

Discussions

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **24 (2011)**

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

CINQUIÈME PARTIE

7. Discussions*7.1 Discussion à propos des espèces***7.1.1 L'apport des relevés épiphytes (relevés E) à la problématique de la distinction entre lichens épiphytes et terricoles**

Pour 36 espèces, des données complémentaires provenant de l'inventaire des lichens épiphytes de Suisse ont été ajoutées aux données sur les lichens terricoles. Dans une bonne partie des cas, ces données n'apportent rien, soit qu'elles sont très peu nombreuses, soit qu'elles apparaissent ici et là sans que l'on puisse en déduire quoique ce soit. C'est le cas pour *Cetraria islandica*, *Cladonia bellidiflora*, *C. carneola*, *C. cornuta*, *C. deformis*, *C. macilenta*, *C. pleurota*, *C. pocillum*, *C. rangiformis*, *Diploschistes muscorum*, *Leprocaulon microscopicum*, *Leptogium subtile*, *Massalongia carnosa*, *Peltigera aphthosa*, *P. didactyla*, *P. rufescens* et *Veizdaea retigera*.

Pour d'autre, il est possible de comparer les zones où l'espèce apparaît en tant qu'épiphyte par rapport à celle où elle est terricole. Il en ressort que ces espèces sont plutôt épiphytes au nord des Alpes, dans le Jura ou même sur le Plateau et plutôt terricoles dans les Alpes centrales (figure 188). C'est le cas de *Cladonia chlorophaea*, *C. furcata* ssp. *furcata*, *C. pyxidata*, *Collema auriforme*, *Leptogium gelatinosum*, *L. intermedium*, *L. lichenoides*, *Peltigera canina*, *P. degenii*, *P. elisabethae*, *P. horizontalis*, *P. leucophlebia*, *P. membranacea*, *P. neckeri*, *P. polydactylon*, *P. praetextata* et *Trapeliopsis gelatinosa*. Ces espèces apparaissent sur les mousses des rochers ou du pied des arbres. Qu'elles soient plutôt épiphytes au nord des Alpes et plutôt terricoles dans les Alpes centrales laisserait entendre que des espèces puissent passer d'un substrat à une autre suivant le climat. Un climat humide et doux, comme celui du nord des Alpes, est particulièrement favorable pour une végétation herbacée et des forêts denses, et donc particulièrement peu pour les lichens terricoles. Les lichens muscicoles-terricoles se réfugierait alors sur la mousse du pied des arbres suffisamment éclairés. Cette forte humidité, régnant au nord des Alpes, est justement une des conditions au développement de mousses le long des troncs. À l'inverse, le climat continental des Alpes centrales, avec moins de précipitations et moins d'humidité atmosphérique serait moins favorable au développement de mousses sur les troncs et donc de lichens muscicoles épiphytes, tout en rendant les habitats terricoles plus accueillants, en raison du couvert végétal plus lâche. Il serait intéressant de pousser plus loin l'étude, en intégrant les données de l'inventaire des épiphytes, en se demandant s'il existe

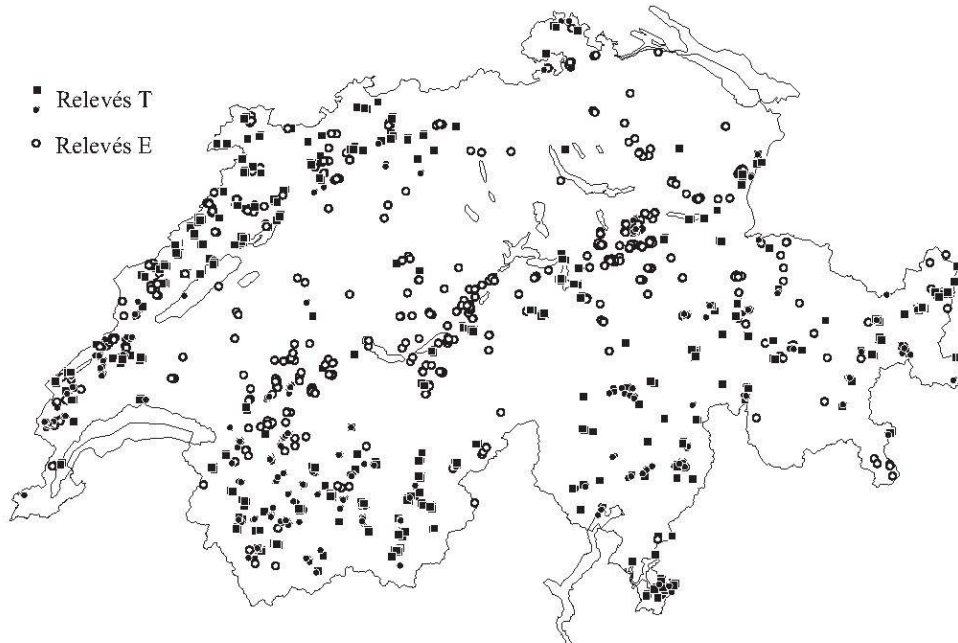


Figure 188. Carte cumulée des espèces à répartition terricole, principalement dans le Jura, les Alpes centrales et le sud des Alpes, et à répartition épiphyte, un peu dans le Jura, sur le Plateau et principalement dans le nord des Alpes. Il s'agit des espèces suivantes : *Cladonia chlorophaea*, *C. furcata* ssp. *furcata*, *C. pyxidata*, *Collema auriforme*, *Leptogium gelatinosum*, *L. intermedium*, *L. lichenoides*, *Peltigera canina*, *P. degenii*, *P. elisabethae*, *P. horizontalis*, *P. leucophlebia*, *P. membranacea*, *P. neckeri*, *P. polydactylon*, *P. praetextata* et *Trapeliopsis gelatinosa*.

un climat vraiment plus favorable aux épiphytes, ou à un type d'épiphytes. Cette question aborde directement le problème de la distinction écologique classique entre lichens épiphytes, terricoles et saxicoles. Or, cette distinction pose certains problèmes de délimitation, comme mentionné au § 1.3. Que ces catégories ne soient pas déterminées génétiquement, comme c'est souvent sous-entendu, mais liées au climat ou au microclimat, donnerait une vision tout autre des lichens et de leur biologie, une vision moins prédéterminée, plus souple vis-à-vis d'une adaptabilité écologique.

