	III	II	II	II	II	II	II							
<i>Moehringia muscosa</i>																	I	II	I	III	III	III	II	I										
<i>Gymnocarpium robertianum</i>																	I	I	II	III	III	IV												
<i>Aruncus dioicus</i>	II																I	I	II	I	IV													
<i>Lonicera alpigena</i>																	I	II	I	II	III	II												

Tableau V (suite) : tableau synthétique de syntaxons de ravins régionaux et extra-régionaux

Numéro de colonne	Polysticho-Fraxinion typique				Polysticho-Fraxinion subatlantique					Tilio-Acerion subatlantique							Phyllitido-Aceretum type					Carpino-Fagion de ravin			Fagion de ravin									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32		
<i>Aconitum lycoctonum</i> subsp. <i>vulparia</i>		IV															I	III	I	I	II											I	I	
<i>Saxifraga rotundifolia</i>															I		II	III	I	II	II	I												
<i>Asplenium viride</i>																	I	I		I	II	I											II	
<i>Valeriana tripteris</i>																	I	I	I	I							I							
<i>Veronica urticifolia</i>																	II	I	I	I														
Espèces du Fagion sylvaticae																																		
<i>Asarum europaeum</i>																			I	I					I							III	II	
<i>Sambucus racemosa</i>								III	II	I			III	I	IV	IV	I	II	I	I	III	III	II									II	II	
<i>Polygonatum verticillatum</i>		II															II	I	I	I	III	III			I	II								
<i>Festuca altissima</i>								IV									III	IV	I	III	I	II	II				I					II	V	IV
<i>Rubus idaeus</i>			I					I		I							II	III	I		II	II										I	IV	
<i>Prenanthes purpurea</i>																			I	I	I	I	II								I	IV	II	
<i>Senecio ovatus</i> subsp. <i>ovatus</i>							III	II		I							III	I																
<i>Rosa pendulina</i>																			I	I	I	I												
<i>Hordelymus europaeus</i>																		II	II		I	I												
Espèces des Populetalia albae																																		
<i>Stellaria nemorum</i>							III	II												I	I	I	II											
<i>Impatiens noli-tangere</i>								V		I										III	I	V		I	III									
<i>Carex pendula</i>		I	I					II												I	II	I												
<i>Cardamine flexuosa</i>		I		I				III												II	III													
<i>Veronica montana</i>			I	I				III		I	II									V	V	I												
<i>Chrysosplenium oppositifolium</i>		I		I				III												II	III	I	I											
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>								III												I	II	I	I											
<i>Carex remota</i>		I	I					III																										
<i>Festuca gigantea</i>								II																										
<i>Impatiens parviflora</i>								III																										
<i>Lysimachia nemorum</i>								III																										
Espèces des Galio aparine - Urticetea dioicae																																		
<i>Geranium robertianum</i>	V	III	II	II		I	V		V	IV	V	I	III	IV	IV	IV	III	V	III	V	V	V	IV	III	II	I	IV	III		III	V	II		
<i>Urtica dioica</i>	II	I	I	II			III	I	II	III	V	I	II	IV	V	V	III	V	II	IV	V	IV	III	I		I	IV	III						
<i>Geum urbanum</i>	IV	II	II	II			II	III	II	I	II	I																						
<i>Scrophularia nodosa</i>	III	I	I	I									III	I	I	I	I	I																
<i>Ajuga reptans</i>	IV	II	I	I	II			II		I																								
<i>Glechoma hederacea</i>	II		I	I				III		III	I																							
<i>Poa nemoralis</i>	I	I						I		IV	II						II	IV	III	I			III		I	II		I		III	I			
<i>Moehringia trinervia</i>	II	I		I	I			III	I			V		I	II										III	I	II							
<i>Stachys sylvatica</i>	I		I					I	IV								III	I																
<i>Galium aparine</i> subsp. <i>aparine</i>			I	II				III	I	IV	III	IV	I	I	II	V	IV								II		II							
<i>Galeopsis tetrahit</i>								III				III			II		I	I			I	II	I											
<i>Epilobium montanum</i>	I		I												II	IV	II	II	I	II	I	III	V	II	II							I	IV	
<i>Silene dioica</i>	III	I						I	I	I	I	III																						
<i>Mycelis muralis</i>	I	I		II				III																										
<i>Heracleum sphondylium</i>			I					I																										
<i>Aegopodium podagraria</i>								I																										
<i>Lamium maculatum</i>								I																										
<i>Valeriana officinalis</i> subsp. <i>officinalis</i>																																		
<i>Bromus ramosus</i>			I							I																								
Autres espèces																																		
<i>Hieracium prenanthoides</i>	II																																	
<i>Geranium phaeum</i>	II																																	
<i>Scrophularia alpestris</i>	II																																	
<i>Bromus benekenii</i>	III	II										II						I	I	I					I									
<i>Ranunculus nemorosus</i>	I	IV																																
<i>Astrantia major</i>	I	II																																
<i>Viola canina</i>		IV																																
<i>Pulmonaria longifolia</i>		III																																
<i>Luzula luzuloides</i>								III																										
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>								II																										
<i>Pulmonaria affinis</i>										IV	II																							
<i>Doronicum pardalianches</i>																																		

Tableau V (suite) : tableau synthétique de syntaxons de ravins régionaux et extra-régionaux

Numéro de colonne	Polysticho-Fraxinion typique					Polysticho-Fraxinion subatlantique					Tilio-Acerion subatlantique							Phyllitido-Aceretum type			Carpino-Fagion de ravin			Fagion de ravin								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Petasites albus</i>																		III								I						
<i>Adenostyles alliariae</i> subsp. <i>alliariae</i>																		I			II	I										II
<i>Arabis alpina</i>																					II	I			I							
<i>Adenostyles alpina</i> subsp. <i>alpina</i>																					II	III										V
<i>Ranunculus aconitifolius</i>																				I	II											
<i>Ribes uva-crispa</i> subsp. <i>uva-crispa</i>																				I					II							
<i>Cornus mas</i>																		I	I						IV							
<i>Euphorbia dulcis</i>		III								I															IV							
<i>Viola odorata</i>																										II						
<i>Hepatica nobilis</i>	III																									IV						
<i>Cardamine impatiens</i>	IV												III	III			I								II		I	I				
<i>Adoxa moschatellina</i>				I	II						III	II	III	I	II		II								II		II			I	II	II
<i>Luzula sylvatica</i>		I	I			I	II			II		I	I	I	II	IV	II															
<i>Carex digitata</i>					I		I					I	I	I	I		I															
<i>Ranunculus ficaria</i>				I	II						III	I		I			I			II					I		I		I	III	I	
<i>Primula elatior</i> subsp. <i>elatior</i>				I	I			III			I	I	I	I			II								I		III	I	V	I	I	II
<i>Epipactis helleborine</i>				I			III																									
<i>Lilium martagon</i>		I										I															III	I				
<i>Viburnum opulus</i>			I	I	III								I														I	II		I		II
<i>Festuca heterophylla</i>									II	I						I											II	I		II		
<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>virgaurea</i>	II		I		I							I				II								II		III	I		I		II	
<i>Viburnum lantana</i>										I																	II			II		I
<i>Campanula trachelium</i>	IV												I														I			I		
<i>Daphne mezereum</i>																				I							I			II		
<i>Hieracium murorum</i>																											I			II		I
<i>Convallaria majalis</i>						I																					IV	I		I		
<i>Corydalis solida</i>																											III					
<i>Lathraea squamaria</i>												I	I														II					

Source des syntaxons :

n° col.	Référence	Appellation utilisée par l'auteur
1	VANDEN BERGHEN, 1969	<i>Androsaemo - Ulmetum</i>
2	TUXEN et OBERDORFER, 1958	<i>Corylo - Fraxinetum tilietosum</i>
3	BRAUN-BLANQUET et TUXEN, 1952	<i>Corylo - Fraxinetum</i>
4	BARDAT, 1993	<i>Phyllitido - Fraxinetum</i> (= <i>Dryopterido - Aceretum</i> Bardat in Bœuf et al., 2010 <i>pro parte</i>)
5	DURIN et al., 1967	<i>Daphno - Fagetum phyllitidetosum</i>
6	ROYER et al. 2006	<i>Dryopterido - Aceretum</i>
7	BŒUF et SIMLER in BŒUF et al. 2011	<i>Polysticho - Ulmetum</i>
8	GÉHU, 1961	<i>Acereto - Fraxinetum</i>
9	SEYTRE et al., 2004	Frênaie-Tillaie mésoth. collin. subatl. sur colluv. fines à Polystics à soie et Tamier commun, var. typique
10	SEYTRE et al., 2004	Frênaie-Tillaie mésoth. collin. subatl. sur colluv. fines à Polystics à soie et Tamier commun, var. appauvrie
11	WATTEZ, 1967	<i>Scolopendrio - Fraxinetum</i>
12	COLLAUD, 2011	<i>Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum subass. nov. hoc. loco</i>
13	TANGHE, 1970	Frênaie-éablière riche en tilleul
14	VANDEN BERGHEN, 1953	<i>Scolopendrio - Fraxinetum</i>
15	SEYTRE et al., 2004	Frênaie-Tillaie collinéenne subatl. sur éboulis de gros blocs frais à Polystics à soie et Doradille scolopendre
16	SEYTRE et al., 2004	Frênaie-Tillaie hygrosclaphile collin. subatl. sur colluvions fines à Polystics à soie et Lunaire vivace
17	Conservatoire Botanique Alpin	-
18	CLOT, 1987	<i>Phyllitido - Aceretum impatientetosum</i>
19	CLOT, 1987	<i>Phyllitido - Aceretum hederetosum</i>
20	CLOT, 1987	<i>Phyllitido - Aceretum typicum</i>
21	MOOR, 1952	<i>Phyllitido - Aceretum lunarietosum</i>
22	Moor, 1952	<i>Phyllitido - Aceretum tilietosum</i>
23	RAMEAU et al., 1971	<i>Phyllitido - Aceretum tilietosum</i>
24	BEAUFILS et RAMEAU, 1983	<i>Phyllitido - Aceretum typicum</i>
25	BEAUFILS et RAMEAU, 1983	<i>Phyllitido - Aceretum carpinetosum</i>
26	CLOT, 1987	<i>Scillo - Fraxinetum</i>
27	BEAUFILS et RAMEAU, 1983	<i>Scillo - Carpinetum</i> sur lapiez, var. à <i>Phyllitis</i>
28	BEAUFILS et RAMEAU, 1983	<i>Scillo - Carpinetum</i> des pentes froides, var. à <i>Phyllitis</i>

29	BEAUFILS et RAMEAU, 1983
30	MOOR, 1968
31	MOOR, 1970
32	RICHARD, 1975

<i>Dentario - Fagetum phyllitidetosum</i>
<i>Tilio - Fagetum phyllitidetosum</i>
<i>Adenostylo - Fagetum phyllitidetosum</i>
<i>Tilio - Fagetum phyllitidetosum</i>

préjurassienne à Polystics. Elle réaffirme également la situation intermédiaire du groupement entre les deux alliances vicariantes, en se positionnant vraisemblablement dans l'aile subatlantique extrême du *Tilio - Acerion*, à côté des groupements des frênaies-tillaies décrits en Auvergne¹⁴ (tableau V, colonnes 15 et 16).

La tillaie-éablaie-frênaie préjurassienne relève donc encore de l'association du *Phyllitido - Aceretum*, en constituant la variante subatlantique de la bordure occidentale du Jura et des Préalpes. À ce titre, son écologie et son cortège évoquent la description du *Phyllitido - Aceretum hederetosum* Clot 1989 *nom. inval.*

Ce syntaxon, resté invalide par l'absence d'holotype (Art. 5, in WEBER *et al.*, 2000), présente de façon fragmentaire les éléments subatlantiques caractéristiques, pourtant en partie évoqués par l'auteur (*Ilex aquifolium*, *Polystichum setiferum*, *Daphne laureola*). Or c'est sur la base de ces éléments rares dans son tableau de relevés que l'auteur caractérise l'ensemble et justifie la création de la

14. Nous ne disposons que des tableaux synthétiques de ces communautés d'Auvergne (cf. tableau V, colonnes 16 et 17) décrites par SEYTRE *et al.* (2004). Un groupement d'« éablaie-tillaie à Buis commun et Polystic à soie » est notamment présenté et évoque fortement deux relevés comtois, initialement agrégés au Groupe 3 (CAH-1). Nous les avons rajoutés au tableau du *Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum* (tableau III, rel. 18 et 19) pour comparaison. En l'absence d'autres relevés similaires, ils ne sont pour l'instant pas identifiés comme relevant d'un syntaxon cohérent.

sous-association « subatlantique ». Le *Phyllitido - Aceretum hederetosum* Clot 1989 est à considérer comme synonyme nomenclatural du groupement préjurassien.

L'appellation *Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum*, initialement proposée par RAMEAU *et al.* (1971), est maintenue, car elle correspond à la vision des auteurs qui en avaient déjà suggéré l'existence, le positionnement synsystématique et même une partie du cortège différentiel.