7.1.2 L'apport des relevés H pour comprendre la régression des lichens terricoles

Les résultats obtenus par cet inventaire donnent une image valable pour la période 1995-2000. C'est un état à un moment donné. L'intérêt des relevés H est de mettre en perspective ces résultats par des données antérieures. Dans certains cas, les données historiques coïncident avec les données actuelles, confirmant la répartition de l'espèce en Suisse et la stabilité de l'aire de répartition. C'est le cas d'*Acarospora schleicheri* et de *Gyalidea asteriscus* qui sont restées très rares et limitées au Valais central, de *Cladonia sulphurina*, de *Peltigera lepidophora* et de *Peltigera malacea*, dont la répartition dans la

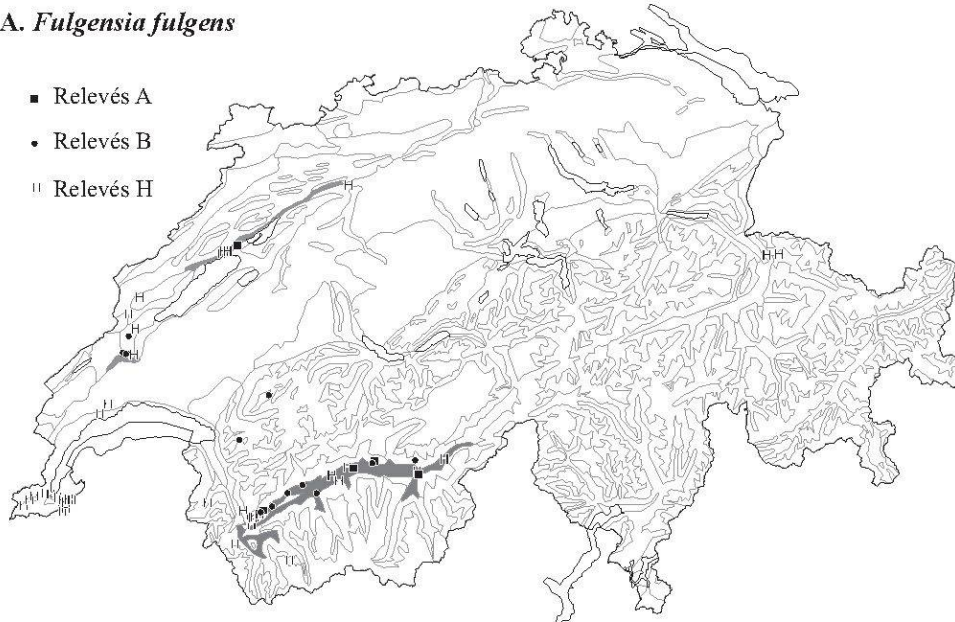
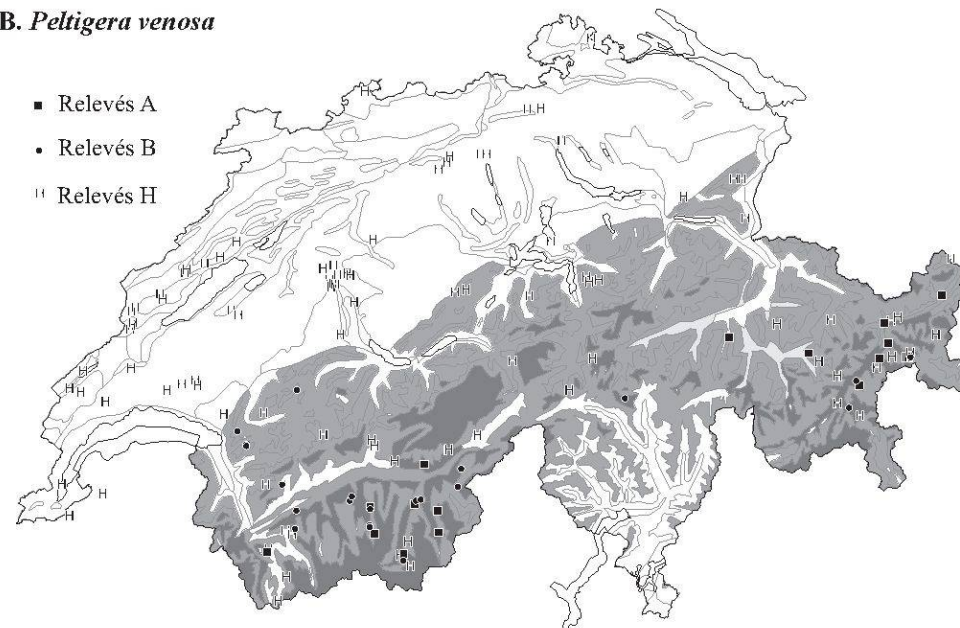
A. *Fulgensia fulgens***B. *Peltigera venosa***

Figure 189. Régression des lichens terricoles de Suisse, deux exemples : A. Carte de répartition de *Fulgensia fulgens*. Les données actuelles donnent l'idée que cette espèce est liée aux affleurements calcaires xérophiles du Valais central et du pied du Jura. Les données d'herbiers montrent combien elle était également présente en dehors des affleurements au sud du Plateau.

B. Carte de répartition de *Peltigera venosa*. Les données récentes peuvent laisser croire que cette espèce est typiquement alpine, liée à l'étage subalpin. Les données des herbiers apportent un éclairage très différent. Cette espèce était présente dans quasiment toute la Suisse et a régressé au point de ne plus exister aujourd'hui que dans les Alpes ! Ce sont deux exemples particulièrement frappants de ce que peuvent apporter les données d'herbiers pour comprendre l'évolution de la répartition d'une espèce.

totalité des Alpes a été confirmée, et de *Collema coccophorum* et *C. limosum* qui sont restés rares et répartis sur le Plateau.

Dans d'autre cas, les données historiques signalent un changement de l'aire de répartition, soit que l'espèce a été trouvée dans des régions où elle n'avait jamais été signalée, ce qui est particulièrement le cas pour *Toninia physaroides*, soit qu'elle n'a plus été retrouvée dans des régions où elle était signalée autrefois. Ce sont ces régressions qu'il est particulièrement important de rechercher et de communiquer dans le cadre des listes rouges et de la protection des espèces. De telles régressions sont mises en évidence par les relevés H pour *Cladonia cariosa*, *C. cervicornis*, *C. foliacea*, *Fulgensia fulgens* (figure 189 A), *Heppia adglutinata*, *Moelleropsis nebulosa*, *Peltigera venosa*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera* et *Toninia sedifolia*. Les relevés H n'ont pas été faits pour toutes les espèces, mais pour 27 espèces choisies (voir § 1.5 et tableau 1). Les exemples relevés ici ne sont donc pas exhaustifs, mais ils montrent deux tendances. Il y a, d'une part, une régression très nette des espèces calcicoles thermophiles, qui étaient autrefois présentes dans tout le sud du Plateau et qui n'existent aujourd'hui plus qu'en Valais central et au pied du Jura. Il y a d'autre part des espèces liées aux sols nus plutôt acides. Elles aussi étaient autrefois abondantes sur le Plateau, et particulièrement au nord du Plateau. Elles n'existent plus aujourd'hui que dans les Alpes. L'étude des lichens terricoles confirme ce qui a été montré déjà maintes fois : la trop forte exploitation du Plateau par l'homme a fait disparaître un grand nombre de milieux et d'espèces. Mais cela donne également une tout autre vision des lichens terricoles de Suisse, qui paraissent liés aux substrats rocheux pour survivre à la concurrence des plantes à fleurs, et que l'on découvre abondants, autrefois, sur le Plateau où il n'y a pas d'affleurements rocheux ! Cela signifie qu'il y avait des structures, favorables aux lichens terricoles, qui ont complètement disparu du Plateau, à cause de l'homme. Cela modifie aussi la compréhension d'espèces comme *Peltigera venosa* (figure 189 B) et *Heppia adglutinata*, que l'on pourrait croire uniquement alpines, au vu des données actuelles, mais qui paraissent bien moins limitées écologiquement, si l'on connaît leur répartition passée.