D'après BŒUF (*comm. pers.*), nos relevés jurassiens se situeraient plutôt dans l'aile subatlantique extrême du *Dryopterido - Fraxinion* pour plusieurs raisons :

- la majeure partie des espèces citées comme caractéristiques du *Tilio - Acerion* seraient seulement caractéristiques des unités supérieures (*Aceri - Fraxinetalia* Passarge 1968) qui transgressent dans la plupart des communautés d'éboulis : *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum aculeatum*, *Mercurialis perennis*, *Asplenium trichomanes*, *Polypodium vulgare*;

- *Polystichum setiferum*, *Dryoperis affinis* subsp. *borreri* et *Daphne laureola* sont les taxons caractéristiques et différentiels de l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion*;

- l'alliance subatlantique n'était pas encore reconnue à l'époque de RAMEAU *et al.* (1971) ni de CLOT (1990). Nous ferions ainsi un choix inverse à la démarche suivie ensuite par RAMEAU (1981, 1996) en reconnaissant une aile subatlantique au *Tilio-Acerion*.

Selon BŒUF (*comm. pers.*), nous devrions ainsi proposer un nouveau syntaxon formant l'aile subatlantique extrême du *Dryopterido - Fraxinion* et qui pourrait être nommé *Polysticho setiferi - Tiliatum platyphylli*.

De notre point de vue, dissocier ce syntaxon de l'Éablaie à scolopendre (*Phyllitido-Aceretum*) et l'extraire de l'alliance n'aurait pas de sens régionalement, compte tenu :

- de la grande proximité floristique, stationnelle et chorologique entre ces groupements;

- de la fréquence, sur la façade occidentale du massif jurassien, et sur tous types d'habitats forestiers, des espèces laurifoliées subatlantiques, comme *Ilex aquifolium*, *Daphne laureola* et *Ruscus aculeatus*, citées pourtant comme caractéristiques du *Dryopterido - Fraxinion*;

- de la présence d'une seule espèce différentielle hautement fidèle, *Polystichum setiferum*.

Intérêt patrimonial et menaces

Cette communauté relève de l'habitat reconnu d'intérêt prioritaire 9180-4*. Comme évoqué précédemment, la non-gestion de ce type de végétation, dépendant du maintien des conditions hygrosciaphiles, est absolument nécessaire.

Nous préconisons que cet habitat, quelle que soit sa typicité, fasse l'objet d'un classement en réserve intégrale.

Problématique de la place des essences zonales dans les groupements de forêts de ravins

En bordure de pentes éboulitiques ou dans le cas de colluvionnements riches en terre fine, le contact entre les forêts de ravins *stricto sensu* et la végétation climacique est souvent diffus. En effet, par des conditions pédologiques moins limitantes, le cortège arborescent s'homogénéise et les éléments diagnostiques ne se retrouvent plus parmi la strate arborée.

Ainsi, la différenciation entre la tillaie-ébrale-frênaie à *Polystichum* (*Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum*), occupant préférentiellement les couloirs argilo-caillouteux, et la hêtraie-(tillaie) à son contact, est parfois délicate.

Le relevé n°17 (tableau III) représente bien la limite flottante qui sépare théoriquement la hêtraie zonale des forêts spécialisées de ravins. Bien qu'apparue dans l'analyse statistique parmi l'ensemble des relevés du groupement, son appartenance au même groupement et même à l'alliance du *Tilio - Acerion* a été remise en question :

- par la présence des essences climatiques (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*) à toutes les strates et leur dominance en strate arborée ;
- par la diminution simultanée de la participation des essences post-pionnières et l'absence d'une des plus fréquentes régionalement (ici : *Acer pseudoplatanus*) ;
- par la diminution du cortège herbacé le plus constant de l'alliance (généralement propre aux sols squelettiques) : *Phyllitis scolopendrium*,

Polystichum aculeatum, *Mercurialis perennis*, *Asplenium trichomanes*, *Polypodium vulgare*...

- par l'intrusion progressive des éléments caractéristiques des forêts zonales : *Anemone nemorosa*, *Carex digitata*, *Carex sylvatica*...

À ce titre, le relevé n°17 ne relève plus à notre avis du *Tilio - Acerion*, mais d'une communauté de pentes relevant déjà du *Carpino betuli - Fagion sylvaticae*.

À la suite de CLOT (1990) et de SEYTRE *et al.* (2004), nous considérons que les essences climaciques, à l'instar du Hêtre (*Fagus sylvatica*), peuvent participer, en des proportions variables, à la structuration des peuplements forestiers, mais en restant généralement subordonnées aux espèces post-pionnières. Aussi, l'intrusion de *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, ou *Quercus sp. pl.* n'est pas propre aux communautés du *Dryopterido - Fraxinion*, même si elle est y plus fréquente.

Dans les régions à influence océanique marquée, telles que la Franche-Comté, et où les précipitations annuelles, à basse altitude, avoisinent les 1 000 m (pied du premier plateau jurassien et piémont vosgien), *Fagus sylvatica* est omniprésent et hautement concurrentiel. Dans les communautés de ravins les moins soumises aux éboulements rocheux, l'irruption du Hêtre est prévisible et ne représente qu'un élément diagnostique secondaire.

En outre, l'affirmation contenue dans les fiches habitats élémentaires « Forêts de pentes, éboulis, ravins du *Tilio - Acerion* » des Cahiers d'habitats Natura 2000, selon laquelle « le Hêtre et le Sapin ne sont présents qu'à l'état juvénile » n'est vraie que pour des conditions

« extrêmes » de ravins présentant des éboulis très instables et un microclimat défavorable ; or ce type de situation n'est pas forcément des plus fréquents.

La participation de ces taxons au cortège arboré ne remet en aucun cas en cause le maintien de l'habitat élémentaire comme prioritaire au sens de la Directive Habitats. Ce problème du rôle des arbres dans la syntaxonomie forestière européenne dépasse le simple cadre de cet article et mériterait d'être étudié à large échelle.

Le tableau VI fournit des éléments comparatifs entre les différents syntaxons étudiés de ravins hygrosclaphiles collinéens et submontagnards et les végétations de contact n'appartenant pas aux groupements de ravins *stricto sensu*.

Conclusion sur la présence du *Dryopterido - Fraxinion* en Franche-Comté

D'après notre analyse, il apparaît que l'alliance du *Dryopterido - Fraxinion* se trouve en limite d'aire en Franche-Comté et plus généralement dans l'Est de la France. En parallèle, nous avons remarqué globalement un appauvrissement vers l'Ouest du *Tilio - Acerion* et surtout de l'association centrale des éboulis squelettiques relevant du *Phyllitido - Aceretum*. Cependant, malgré la persistance de quelques rares représentants des forêts atlantiques, l'aire du *Tilio - Acerion* englobe le massif jurassien dans son ensemble.