7.2 Discussion à propos des milieux

7.2.1 Milieux et lichens

On peut diviser les milieux en quatre ou cinq catégories, suivant l'importance qu'ils ont pour les lichens terricoles de Suisse. Il y a les milieux qui n'accueillent pas de lichens terricoles. Ce sont les milieux marécageux, souterrains et cultivés. Dans les premiers, la périodicité des inondations et le manque de structures à l'abri de la concurrence des plantes à fleurs empêche la croissance de lichens

terricoles ; dans les seconds, il manque de lumière et, dans les derniers, ce sont les structures à l'abri des perturbations mécaniques qui font défaut. Ces milieux nous renseignent donc déjà beaucoup sur les éléments qui seront nécessaires aux autres milieux pour accueillir des lichens terricoles.

Certains milieux n'accueillent pas à proprement parler de lichens en raison de l'influence humaine, mais peuvent comporter quelques structures artificielles qui, elles, ont des lichens terricoles. Ce sont les champs de fauches et les pâturages, par exemple. Les lichens ne peuvent croître parmi la végétation, ne supportant ni la concurrence des plantes à fleurs, ni le passage annuel des machines agricoles ou du bétail. Ils existent, par contre, sur les murs de pierres sèches, les tas de cailloux extraits des champs, les murs de soutènement, les talus de routes ou les bords de chemins. Toutes ces structures sont assez éclairées, à l'abri des perturbations mécaniques et de la concurrence des plantes à fleurs. Les espèces qui s'y trouvent ne sont pas liées aux milieux, parfois aux structures, mais surtout à la nature du substrat et à l'altitude.

Certains milieux naturels ne sont pas très accueillants pour les lichens terricoles, soit qu'ils sont trop instables comme les éboulis, soit qu'ils sont trop ombragés comme les forêts de hêtre, soit que la végétation herbacée ou arbustive est trop dense pour laisser de la place aux lichens terricoles. Mais tous ces milieux sont susceptibles d'accueillir des lichens à la faveur d'une structure adéquate. Un gros bloc immobile au milieu d'un éboulis leur fournira la stabilité nécessaire, un chemin traversant la forêt laissera passer la lumière nécessaire, des rochers éboulés ou des affleurements rocheux permettront aux lichens de se mettre à l'abri de la compétition des herbacées de la prairie. Là non plus les espèces ne sont pas liées aux milieux, mais un nouveau gradient apparaît, celui de la lumière. Les espèces changent suivant la nature du substrat, l'altitude et la luminosité. En gros, il y a les espèces héliophiles et les espèces tolérant une certaine ombre.

Les forêts claires doivent au climat d'être assez favorables aux lichens. Par l'effet de la sécheresse ou du froid, le couvert forestier est moins dense, et donc davantage de lumière arrive jusqu'au sol. La présence des conifères, à la frondaison moins opaque à la lumière, y contribue aussi. Mais le même climat influence également la densité du couvert herbacé. De sorte que les lichens y trouvent des structures, telles que rochers moussus, talus, sols moussus ou terre nue, qui sont suffisamment éclairées et relativement à l'abri de la concurrence des plantes à fleurs. Pourtant, rares sont les lichens qui sont strictement liés à ces milieux. Certes, il y a quelques espèces liées aux forêts subalpines. Mais la plupart viennent des milieux alentours et ne trouvent dans ces forêts qu'un habitat secondaire.

Enfin, il y a des milieux dans lesquels les lichens occupent une place importante, si ce n'est prépondérante, c'est-à-dire que les lichens y sont en permanence et participent par leur présence à la définition et la caractérisation

de ces milieux. Il s'agit de milieux peu perturbés, bien éclairés, où la sécheresse ou le froid ont réduit la concurrence des plantes à fleurs au point que les lichens puissent se développer parmi le couvert végétal. Il s'agit des pelouses sèches et steppiques, d'une part, et des landes et crêtes ventées des Alpes, d'autre part. Dans les deux cas, il existe des espèces de lichens terricoles inféodées à ces milieux et qui participent à leur caractérisation. Certaines espèces sont indifférentes au substrat, mais d'autres sont liées soit au calcaire, soit à la silice.

7.2.2 Les lichens terricoles sont-ils liés aux milieux ?

Les milieux naturels de Suisse ont été définis selon leur végétation vasculaire caractéristique, et, plus précisément, par les unités correspondant aux alliances phytosociologiques (DELARZE *et al.* 1998). A priori, il était permis de penser que les lichens terricoles formeraient peut-être eux aussi des groupements, qui puissent être mis en relation, voire en inclusion, avec les alliances définies par les phanérogames. Qu'en est-il ?

Dans son article de synthèse sur le développement de l'étude des communautés lichéniques, NIMIS (1991) souligne d'abord que les lichens terricoles n'ont fait l'objet que d'études locales, et qu'il n'existe aucune monographie concernant un territoire d'une certaine ampleur, sauf pour les régions arctiques et boréales. Ensuite, il pointe du doigt le fait que les lichens terricoles forment rarement des groupements purement lichéniques, mais qu'ils se mêlent la plupart du temps aux mousses, algues et plantes à fleurs. Ce problème a donné lieu à de nombreux débats, concernant également les autres lichens, pour savoir s'il fallait considérer la phytocénose comme un tout ou la subdiviser en strates traitées séparément (synusies). Plus que les questions théoriques, ce sont surtout des problèmes pratiques d'échantillonnage qui se posent. Finalement, Nimis conclut qu'il faut adapter la méthode au but du travail.

Le but de ce travail est de décrire les lichens terricoles de Suisse et la place qu'ils occupent parmi le reste de la végétation. Il ne s'agit pas de faire de la phytosociologie, mais de réfléchir à la position que les lichens terricoles pourraient occuper vis-à-vis de la description des milieux par la phytosociologie des phanérogames. D'après les descriptions des milieux et de leurs espèces de lichens caractéristiques (voir les fiches des milieux), il y a effectivement des cas où les lichens terricoles forment des groupements qui sont liés aux milieux décrits par les phanérogames. C'est le cas des pelouses xérophiles et des crêtes ventées. Les groupements lichéniques y sont connus et ont fait l'objet d'études phytosociologiques. KLEMENT (1955) et DREHWALD (1993), qui fournissent les rares synthèses existantes, signalent trois associations de lichens terricoles xérophiles sur sol calcaire, le *Toninio-Psoretum decipientis* Stodiek 1937, le *Cladonietum symphycaepae* Doppelbauer in Klement 1955, et le *Parmelietum hypoclystae* Klement 1930, ainsi qu'une association liée aux crêtes ventées sur sol acide, le *Thamnolietum vemicularis* Gams 1927.

Mais ces cas, où groupements lichéniques et phanérogamiques correspondent, sont plutôt rares. On peut d'abord remarquer que le *Thamnolietum* est relié à l'*Elynion*, ensuite que le *Toninio-Psoretum decipientis* et le *Cladonietum symphy carpae* se trouvent ensemble dans les mêmes milieux, formant deux stades successifs de colonisation (cf. description milieux 4.1.1 et 4.2.2). Il n'y a pas d'adéquation parfaite qui lierait chaque groupement lichénique terricole à une seule alliance de phanérogames, et vice-versa. On constate qu'il peut exister des correspondances, des liens partiels, le partage d'un même macro-habitat, mais que, la plupart du temps, les lichens n'occupent pas la même « échelle » que les phanérogames. Le *Cladonietum cenoteae* Frey 1927, par exemple, est décrit comme l'association des lichens fruticuleux sur sol acide ombragé, c'est dire qu'il est lié à toutes les forêts sur sol acide, mais seulement sur les micro-habitats de terre nue. Peut-on alors néanmoins décrire des associations de lichens terricoles, ce terme est-il toujours adéquat ?

Le problème se pose avec les espèces solitaires, qui apparaissent seules sur un micro-habitat. Peuvent-elles former un groupe, une « association » à elle toute seule ? En principe pas, la phytosociologie traitant d'espèces trouvées ensemble dans un habitat homogène. Or, on trouve fréquemment des individus uniques de lichens terricoles, sur des rochers calcaires moussus, par exemple, ou parmi les pavés, qui appartiennent toujours aux trois ou quatre mêmes espèces et qui semblent appartenir à un même groupe écologique.

Si le terme d'association ne semble pas adéquat, celui de synusie convient mieux. La définition d'une synusie est, selon GILLET *et al.* (1991):

« un ensemble, connexe ou fragmenté spatialement, d'écodèmes* dont les organismes sont suffisamment proches par leur espace vital, leur comportement écologique (sensibilité/tolérance aux contraintes et dissymétries du milieu, mode d'exploitation des ressources) et leur périodicité pour partager à un moment donné un même milieu isotrope à l'intérieur d'une biogéocénose ».

* Un écodème est l'ensemble des organismes d'une même espèce, parvenus à un même stade ontogénétique, et partageant à un moment donné un même milieu.

Cette définition permet d'intégrer des ensembles spatialement fragmentés, ce qui lève l'obstacle des individus solitaires, puisqu'ils sont alors reliés à tous les autres individus occupant le même milieu isotrope, en l'occurrence le même micro-habitat. On peut donc considérer a priori que les lichens terricoles forment des synusies.

Il y a ensuite deux aspects différents : 1° l'individualisation et la description de groupe (l'équivalent du *grouping* en taxonomie) et 2° l'attribution d'une place et d'un nom suivant une nomenclature (l'équivalent du *ranking*). D'après ce qui vient d'être dit, il est envisagé que les lichens terricoles puissent former des groupements à l'intérieur des milieux décrits par les alliances phytosociologiques des phanérogames. Ces groupements correspondent à la définition de la synusie

(GILLET *et al.* 1991), mais il n'existe pour l'instant aucune référence qui ait utilisé la nomenclature synusiale pour les lichens terricoles de Suisse. Les associations décrites le sont suivant la nomenclature de la phytosociologie de Braun-Blanquet. Le but de ce travail n'est pas de statuer sur la nomenclature à utiliser, mais de décrire les groupements de lichens terricoles présents en Suisse, laissant le soin aux suivants de trouver les noms les plus adéquats.

Il est maintenant clair que les lichens ne sont pas distribués aléatoirement, qu'ils sont influencés par les mêmes paramètres écologiques qui caractérisent les milieux, tels l'acidité du sol, la température, l'ensoleillement, la quantité de précipitation, etc. Mais, à cause de la compétition des phanérogames, les lichens terricoles sont repoussés vers des micro-habitats qui n'ont plus qu'un lien écologique indirect avec le macro-habitat où ils se trouvent. S'il y correspond des « micro-associations », alors il ne faut plus parler de phytocénoses, mais de synusies. Dans les milieux, où la faible concurrence permet aux lichens de se développer à égalité avec les phanérogames (cf. descriptions des milieux 4.1.1, 4.2.2, 4.2.1.1, 4.3.4 et 5.4.6 entre autres), les lichens terricoles forment un groupement, décrit comme alliance, dont l'écologie coïncide avec l'alliance phytosociologique des phanérogames, décrivant le milieu occupé. Il y a, par exemple coïncidence entre le *Loiseleurio-Vaccinion* et le *Cetrarion nivalis*, à tel point que phanérogames et lichens sont la base commune de la description d'associations comme le *Cetrario-Loiseleurietum* (DELARZE *et al.* 1998). Il arrive aussi que les lichens terricoles forment plusieurs stades successifs de colonisation, décrits comme autant d'associations de la même alliance.

Le but de cet inventaire n'était pas de faire de la phytosociologie, les relevés ne permettent pas d'en faire a posteriori, mais, pour répondre à la question de départ, il semble que les lichens terricoles ne soient liés aux milieux, décrits par les alliances de phanérogames, que lorsque les conditions restreignent la compétition des phanérogames au point de ne plus concurrencer les lichens terricoles. En dehors de ces milieux, il faut considérer que les lichens terricoles sont repoussés vers des micro-habitats, où ils forment des synusies, qui ne sont pas forcément liées aux milieux.

7.2.3 L'apport du groupement informatisé (*clustering*)

Afin de tester ces considérations de groupements, liés ou non aux milieux, une analyse de groupement, dite de *clustering*, a été effectuée. Cette analyse permet de grouper les milieux selon la ressemblance des relevés d'espèces, c'est-à-dire suivant les espèces communes à deux milieux, et, vice-versa, de grouper les espèces suivant le nombre de milieux qu'elles ont en commun (cf. § 2.5). Le tableau obtenu a la forme d'une matrice diagonalisée au mieux, dont les éléments sont groupés et triés à l'intérieur des groupes suivant leur importance pour discriminer les groupes les uns des autres. Ce tableau figure dans VUST (2002a).