Si la présence du *Dryopterido - Fraxinion* est exclue dans le massif

Tableau VI : tableau comparatif des syntaxons de ravins jurassiens et des groupements forestiers de contact

	Caractères floristiques commun	Conditions stationnelles	Étage collinéen		Étage montagnard (inférieur à moyen)	
			Syntaxon	Combinaison diagnostique	Syntaxon	Combinaison diagnostique
Habitat d'intérêt communautaire prioritaire (9180*)	Essences zonales peu ou pas représentées (<i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Quercus petraea</i> ...). Espèces à optimum sur sols colluviaux squelettiques : <i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Polypodium vulgare</i> , <i>Ribes alpinum</i> , <i>Cystopteris fragilis</i> , <i>Asplenium trichomanes</i> ... Éléments montagnards : <i>Lunaria rediviva</i> , <i>Cardamine heptaphylla</i> , <i>Actea spicata</i> , <i>Cardamine pentaphyllos</i> (rare)...	Pente forte; éboulis grossiers	Phyllitido - Aceretum typicum (var. à <i>Tilia platyphyllos</i>)	<i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Moehringia muscosa</i> , <i>Polypodium</i> gr. <i>vulgare</i> , <i>Asplenium trichomanes</i>	Phyllitido-Aceretum typicum	<i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Gymnocarpium robertianum</i> , <i>Moehringia muscosa</i> , <i>Asplenium viride</i> ...
		Colluvionnement mixte. Pente variable avec ruissellement (hygrométrie élevée).	Phyllitido-Aceretum impatientetosum ou passage au <i>Fraxino - Quercion</i> en bas de pente (<i>Aconito-Quercetum lunarietosum</i>)	<i>Lunaria rediviva</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Athyrium filix-femina</i> , <i>Stachys sylvatica</i> , <i>Milium effusum</i> , <i>Silene dioica</i> , <i>Circea lutetiana</i> ...	Phyllitido-Aceretum impatientetosum	<i>Lunaria rediviva</i> , <i>Impatiens noli-tangere</i> , <i>Chrysosplenium alternifolium</i> , <i>Petasites albus</i> , <i>Senecio ovatus</i> , <i>Saxifraga rotundifolia</i> , <i>Stellaria nemorum</i> , <i>Circea x intermedia</i> ...
		Fond de vallon frais à humide; blocs et terre fine	Corydalo - Aceretum (subass. ?) ou passage au <i>Fraxino-Quercion</i> (<i>Aconito-Quercetum lunarietosum</i>)	<i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Ranunculus ficaria</i> , <i>R. auricomus</i> , <i>Corydalis cava</i> , <i>Leucogonum vernum</i> , <i>Lathraea squamaria</i> , <i>Scilla bifolia</i>	Corydalo-Aceretum (type)	<i>Anemone ranunculoides</i> , <i>Ranunculus ficaria</i> , <i>R. auricomus</i> , <i>Corydalis cava</i> , <i>Leucogonum vernum</i> , <i>Lathraea squamaria</i> , <i>Scilla bifolia</i>
	Strate arborée dominée par les espèces feuillues post-pionnières. <i>Fagus sylvatica</i> et <i>Carpinus betulus</i> présents en des proportions variables, parfois co-structurants. Diminution du cortège lithophile; développement des espèces ubiquistes des <i>Fagetalia sylvaticae</i> . Abondance des fougères.	Pente très forte; confinement important; colluvionnement argilo-caillouteux	Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum	<i>Polystichum setiferum</i> , <i>Dryopteris affinis borrieri</i> (rare), <i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Arum maculatum</i> , <i>Ilex aquilifolium</i> , <i>Daphne laureola</i> , <i>Ilex aquilifolium</i> (grim pant), (<i>Allium ursinum</i>), (<i>Leucogonum vernum</i>)	Arunco-Aceretum	<i>Aruncus dioicus</i> , <i>Petasites albus</i> , (<i>Athyrium filix-femina</i>), (<i>Dryopteris</i> sp. pl.), (<i>Carex pendula</i>)
Habitat d'intérêt communautaire (9130)	Présence des essences zonales à toutes les strates (<i>Carpinus betulus</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Quercus sp. pl.</i> , <i>Acer campestre</i> ...) et dominance en strate arborée. Diminution de la participation des essences post-pionnières; absence ou rareté d' <i>Acer pseudoplatanus</i> . Intrusion des éléments différentiels du <i>Carpino - Fagion</i> : <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Carex digitata</i> ... Diminution du cortège herbacé (lithophile) constant des forêts de ravins	Pente moyenne à forte. Terre fine > éboulis stabilisés ou non (granulométrie variable).	Galio - Fagetum	<i>Carex digitata</i> , <i>Carex sylvatica</i> , <i>Anemone nemorosa</i> , <i>Euphorbia amygdaloides</i> , (<i>Phyllitis scolopendrium</i>), (<i>Polypodium</i> gr. <i>vulgare</i>), (<i>Asplenium trichomanes</i>), (<i>Leucogonum vernum</i>); absence d'élément montagnard, présence de <i>Carpinus betulus</i>	Tilio - Fagetum (= Cardamino - Fagetum) ou passage à l' <i>Hordelymo-Fagetum</i>	<i>Prenanthes purpurea</i> , <i>Aruncus dioicus</i> , <i>Petasites albus</i> , <i>Adenostyles alliaria</i> , <i>Actea spicata</i> , <i>Cardamine heptaphylla</i> , <i>Carex digitata</i> ... <i>Prenanthes purpurea</i> , <i>Aruncus dioicus</i> , <i>Petasites albus</i> , <i>Adenostyles alliaria</i> , <i>Actea spicata</i> , <i>Cardamine heptaphylla</i> , <i>Carex digitata</i> ...
		Pente variables de dolines. Éboulis stabilisés (granulométrie variable) > terre fine.	Carpino - Fagion (<i>Scillo - Carpinetum phyllitidetosum</i> nom. inval.) ou passage au <i>Fraxino-Quercion</i> (<i>Aconito-Quercetum</i> ...)	<i>Phyllitis scolopendrium</i> , <i>Polypodium</i> gr. <i>vulgare</i> , <i>Asplenium trichomanes</i> , <i>Ornithogalum pyrenainum</i> , <i>Leucogonum vernum</i> . Absence d'élément montagnard, absence d' <i>Acer pseudoplatanus</i> et <i>Tilia platyphyllos</i>	Tilio - Fagetum (= Cardamino - Fagetum)	<i>Prenanthes purpurea</i> , <i>Actea spicata</i> , <i>Polystichum aculeatum</i> , <i>Cardamine heptaphylla</i> , <i>Carex digitata</i> , (<i>Phyllitis scolopendrium</i>), (<i>Asplenium trichomanes</i>)

jurassien, elle est maintenant reconnue dans le massif vosgien, suite à la description récente du *Polysticho - Ulmetum* dans les Vosges du Nord (BŒUF et SIMLER *in* BŒUF, 2010). Il a été démontré qu'un unique relevé provenant des Vosges saônoises¹⁵ (vallon du Raddon) est bien à rattacher à l'alliance atlantique.