Le groupement des milieux fournit les ensembles suivant :

Un groupe (n° 2) de milieux ouverts, nettement calcaires, à sol superficiel et affleurements calcaires, subalpins et alpins ; il se compose des milieux suivants :

- 6.6.5 Pinède de montagne
- 6.4.2 Pinède subcontinentale basophile
- 5.4.3 Lande subalpine calcicole
- 3.4.1 Paroi de roche calcaire
- 3.3.1.2 Éboulis de roches calcaires d'altitude, roche dure
- 4.3.2 Pelouse calcaire sèche à laiche ferme
- 4.3.1 Pelouse calcaire sèche à séslerie
- 4.1.2 Végétation des dalles calcaires et lapiez de montagne
- 4.3.3 Pelouse calcaire fraîche
- 3.3.1.4 Éboulis de roches calcaires humide

Un groupe (n° 5) également alpin, de milieux plutôt siliceux, bien qu'on y retrouve les combes à neiges calcaires et les éboulis de calcschistes ; il se compose des milieux suivants :

- 4.4.2 Combe à neige acide
- 4.4.1 Combe à neige calcaire
- 3.3.1.3 Éboulis de roches calcaires d'altitude, calcschistes
- 5.3.8 Saulaie buissonnante subalpine
- 4.3.7 Pelouse acide de l'étage alpin supérieur
- 4.3.6 Pelouse rocheuse acide
- 3.2.2.1 Moraines avec végétation pionnière
- 4.3.5 Pâturage maigre acide
- 4.1.4 Végétation des dalles siliceuses de montagne

Un groupe (n° 3) de milieux subalpins et alpins, principalement réunis dans les zones les plus continentales des Alpes ; il se compose des milieux suivants :

- 5.4.5 Lande subalpine méso-hygrophile sur sol acide
- 5.4.4 Lande subalpine xérophile sur sol acide
- 3.3.2.2 Éboulis siliceux d'altitude
- 5.4.6 Lande alpine ventée
- 6.6.4 Mélézin
- 6.6.2 Pessière
- 6.6.3 Forêt de mélèze et d'arole
- 4.5.4 Pâturage gras subalpin et alpin
- 4.3.4 Gazon des crêtes ventées
- 6.4.3 Pinède continentale xérophile
- 3.4.1.3 Paroi calcaire ombragée avec végétation vasculaire

Un groupe (n° 4) de milieux ouverts acides, peu importants pour les lichens et qui partagent la présence de lichens ubiquistes ; il se compose des milieux suivants :

- 5.4.1 Lande subatlantique acidophile
- 2.2.2 Parvocariçaie acidophile
- 6.4.4 Pinède mésophile sur silice

Un groupe (n° 10) de milieux ouverts assez chauds et assez secs, de basse altitude, mais comportant surtout les ubiquistes ; il se compose des milieux suivants :

- 4.2.1.2 Pelouse mi-sèche continentale
- 4.2 Pelouses sèches thermophiles
- 7.2 Milieux rocheux anthropogènes
- 3.2.1.0 Alluvions sans végétations
- 4.0.2 Gazon artificiel de milieu construit

Un groupe (n° 1) de milieux ouverts xérothermiques, de basse altitude, qui réunit les milieux suivants :

- 4.2.2 Pelouse sèche médio-européenne
- 4.1.1 Végétation des dalles calcaires de basse altitude
- 6.3.4 Chênaie buissonnante
- 4.5.3 Pâturage de basse et moyenne altitude
- 4.5.2 Prairie de fauche de montagne
- 4.2.4 Pelouse mi-sèche médio-européenne
- 4.2.1.1 Pelouse steppique

Un groupe (n° 12) de milieux anthropogènes :

- 8.1.6 Vigne
- 7.1.2 Endroit piétiné sec
- 9.3.2 routes
- 9.2 bâtiments
- 9.4 Voie ferrée
- 8.2 Cultures de plantes herbacées
- 7.1.6 Rudérales pluriannuelles mésophiles

Un groupe (N° 15) de milieux ombragés, de plaine, principalement composé de forêts, mais avec les prairies de fauche de basse altitude et les parois de roche siliceuse ; il se compose des milieux suivants :

- 6.1.4 Frênaie humide
- 6.1.3 Aulnaie alluviale
- 5.3.2 Buissons xérothermophiles sur sol neutre ou alcalin
- 6.2.3 Hêtraie mésophile de basse altitude

- 4.5.1 Prairie de fauche de basse altitude
- 6.3.7 Châtaigneraie
- 5.3.1 Buissons thermophiles sur sol acide
- 3.4.2.2 Paroi de roche siliceuse avec végétation vasculaire

Un deuxième groupe (N° 14) de milieux ombragés, plutôt montagnards, principalement composé de hêtraies :

- 6.2.5 Hêtraie à sapin de l'étage montagnard
- 6.2.4 Hêtraie mésophile de l'étage montagnard inférieur
- 6.3 Autres forêts de feuillus
- 6.2.1 Hêtraie xérothermophile
- 6.2 Hêtraies

Le reste des groupes est moins important, composé de milieux comportant rarement des lichens terricoles et surtout des ubiquistes. Ils apportent peu à la réflexion et sont donc laissés de côté.

Le groupement des espèces fournit les ensembles suivant :

Un groupe (n° 5) d'espèces liées aux milieux alpins à rocailles calcaires (n° 2), aux milieux subalpins et alpins continentaux (n° 3) et aux milieux xérothermophiles (n° 1). Il représente peut-être le groupe des espèces calcicoles supportant les milieux les plus exposés. Il se compose de :

<i>Peltigera lepidophora</i>	<i>Toninia rosulata</i>
<i>Catapyrenium cinereum</i>	<i>Lecanora epibryon</i>
<i>Solorina bispora</i>	<i>Aspicilia verrucosa</i>

Un groupe (n° 4) d'espèces liées aux milieux alpins plutôt siliceux (n° 5) et aux milieux subalpins et alpins continentaux (n° 3). Ce sont des espèces de sols plutôt humiques, de milieux ou de structures ombragées ou longtemps enneigées. On peut également y relier les deux espèces du groupe n° 3. Il s'agit des espèces suivantes :

<i>Cladonia sulphurina</i>	<i>Dibaeis baeomyces</i>
<i>Cladonia bellidiflora</i>	<i>Cladonia ecmocyna</i>
<i>Caloplaca livida</i>	<i>Rinodina mniaraea</i>
<i>Lobaria linita</i>	<i>Cladonia cervicornis</i>
<i>Cladonia crispata</i>	<i>Bryonora castanea</i>
<i>Solorina crocea</i>	<i>Cladonia macrophylla</i>
<i>Placynthiella uliginosa</i>	<i>Arthrorhaphis citrinella</i>
<i>Cladonia carneola</i>	

Un groupe (n° 2) d'espèces liées aux milieux alpins siliceux (n° 5) et aux milieux subalpins et alpins continentaux (n° 3), mais également présents dans

les milieux alpins calcaires (n° 2) et les milieux xérothermophiles (n° 1). Il se compose des espèces alpines des milieux et structures exposées :