Malgré son cortège appauvri, il peut être rapproché du *Polysticho - Ulmetum*; toutefois, il est nécessaire d'obtenir des relevés supplémentaires dans les Vosges saônoises (secteurs de Fresse, Plancherles-Mines, Saint-Bresson) afin de confirmer la présence de cette association en Franche-Comté et d'en affiner la description.

L'effort de prospection pourra s'orienter à proximité des stations connues de *Trichomanes speciosum*, marqueur mésoclimatique stationnel du *Polysticho - Ulmetum*, évoqué par BŒUF et SIMLER (*in* BŒUF, 2010) et qui se maintient dans les Vosges sous forme de prothalle dans les anfractuosités de roches gréseuses suintantes.

Synsystème des forêts de ravins collinéennes comtoises :

Dans la structuration du synsystème en vigueur (BARDAT *et al.*, 2004), nous proposons d'apporter les modifications suivantes (encart page suivante) au synopsis régional des groupements végétaux de Franche-Comté (FERREZ *et al.*, 2009) parmi les syntaxons collinéens étudiés.

15. Ce relevé est présenté dans le **tableau III** (rel.1) du *Phyllitido - Aceretum dryopteridetosum*.

✂ Nos remerciements s'adressent particulièrement à Richard Bœuf (Chargé de développement technique en phytoécologie à l'Office National des Forêts) pour sa relecture attentive, sa grande disponibilité et le partage de ses réflexions théoriques.

Nous remercions également Albert Piguet (Société Botanique de Franche-Comté) pour la transmission de ses connaissances sur les forêts haut-saônoises et son aide durant la phase préparatoire de ce travail.

Bibliographie

ALLORGE P., 1941. Essai de synthèse phytogéographique du Pays Basque. *Bull. Soc. Bot. Fra.*, **88** : 291 - 356.

BAILLY G., 1986. *Catalogue des types de stations forestières des plateaux calcaires haut-saônois*. Université de Franche-Comté, laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie / Établissement Public Régional de Franche-Comté, Direction départementale de l'Agriculture et de la Forêt de Haute-Saône. 79 p.

BAILLY G., 1989. *Stations forestières de Franche-Comté. Catalogue des types de stations forestières du Massif de Chaux*. Université de Franche-Comté, laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie / Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, Conseil régional de Franche-Comté, 233 p.

BAILLY G., 1999. *Carte des habitats forestiers et des milieux ouverts inclus dans l'enveloppe F (Vosges du Nord)*. Notice. Phytolab / ONF, DIREN, 28 p. + tab. + cartes.

BAILLY G., 2001. *Guide des plantes forestières de l'étage feuillu comtois*. Société Forestière de Franche-Comté, Besançon, 130 p.

BAILLY G. & BABSKI C., 2008. *Typologie des groupements végétaux dans le site Natura 2000 « Vallées du Dessoubre, de la Réverotte et*

du Doubs ». *Cartographie-test des milieux ouverts de la Vallée du Dessoubre entre Consolation-Maisonnettes et Saint-Hippolyte. Cartographie-test des habitats du bois du Tremblot*. Conservatoire botanique national de Franche-Comté / DIREN de Franche-Comté, Conseil Général du Doubs, Union européenne, 277 p. + annexes, 14 cartes.

BARBE J. 1974. *Contribution à l'étude phytosociologique du vignoble et des premiers plateaux du Jura central*. Thèse de doctorat, Sciences biologiques, mention Biologie Végétale, Université de Besançon - Faculté des Sciences et des Techniques, 190 p. + annexes.

BARDAT J., 1993. Phytosociologie et écologie des forêts normandes. *Bull. Soc. Bot. Centre Ouest*, **NS 11**: 376 p + 85 tableaux.

BARDAT J., BIRET F., BOTINEAU M., BOULLET V., DELPECH R., GÉHU J.-M., HAURY J., LACOSTE A., RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., ROUX G. & TOUFFET J., 2004. *Prodrome des végétations de France*. Patrimoines Naturels, publications scientifiques du Muséum, Paris, **61** : 1-171.

BARKMAN J.-J., 1989a. A critical evaluation of minium area concepts. *Vegetatio*, **85**: 89-104.

BARKMAN J.-J., 1989b. Fidelity and character-species, a critical evaluation. *Vegetatio* **85**: 105-116.

BARKMAN J.-J., 1990. Controversies and perspectives in plant ecology and vegetation science. *Phytocoenologia*, **18** (4): 565-589.

BEAUFILS T. & RAMEAU J.-C., 1983. *Typologie des stations forestières du Plateau Lédonien et de la Côte de Lheute, rapport Floristique*. Univ. Besançon, Laboratoire de taxonomie expérimentale et de phytosociologie, 127 p.

BENSETTITI F., RAMEAU J.-C. & CHEVALLIER H. (COORD.), 2001. « *Cahiers d'habitats* » *Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 1 - Habitats forestiers*. MATE/MAP/MNHN. Éd. La Documentation française, Paris, 2 volumes : 339 p. et 423 p. + cédérom.

QUERCO ROBORIS - FAGETEA SYLVATICAE Braun-Blanq. et Vlieger in Vlieger 1937

Fagetalia sylvaticae Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928

Carpino betuli - Fagenalia sylvaticae Rameau in J.-M. Royer *et al.* 2006

Dryopterido affinis - Fraxinion excelsioris (Vanden Berghen) Bœuf *et al.* in Bœuf 2011

Communautés spécialisées de ravins ou de versants pentus frais, à sol neutrophile, des régions atlantiques à subatlantiques.

Syntaxon en limite d'aire à rechercher à l'étage collinéo-planitiaire de Haute-Saône dans les stations marnicoles confinées, sous une forme appauvrie subatlantique à *Tilia platyphyllos*.

Certainement très rare. Présence probable en Champagne-Ardenne et Bourgogne.

• *Polysticho setiferi - Ulmetum glabrae* (Muller) Bœuf et Simler in Bœuf 2011

41.4 / 9180-2* / znieff

Syntaxon en limite d'aire dont la répartition est à préciser dans les Vosges du Sud, dans les stations confinées du collinéen supérieur au montagnard inférieur. Probablement très rare. Également dans le Morvan

Fagenalia sylvaticae Rameau in J.-M. Royer *et al.* 2006

Tilio platyphylli - Acerion pseudoplatani Klika 1955

• *Phyllitido scolopendri - Aceretum pseudoplatani* (Tüxen, Schwickerath) Moor 1945

41.4 / 9180-4* / znieff

– *typicum* Moor 1975

(inclus : *Phyllitido - Aceretum tilietosum* Moor 1952; *Phyllitido - Aceretum tilietosum* var. *glabra* et nitratophiles Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud 1971 *pro parte*; *Phyllitido - Aceretum typicum* var. à *Tilia platyphyllos* Clot 1987; *Phyllitido - Aceretum hederetosum* var. à *Tamus communis* Clot 1989)

Groupement de pieds de falaises, sur éboulis grossiers, à caractère montagnard. Présence potentielle dans tout le massif jurassien, sur les côtes calcaires haut-saônoises et en Bourgogne.