<i>Cetraria tubulosa</i>	<i>Cetraria cucullata</i>
<i>Alectoria ochroleuca</i>	<i>Psoroma hypnorum</i>
<i>Stereocaulon alpinum</i>	<i>Cetraria ericetorum</i>
<i>Lecidoma demissum</i>	<i>Cetraria aculeata</i>
<i>Thamnolia vermicularis</i>	<i>Cladonia borealis</i>
<i>Cetraria nivalis</i>	<i>Cladonia pleurota</i>
<i>Peltigera aphthosa</i>	<i>Cladonia macrophyllodes</i>
<i>Cladonia uncialis</i>	<i>Peltigera malacea</i>
<i>Cladonia phyllophora</i>	<i>Cladonia coccifera</i>
<i>Cladonia amaurocraea</i>	

Un groupe (n° 1) d'espèces ubiquistes, présentes dans quasiment tous les milieux, que l'on peut toutefois diviser en ubiquistes de plaine :

<i>Peltigera rufescens</i>	<i>Cladonia furcata</i> ssp. <i>furcata</i>
<i>Cladonia pyxidata</i>	

et ubiquistes d'altitude :

<i>Cladonia arbuscula</i>	<i>Cladonia rangiferina</i>
<i>Cetraria islandica</i>	<i>Cladonia macroceras</i>

Un groupe d'espèces (n° 6) lié aux milieux alpins rocheux calcaires (n° 2), aux milieux alpins continentaux (n° 3) et aux milieux xérothermophiles (n° 1). Ce sont des espèces calcicoles, mais ayant une large répartition altitudinale :

<i>Toninia sedifolia</i>	<i>Physconia muscigena</i>
<i>Cladonia symphy carpia</i>	<i>Collema tenax</i>
<i>Psora decipiens</i>	<i>Collema crispum</i>
<i>Solorina saccata</i>	<i>Romjularia lurida</i>
<i>Diploschistes muscorum</i>	<i>Endocarpon pusillum</i>
<i>Cladonia pocillum</i>	

Les deux groupes suivants (n° 15 et 16) peuvent être réunis, puisqu'ils sont tous les deux liés aux milieux xérothermiques uniquement. Ils se composent d'espèces clairement xérothermophiles et plutôt calcicoles. Ce sont :

<i>Cladonia polycarpoides</i>	<i>Cladonia foliacea</i>
<i>Cladonia ciliata</i>	<i>Squamarina cartilaginea</i>
<i>Cladonia rei</i>	<i>Cladonia rangiformis</i>
<i>Squamarina lentigera</i>	<i>Toninia taurica</i>
<i>Phaeophyscia constipata</i>	<i>Leptochidium albociliatum</i>
<i>Toninia physaroides</i>	<i>Heppia adglutinata</i>
<i>Cladonia furcata</i> ssp. <i>subrangiformis</i>	<i>Toninia albilabra</i>

Un groupe d'espèces (n° 9) lié aux milieux subalpins continentaux (n° 3), mais principalement aux éléments forestiers de ce groupe. Ce sont des espèces subalpines des milieux plutôt ombragés et à sol acide, que l'on retrouve également un peu dans les autres types de forêts. Il s'agit de :

<i>Protopannaria pezizoides</i>	<i>Cladonia macilenta</i>
<i>Peltigera venosa</i>	<i>Cladonia deformis</i>
<i>Peltigera leucophlebia</i>	<i>Trapeliopsis gelatinosa</i>
<i>Lecidea hypnorum</i>	<i>Cladonia caespiticia</i>
<i>Cladonia subulata</i>	

Le dernier groupe d'espèces (n° 7) est lié aux milieux alpins et subalpins continentaux (n° 3), aux milieux xérothermiques (n° 1) et aux hêtraies (n° 14). C'est en fait un groupe d'espèces calcicoles, muscicoles, de milieux ou structures moyennement ombragés. Il s'agit de :

<i>Peltigera polydactylon</i>	<i>Peltigera horizontalis</i>
<i>Peltigera canina</i>	<i>Peltigera neckeri</i>
<i>Caloplaca sinapisperma</i>	<i>Peltigera elisabethae</i>
<i>Leptogium gelatinosum</i>	<i>Peltigera didactyla</i>
<i>Cladonia chlorophaea</i>	<i>Leptogium lichenoides</i>
<i>Peltigera praetextata</i>	<i>Collema auriforme</i>

Le reste des espèces ne montre pas d'appartenance nette à l'un des groupes décrit. Il n'est pas exclu de relier, une à une, ces espèces au groupe avec lequel elles ont le plus d'affinité, mais, pour l'instant, elles sont laissées de côté.

7.2.4 Hypothèse sur la phytosociologie des lichens terricoles de Suisse

Sur la base des considérations théoriques, des analyses de groupements et des synthèses de KLEMENT (1955) et DREHWALD (1993), il est possible d'avancer une synthèse hypothétique des groupements de lichens terricoles probablement présents en Suisse. Cette hypothèse est énoncée comme état des connaissances et pour servir de base de travail à de futures études réellement phytosociologiques. C'est une discussion entre les données de la littérature, les résultats des analyses et l'expérience de l'auteur. Le tout est arrangé suivant l'arborescence adoptée par DREHWALD (1993). KLEMENT (1955) considère une seule classe, qui réunit tous les groupements de lichens terricoles, appelée l'*Epigaeetea lichenosa*. Les espèces citées comme caractéristiques sont :

<i>Cetraria aculeata</i> (= <i>Cornicularia a.</i>)	<i>Cetraria ericetorum</i> (= <i>C. tenuifolia</i>)
<i>Cetraria muricata</i> (= <i>Cornicularia stuppea</i>)	<i>Cetraria islandica</i>
<i>Cladonia pyxidata</i>	<i>Peltigera rufescens</i>
<i>Peltigera aphthosa</i>	<i>Peltigera malacea</i>
<i>Peltigera canina</i>	

En Suisse, certaines espèces sont quasiment ubiquistes. Elles sont rassemblées dans le groupe n° 1 obtenu par *clustering*, qui possède certaines espèces en commun avec la description de Klement (ces espèces figurent en gras ci-dessus). Il s'y ajoute les espèces suivantes :

<i>Cladonia arbuscula</i>	<i>Cladonia furcata</i>
<i>Cladonia macroceras</i>	<i>Cladonia rangiferina</i>
<i>Leptogium lichenoides</i>	

DREHWALD (1993) considère deux classes distinctes suivant la nature du sol : la classe des cryptogames terricoles sur sols calcaires, le *Psoretea decipientis*, et la classe des cryptogames terricoles sur sols acides, le *Ceratodon-Polytrichetea piliferi*. Choissant de suivre DREHWALD (1993), il s'ensuit la classification suivante :

1. *Psoretea decipientis* Mattick ex Follmann 1974 emend. Drehwald 1993.
Classe des cryptogames sur sols calcaires ou basiques.

Cette classe se divise, selon DREHWALD (1993), en deux ordres, l'un pour les mousses, le *Barbuletalia unguiculae*, et l'autre pour les lichens, le *Psoretalia decipientis*.

1.1 *Psoretalia decipientis* Mattick ex Follmann 1974.
Ordre des lichens terricoles calcicoles.

DREHWALD (1993) cite comme espèces caractéristiques :

<i>Toninia sedifolia</i>	<i>Squamarina cartilaginea</i>
<i>Psora lurida</i>	<i>Squamarina lentigera</i>
<i>Psora decipiens</i>	<i>Catapyrenium squamulosum</i>

Deux groupes peuvent ensuite être distingués suivant leur affinité à la continentalité (KLEMENT 1955). Un premier groupe occupe les zones sèches de régions subocéaniques, de plaine ou de montagne, et correspond à l'alliance du *Toninion caeruleonigricantis* Hadac 1948. Un deuxième groupe, beaucoup plus continental, occupe les steppes du Valais central et s'apparente à l'alliance du *Diploschistion terrestris* Klement 1930.

1.1.1 *Toninion caeruleonigricantis* Hadac 1948.

Alliance des lichens terricoles calcicoles xérophiles subocéaniques.

Cette alliance rassemble les associations de lichens, sur sol calcaire, bien éclairé et sec, de plaine jusqu'en altitude. KLEMENT (1955) donne comme caractéristiques, entre autres :

<i>Psora decipiens</i>	<i>Toninia sedifolia</i> (= <i>T. caeruleonigricans</i>)
<i>Psora lurida</i>	

Le groupe n° 6 rassemble des espèces se rencontrant à la fois à proximité des affleurements calcaires chauds de basse altitude et dans les Alpes en haute altitude, dans les pelouses exposées et les crêtes ventées. Elles pourraient s'apparenter aux espèces caractéristiques de cette alliance. Ce sont, en plus des espèces déjà citées :

<i>Cladonia symphycarpia</i>	<i>Diploschistes muscorum</i>
<i>Cladonia pocillum</i>	<i>Physconia muscigena</i>

1.1.1.1 *Toninio-Psoretum decipientis* Stodiek 1937

Association des lichens terricoles calcicoles xérothermophiles sur sol superficiel

Citée en Suisse par ZSCHACKE (1925), FREY (1923) et GAMS (1927). C'est le premier stade pionnier des affleurements calcaires de plaine, le stade le plus sec, se développant sur les sols les plus superficiels. Il s'y trouve surtout des lichens crustacés (DREHWALD 1993; KLEMENT 1955). Les espèces caractéristiques citées sont, entre autres :

<i>Squamarina cartilaginea</i> (= <i>Placodium crassum</i>)	<i>Fulgensia fulgens</i>
<i>Squamarina lentigera</i> (= <i>Placodium lentigerum</i>)	<i>Endocarpon pusillum</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	

Les affleurements calcaires du pied sud du Jura offrent tout à fait les conditions nécessaires à cette association. Mais nombre d'espèces se rencontrent aussi en Valais central. Les espèces crustacées les moins continentales des groupes n° 15 et 16 pourraient y être reliées. Ce sont :

<i>Fulgensia fulgens</i>	<i>Toninia taurica</i>
<i>Squamarina lentigera</i>	<i>Toninia physaroides</i>

1.1.1.2. *Cladonietum symphycarpae* Doppelbauer in Klement 1955

Association des lichens terricoles calcicoles xérothermophiles sur sol peu épais.

Cette association n'a étrangement jamais été citée en Suisse, probablement parce que personne n'a encore étudié la phytosociologie des lichens des dalles calcaires du pied du Jura. Évoluant de la précédente, cette association se développe sur un sol un peu plus épais, donc un peu moins rapidement sec. Quelques espèces de plantes à fleurs s'y trouvent en plus des mousses et des lichens (DREHWALD 1993). Après une transition où se mélangent lichens crustacés, foliacés et fruticuleux, l'association s'appauvrit en crustacés à mesure que les plantes herbacées se développent, pour finir par ne plus contenir que des lichens fruticuleux. Les espèces caractéristiques citées sont :

<i>Cladonia symphycarpia</i>	<i>Cladonia foliacea</i> (= <i>C. convoluta</i>)
------------------------------	---

Les espèces fruticuleuses des groupes 15 et 16 pourraient être reliées à cette association, ce sont :

Cladonia ciliata
Cladonia foliacea

Cladonia furcata ssp. *subrangiformis*
Cladonia rangiformis

1.1.1.3. Non décrite

« Association » des lichens terricoles calcicoles xérophiles des bords de chemins et des interstices de pavés.

Exclusivement anthropogène, cette « association », non encore décrite, occupe les zones de terres nues, pas trop perturbées, des bords de chemins, des cimetières et les interstices de pavés. Les stations se répartissent à l'étage collinéen uniquement. Ces espèces pourraient être intégrées aux *Polygonion avicularis* et *Saginion procumbentis* (cf. description de ces alliances, fiches milieux 7.1.2 et 7.2.2); ce sont :

Collema crispum
Collema coccophorum

Collema limosum
Collema tenax

1.1.1.4. Non décrite

Synusies des lichens terricoles calcicoles de moyenne montagne.

À l'étage montagnard, un groupe d'espèces est lié aux micro-habitats calcaires. Ce sont des affleurements rocheux, des blocs éboulés, des murs de pierres sèches ou de soutènements. On pourrait parfois croire à une version appauvrie des associations collinéennes, mais nombre d'espèces montagnardes ne se trouvent jamais en plaine. Plusieurs synusies pourraient peut-être s'y distinguer suivant leurs affinités pour l'ombre ou la lumière. Les espèces sont en grande partie celles du groupe n° 7. Les espèces plutôt xérophiles sont à gauche, les espèces plutôt sciaphiles, à droite :

Diploschistes muscorum
Caloplaca cerina
Cladonia rei
Romularia lurida
Leptochidium albociliatum
Peltigera canina
Peltigera elisabethae
Peltigera ponojensis
Peltigera degenii
Peltigera neckeri
Toninia alutacea

Collema auriforme
Lecidea hypnorum
Leptogium gelatinosum
Peltigera horizontalis
Peltigera leucophlebia
Peltigera membranacea
Peltigera polydactylon
Peltigera praetextata
Solorina saccata
Toninia candida

1.1.1.5 *Fulgensietum alpinum* Poelt 1951

Association des lichens terricoles calcicoles des étages alpin et nival

Cette association remplace le *Cladonietum symphycaepae* à partir de 2300 m (FREY 1952). Elle a été citée pour la Suisse par ZSCHACKE (1925), FREY (1923)

et GAMS (1927). La seule espèce caractéristique selon KLEMENT (1955) et retrouvée dans cet inventaire est: *Fulgensia bracteata*

Les espèces du groupe n° 5 et du groupe n° 8 pourraient y être reliées, mais certainement avec d'autres espèces encore :

<i>Aspicilia verrucosa</i>	<i>Peltigera lepidophora</i>
<i>Catapyrenium cinereum</i>	<i>Peltigera monticola</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	<i>Solorina bispora</i>
<i>Lecanora epibryon</i>	<i>Solorina spongiosa</i>
<i>Leptogium imbricatum</i>	<i>Toninia rosulata</i>

1.1.1.6 Non décrite

« Association » des lichens terricoles des crêtes ventées sur calcaire.