– *impatientetosum noli-tangere* Pfdenhauer 1969

(= *Phyllitido - Aceretum lunarietosum* Moor 1952)

Aile hygrophile et acidiline de l'association, dont la répartition régionale est à étudier. Présent dans les Gorges du Doubs, mais probablement rare sur la façade occidentale du massif jurassien.

– *dryopteridetosum affinis subsp. borrieri* Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud *subass. nov. hoc. loco*

(= *Phyllitido - Aceretum hederetosum* var. à *Arum maculatum* Clot 1989; = *Phyllitido - Aceretum tilietosum* var. type sans nitratophiles Rameau, Royer, Bugnon et Brunaud 1971 *pro parte*).

Présent à basse altitude, typiquement dans la bordure occidentale du premier plateau jurassien, du faisceau bisontin (Doubs) au Revermont (Jura et Ain). Probablement en Bourgogne (Auxois, Auxerrois). Répartition à préciser dans les Préalpes et le Bas-Dauphiné.

• *Lunario redivivae - Aceretum pseudoplatani* Grüneberg & Schlüter 1957

44.41 / 9180-4* / znieff

Groupement acidiline d'éboulis reconnu dans les Vosges, où son aire est à préciser. Potentiel du collinéen supérieur au montagnard en situation confinée d'ubac.

• *Corydalo cavae - Aceretum pseudoplatani* (Kuhn, Moor) Moor 1973

41.41 / 9180-5* / znieff

Groupement linéaire ou ponctuel, de fond de vallon ou de bas de versant d'ubac. Encore méconnu en Franche-Comté, il est uniquement décrit dans la vallée du Dessoubre et les gorges du Doubs. À rechercher dans les faisceaux et reculées du massif jurassien.

- BICHET V. & CAMPY M., 2008. *Montagnes du Jura, Géologie et Paysages*. NÉO éditions, Besançon, 304 p.
- BIDAULT J., BRUCKERT S., GAIFFE M., RAMEAU J.-C. & SCHMITT A., 1980. *Catalogue des stations forestières de la vallée de l'Ognon, rapport scientifique*. Univ. Besançon / O.N.F., 63 p.
- BOEUF R., 2010. Le référentiel des types forestiers d'Alsace : apports phytosociologiques. *Revue Forestière Française*, **3-4** : 331-364.
- BOLOS O., 1973. Observations sur les forêts caducifoliées humides des Pyrénées catalanes. *Pirineos*, **108** : 65-85.
- BRAUN-BLANQUET J. & TÜXEN R., 1952. *Irische Pflanzengesellschaften*. Veröff. Geobot. Inst Rübel in Zürich, **25**, 421 p.
- BRUELHEIDE H., 2000. A new measure of fidelity and its application to defining species groups. *Journal of Vegetation Science*, **11** : 167-178.
- CATTEAU E., DUHAMEL F., 2011. Phytosociologie dans le Nord-Pas-de-Calais : des synthèses pour structurer la connaissance, structurer la connaissance pour la transmettre. Conservatoire botanique national de Bailleul. *Revue Forestière Française*, **3-4** (2010), version provisoire, 8 p.
- CHYTRY M., EXNER A., HRIVNAK R., UJHAZY K., VALACHOVIC M., WILLNER W., 2002a. *Context-Dependence of Diagnostic Species : A case study of the Central European Spruce forests*, *Folia Geobotanica*, **37** : 403-407.
- CHYTRY M., TICHY L., HOLT J. & BOTTA-DUKAT Z., 2002b. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, **13** : 79-90.
- CHYTRY M. & OTYPKOVA Z., 2003. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science*, **14** : 564-570.
- CLOT F., 1987. *Les associations d'éraables des Préalpes occidentales ; études phytocécologique et syntaxonomique*. Thèse de doctorat, Faculté des sciences de l'Université de Lausanne, 334 p.
- CLOT F., 1989. Les associations d'éraables des Préalpes nord-occidentales. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz*, **65**, 201 p.
- CLOT F., 1989. Application de l'analyse de gradient à l'étude des relations éraables-hêtraies. *Phytocoenologia*, **17** : 125-141.
- CLOT F., 1990. Les éraables européennes : essai de synthèse. *Phytocoenologia*, **18** : 409-564.
- DE FOUCAULT B., 1981. Réflexions sur l'appauvrissement des syntaxons en limites chorologiques des unités phytosociologiques supérieures et quelques unes de leurs conséquences. *Lazaroa*, **3** : 75-100.
- DE FOUCAULT B., 1984. *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse, Rouen, 675 p.
- DE FOUCAULT B., 1986. *Petit manuel d'initiation à la phytosociologie sigmatiste*. Soc. Linn. Nord France, Amiens, 49 p.
- DENGLER J., BERG C., JANSEN F., 2005. New ideas for modern phytosociological monographs. *Annali di botanica, nuova serie*, **V** : 193-210.
- DUCHAUFOUR P., 1966. Le problème du climax et de l'évolution des sols. *Oecol. Plant.*, **1** : 165 -174.
- DUPOUEY, J.-L., 1988. Intérêt de la notion d'ensemble flou en phytosociologie forestière. Application à la classification des relevés de végétation. *Colloques Phytosociologiques*, **XIV**, 1988 : 43-53.
- DURIN L., GÉHU J.-M., NOIRFALISE A. & SOUGNEZ N., 1967. Les hêtraies atlantiques et leur essaim climatique dans le nord-ouest et l'ouest de la France. *Bull. Soc. Bot. Nord France*, **num. spéc. 20^e anniv.** : 59-89.
- ELLENBERG H., 1963. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, 943 p.
- ESTRADE J., RAMEAU J.-C., 1985. *Les forêts acidoclines du Carpinion dans le massif vosgien*. ENGREF, Nancy, 28 p.
- ETTER H., 1947. Über die Waldvegetation am Süd des schweizerischen Mittelandes. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.*, **25**: 141-210.
- FERREZ Y., 2007. Contribution à l'étude phytosociologique des prairies mésophiles de Franche-Comté. *Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, **5**: 67-159.
- FERREZ Y., 2009. Contribution à l'étude phytosociologique des groupements végétaux de parois calcaires (classe des *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier & Br.-Bl. 1934) Oberdorfer 1977) du massif jurassien et de la Franche-Comté. *Nouvelles Archives de la Flore jurassienne*, **7** : 123-158.
- FERREZ Y., BAILLY G., FERNEZ T., GUYONNEAU J., ROYER J.-M., SCHMITT A. & VUILLEMENOT M., 2009. *Connaissance des habitats naturels et semi-naturels de Franche-Comté. Synopsis des groupements végétaux de Franche-Comté. Version provisoire - avril 2009*. Conservatoire botanique national de Franche-Comté, DIREN de Franche-Comté, Conseil régional de Franche-Comté, 56 p.
- FERNEZ T., GUINCHARD P. & GUINCHARD M., 2007. *Typologie des habitats du site Natura 2000 « Massif du Mont d'Or, du Noirmont et du Risol » et test cartographique*. Conservatoire botanique national de Franche-Comté/DIREN de Franche-Comté, Conseil Général du Doubs, Union Européenne, 271 p. + annexes.
- GÉGOUT J.-C., RAMEAU J.-C., RENAUX B., JABIOL B. & BAR M., 2007. *Les habitats forestiers de la France tempérée. Typologie et caractérisation phytoécologique*. Version provisoire, Juin 2007. AgroParisTech - ENGREF, Nancy.
- GÉHU J.-M., 1961. Les groupements végétaux du bassin de la Sambre française. *Vegetatio Acta Geobotanica*, 1961, **10** (2-6), 372 p.
- GÉHU J.-M., 1993. Introduction du colloque Syntaxonomie et synsystématique phytosociologiques comme base typologique des habitats européens. *Coll. phytosoc.*, **XXII**, Bailleul : 1-5.
- GÉHU J.-M., 2006. *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétales*.

- J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 2006, 899 p.
- GILLET F. 1986a. *Les phytocénoses forestières du Jura nord-occidental : essai de phytosociologie intégrée (rapport provisoire). Tableaux*. Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté, faculté des Sciences et Techniques, laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie. 604 p.
- GILLET F. 1986b. Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytoécologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Coll. Phytosoc. XXIII*, Bailleul (1985), Berlin-Stuttgart, 101-131.
- GILLET F. 2004. *Guide d'utilisation de Phytobase 7, base de données phytosociologiques*. Documents du Laboratoire d'Écologie végétale, Institut de Botanique, Université de Neuchâtel, 39 p.
- GILLET F., DE FOUCAULT B. & JULVE P. 1991. La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, **XLVI** : 315-340.
- GILLET F., LHOPE P. & TRIVAUDEY M.-J., 1984. *Étude cartographique de la végétation et des milieux naturels du jura gessien*. Laboratoire de Taxonomie expérimentale et de Phytosociologie, Faculté des Sciences, Besançon, 82 p.
- GUINOCHET M., 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 p.
- ISSLER E., 1925. Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine Rhénane avoisinante. I. Les forêts. B. Les associations d'arbres résineux et les hêtraies des sommets. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, **18** : 68-142.
- KOŠIR P., CARNI A., & DI PIETRO R., 2008. Classification and phytogeographical differentiation of broad-leaved ravine forest in southeastern Europe. *Journal of Vegetation Science*, **19**: 331-342.
- MOOR M., 1951. Des groupements végétaux forestiers dans le Jura : Les associations climatiques et les associations spécialisées. *Schweiz. Z. Forstwes.*, **102** : 634-644.
- MOOR M., 1952. Die *Fagion*-Gesellschaften im Schweizer Jura. *Beiträge zur Geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz*, **31**: 1-201.
- MOOR M., 1960. Waldgesellschaften und ihre zugehörigen Mantelgebüsch am Mückenberg südlich von Aesch (Basel). *Bauhinia*, **1**: 211-221.
- MOOR M., 1968. Der Linden-Buchenwald. *Vegetatio*, **16** (1-4) : 159-191.
- MOOR M., 1969. Adenostylo-Fagetum, Höhenvikariant des Linden-Buchenwaldes. *Bauhinia*, **4** (2), (1970) : 161-185.
- MOOR M., 1973. Das *Corydalo-Aceretum*, ein Beitrag zur Systematik der Ahornwälder. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **83** (2) : 106-132
- MOOR M., 1974. Zwei artenreiche Bestände des Lerchensporn-Ahornwaldes im Berner Jura. *Bauhinia*, **5**, 95-100.
- MOOR M., 1975a. Ahornwälder im Jura und in den Alpen. *Phytocoenologia*, **2** (3/4): 244-260.
- MOOR M., 1975b. Der Ulmen-Ahornwald (*Ulmo-Aceretum* Issl. 26), *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **85** : 187-203.
- MOOR M., 1975c. Die soziologisch-systematische Gliederung des Hirschzungen-Ahornwaldes. *Beiträge zur Naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland*, **34**: 215-223.
- MOOR M., 1977. Le rôle de l'érable, du frêne, de l'orme et du tilleul dans la synsystème des forêts de feuillus riches. *Doc. Phytosoc.*, **NS 1** : 183-188.
- MOOR M. ET SCHWARZ U., 1957. Die kartographische Darstellung der Vegetation des Creux-du-Van-Gebietes. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, **37** : 114 p.
- MULLER S., 1982. Contribution à la synsystème des hêtraies d'Europe occidentale et centrale. *Doc. Phytos.*, N.S., **VII**, Camerino, 1982 : 267-358.
- MULLER S., 1985. *Le Stampfhal, un écosystème de forêt de ravin à protéger*. Parc naturel régional des Vosges du nord, Multigr., pp. 1-9. + 1 carte.
- MÜLLER TH., 1992. *Verband : Tilio platyphyllo-Acerion pseudoplatani Klika 55*. In : OBERDORFER E. (ed.). *Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Wälder und Gebüsch*, pp. 173-192. Fischer Verlag, Jena, DE.
- NOIFALISE A., 1960. Les érablières de ravin de Belgique. *Bull. Jard. Bot. État Bruxelles*, **31** : 37-49.
- OBERDORFER E., 1977. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil I : Fels- und Mauergesellschaften, alpine Fluren, Wasser-, Verlandungs- und Moorgesellschaften*. Jena : Gustav Fischer Verlag, 311 p.
- OBERDORFER E., 1994, *Pflanzensoziologische Exkursionsflora, 7th ed.* Verlag Ulmer, Stuttgart, DE.
- OTTO H.-J., 1998. *Écologie forestière*. Institut pour le Développement Forestier, pp. 50-51.
- PASSARGE H., 1968. Neu Vorschläge zur Systematik nordmitteleuropäischer Waldgesellschaften. *Fedd. Repert.*, **77** : 75-103.
- PASSARGE H., 1978. Übersicht über mitteleuropäischer Gefäßpflanzengesellschaften. *Fedd. Repert.*, **89** : 133-195.
- PIGUET A. 1987. *Typologie des stations forestières dans les Vosges du sud*. Mémoire de DEA, Biologie végétale et forestière, École Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Université de Franche-Comté. 116 p. + annexes.
- POTTR., 1995. *Die Pflanzengesellschaften Deutschlands*. 2. Auflage. Ulmer, Stuttgart, 622 p.
- RAMEAU J.-C., 1974. Essai de synthèse sur les groupements forestiers calcicoles de la Bourgogne et du sud de la Lorraine. *Ann. Scient. Univ. Besançon*, Botanique, 3^e série, **14** : 343-530.
- RAMEAU J.-C., 1981. Réflexions sur la synsystème des forêts françaises de hêtre, de chêne et de charme. Application au système bourguignon. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **128**, *Actual. Bot.*, 1981 (3-4) : 31 - 63.
- RAMEAU J.-C., 1985. Phytosociologie forestière, caractères et problèmes

- spécifiques, relation avec la typologie forestière. *Coll. phytosociologie et foresterie*, **XIV**, Nancy, 1985 : 44 p.
- RAMEAU J.-C., 1994. *Typologie phytosociologique des habitats forestiers et associés. Types simplement représentatifs ou remarquables sur le plan patrimonial. Manuel de vulgarisation*. ENGREF Nancy, Ministère de l'agriculture et de la pêche, 6 Tomes, 1 110 p.
- RAMEAU J.-C., CHEVALLIER H., BARTOLI M. & GOURC J., 2001. *Cahiers d'habitats Natura 2000 : Habitats forestiers*. La Documentation Française, 1 et 2, 339 p. + 423 p.
- RAMEAU J.-C., GAUBERVILLE C. & DRAPIER N., 2000. *Gestion forestière et diversité biologique - Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*. t. 1 France Domaine continental, 114 p., t. 2 France Domaine atlantique, 119 p. École Nationale du Génie Rural et Forestier, IDF, Office National des Forêts.
- RAMEAU J.-C., ROYER J.-M., BUGNON F. & BRUNAUD A., 1971. Étude de quelques groupements forestiers submontagnards dans le sud-est du Bassin parisien et la Bourgogne. *Bulletin Scientifique de Bourgogne*, **28** : 33-63.
- RAMEAU J.-C., SCHMITT A., BIDAULT M. & GAIFFE M., 1980. Végétation et écologie des forêts comtoises. *Bull. Soc. Hist. Nat. Doubs*, **numéro spécial « Nos forêts comtoises »** : 80-116.
- RAMEAU J.-C. & TIMBAL J., 1979. Les groupements forestiers de fond de vallon des plateaux calcaires de Lorraine, étude phytosociologique. *Documents Phytosociologiques*, **N.S. IV** : 847-870.
- RICHARD, J.-L., 1975. Les groupements végétaux du Clos du Doubs (Jura suisse). *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz.*, **57**, 71 p.
- RICHARD & VIGNOT (DIR.), 2000. *Équilibres et ruptures dans les écosystèmes durant les 20 derniers millénaires en Europe de l'Ouest*. Actes du colloque international de Besançon, septembre 2000. Besançon, Presses Universitaires Franc-Comtoises, 2002, pp. 27-34, 37-42, 64-68.
- ROBBE G., 1993. *Les groupements végétaux du Morvan*. Soc. Hist. Nat. Autun, 160 p.
- ROYER J.-M. 1973. *Essai de synthèse sur les groupements végétaux de pelouses, éboulis et rochers de Bourgogne et Champagne méridionale*. Thèse de doctorat, Sciences biologiques, mention « Biologie végétale », Université de Besançon, Faculté des Sciences et techniques. 187 p.
- ROYER J.-M., 1991. Étude phytosociologique de quelques associations végétales nouvelles ou rares pour la Bourgogne et la Champagne méridionale. *Documents phytosociologiques (NS)*, **XIII** : 209-237.
- ROYER J.-M., 2009. Petit précis de phytosociologie sigmatiste. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, nouvelle série, numéro spécial, **33**, 86 p.
- ROYER J.-M., FELZINES J.-C., MISSET C. & THÉVENIN S., 2006. Synopsis commenté des groupements végétaux de la Bourgogne et de la Champagne-Ardenne. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, nouvelle série, numéro spécial, **25**, 394 p.
- SCHUBERT R., HILBIG W. & KLOTZ S., 2001. *Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Heidelberg : Spektrum, Akad. Verl. Gustav Fischer, 472 p.
- SEYTRE L., CHOISNET G. & CLOÛTRE F., 2004. *Les forêts de pentes, d'éboulis et de ravins du Tilio-Acerion (9180) en Auvergne*. Conservatoire botanique national du Massif-Central, DIREN Auvergne, 56 p. + annexes.
- TANGHE M., 1970. Recherches sur l'écosystème forêt, C11 : la végétation forestière de la vallée de la Semois ardennaise. II. Les associations stationnelles de versant. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, **46** (16), 60p.
- TIMBAL J., 1973. La végétation de la forêt de Sainte-Hélène (Vosges). *Vegetatio*, **27** (4-6) : 267-321.
- TIMBAL J., 1978. Les hêtraies à dentaire de Lorraine. *Documents Phytosociologiques*, **N.S.**, **II** : 421-451.
- TOMBAL, J., 1978. Recherches sur les potentialités phytocoenologiques de la forêt de Compiègne (Oise - France). *Bull. Soc. Bot. Nord France*, **25** : 31-52.
- TÜXEN R., 1937. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachsen*, **3**: 1-170.
- TÜXEN R. ET OBERDORFER E., 1958, Die Pflanzenwelt Spaniens, II, Eurosibirische Phanerogamen-Gesellschaften Spaniens. *Veröff. Geobot. Inst Rübel in Zürich*, **32**, 328 p.
- VANDEN BERGEN C., 1953. Contribution à l'étude des groupements végétaux notés dans la vallée de l'Ourthe en amont de Laroche-en-Ardenne. *Bull. de la Soc. royale de Botanique de Belgique*, **85** : 195-277.
- VANDEN BERGEN C., 1968. Les forêts de la Haute Soule (Basse Pyrénées). *Bull. de la Soc. royale de Botanique de Belgique*, **102** : 107-132.
- VUILLEMENOT M., 2004. *Les forêts de pente des collines bisontines : cartographie, identification des enjeux de conservation et proposition d'un réseau écologique*. Mémoire de stage de maîtrise, IUP génie des Territoires et de l'Environnement, Université de Franche-Comté / Direction régionale de l'environnement de Franche-Comté, 38 p. + tableaux + annexes cartographiques.
- VUILLEMENOT M., 2009. *Typologie et inventaire quantitatif des groupements végétaux du plateau de Nozeroy (39) : Amélioration de la connaissance et évaluation des habitats de Franche-Comté*. Conservatoire botanique national de Franche-Comté / DIREN de Franche-Comté, Conseil général du Jura, 270p. + annexes, 3 cartes.
- WEBER H. E. MORAVEC J. & THEURILLAT, J.-P., 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. *Journal of Vegetation Science*, **11** : 739-768.
- WILLNER W., 2002. Syntaxonomische Revision der südmitteleuropäischen Buchenwälder. *Phytocoenologia*, **32** (3) : 337-453.
- WILLNER W., 2006. The association concept revisited. *Phytocoenologia*, **36** (1) : 67-76.