Les espèces suivantes semblent être assez strictement liées aux endroits les plus exposés des Alpes, mais de préférence sur calcaire. Ce sont :

<i>Cetraria tubulosa</i>	<i>Evernia perfragilis</i>
<i>Dactylina madreporiformis</i>	

1.1.1.7 Non décrite

Synusie des lichens terricoles calcicoles pionniers sur sol profond ou humide

Quelques espèces colonisent rapidement et de manière éphémère les sols profonds ou relativement humides. Ce sont :

<i>Peltigera didactyla</i>	<i>Thrombium epigaeum</i>
<i>Solorina spongiosa</i>	

1.1.2 *Diploschistion terrestris* Klement 1955

Alliance des lichens terricoles calcicoles xérophiles continentaux

KLEMENT (1955) décrit une alliance, le *Diploschistion terrestris*, composés de lichens foliacés neutrophiles des climats semi-arides d'Europe centrale. Il distingue deux associations, le *Parmelietum hypoclystae* Klement 1930 et le *Parmelietum vagantis* Keller 1938. Le second est nettement le plus continental, caractérisé par les espèces steppiques vagantes, c'est-à-dire emportée par le vent et roulant sur le sol. Ces espèces n'existent pas en Suisse. Les groupements les plus steppiques de Suisse seraient donc à relier au premier.

On peut rapprocher de cette alliance le *Fulgension* (Braun-Blanquet 1961), alliance décrite sur gypse à partir de phanérogames et de cryptogames. Les espèces de lichens citées sont *Acarospora nodulosa*, *Catapyrenium squamulosum*, *Diploschistes scruposus*, *Fulgensia fulgens*, *Psora decipiens*, *Squamarina lentigera*, *Toninia sedifolia*.

1.1.2.1. *Parmelietum hypoclystae* Klement. 1930

Association des lichens terricoles calcicoles continentaux substeppiques

En Suisse, un groupe d'espèces se trouve principalement, ou uniquement, en Valais central et semble caractéristique des conditions continentales substeppiques qui y règnent. Il pourrait correspondre à l'association *Parmelietum hypoclystae* Klement 1930, d'autant plus que cette association a été citée par GAMS (1927) dans son étude sur les Follatères. Les espèces caractéristiques citées par KLEMENT (1955) n'existent pas en Suisse.

Les espèces les plus continentales des groupes n° 15 et 16 pourraient y être reliées. Il s'agit des espèces suivantes :

<i>Acarospora schleicheri</i>	<i>Phaeophyscia constipata</i>
<i>Fulgensia subbracteata</i>	<i>Toninia squalida</i>
<i>Gyalidea asteriscus</i>	<i>Toninia albilabra</i>

2. *Ceratodon-Polytrichetea piliferi* Mohan 1978 emend. Drehwald 1993

Classe des cryptogames terricoles sur sols acides

Comme pour la classe précédente, deux ordres sont distingués, l'un pour les associations lichéniques, l'ordre des *Peltigeretalia*, et l'autre pour les associations muscinales, l'ordre des *Polytrichetalia piliferi*.

2.1 *Peltigeretalia* Klement 1950

Ordre des lichens terricoles sur sols acides

DREHWALD (1993) donne comme caractéristiques d'ordre :

<i>Pycnothelia papillaria</i>	<i>Cetraria ericetorum</i>
<i>Cetraria islandica</i>	<i>Peltigera malacea</i>

2.1.1 *Baeomycion rosei* Klement 1955

Alliance des lichens pionniers sur sols acides

KLEMENT (1955) donne comme caractéristiques d'alliance :

<i>Baeomyces rufus</i>	<i>Cladonia subulata</i> (= <i>C. cornutoradiata</i>)
<i>Dibaeis baeomyces</i> (= <i>Baeomyces roseus</i>)	

DREHWALD (1993) ajoute *Trapeliopsis granulosa*.

2.1.1.1 *Lecideetum limosae* Klement 1955

Association des lichens pionniers alpins sur sols très acides.

Citée en Suisse par FREY (1923) cette association, principalement constituée de lichens crustacés, débute la colonisation des sols acides et humiques des étages alpin et nival.

Ce groupe n'apparaît pas dans les analyses de *clustering*, mais on peut y relier,

d'après l'écologie, les espèces suivantes :

<i>Arthrorhaphis citrinella</i>	<i>Placynthiella oligotropha</i>
<i>Bryonora castanea</i>	<i>Placynthiella uliginosa</i>
<i>Buellia papillata</i>	<i>Pycnothelia papillaria</i>
<i>Dibaeis baeomyces</i>	<i>Trapeliopsis granulosa</i>
<i>Pertusaria geminipara</i>	

2.1.1.2 Non décrite

Synusie des lichens pionniers des sols acides ombragés de basse altitude.

Principalement représentée au sud des Alpes, elle occupe principalement les écorchements de sol verticaux. Les individus sont, de ce fait, très dispersés et rarement à plus de deux espèces ensemble. Elle se compose des espèces suivantes :

<i>Cladonia caespiticia</i>	<i>Baeomyces rufus</i>
<i>Cladonia macilenta</i>	<i>Dibaeis baeomyces</i>
<i>Cladonia chlorophaea</i>	<i>Lepraria</i> spp.

2.1.2 *Cladonion sylvaticae* Klement 1950

Alliance des lichens fruticuleux alpins sur sols acides exposés

Cette alliance se compose principalement des *Cladonia* alpins. DREHWALD (1993) donne comme caractéristique d'alliance, entre autres :

<i>Cladonia arbuscula</i>	<i>Cladonia furcata</i>
<i>Cladonia rangiferina</i>	<i>Cladonia pleurota</i>
<i>Cladonia uncialis</i>	<i>Cladonia phyllophora</i>

2.1.2.1 *Cladonietum alpestris* Frey 1927

Association des lichens fruticuleux sur sols acides des étages alpin et nival.

Citée pour la Suisse par FREY (1927) et GAMS (1927), cette association occupe les sols pauvres et acides des landes alpines et des situations exposées dans les Alpes. Elle est très répandue, d'une écologie assez large, très riche en espèces et très compétitive. Le groupe n° 2 correspond assez bien à sa description. KLEMENT (1955) donne comme caractéristiques de l'association :

<i>Cladonia amaurocraea</i>	<i>Cladonia cyanipes</i>
<i>Cladonia stellaris</i> (= <i>C. alpestris</i>)	<i>Cladonia ecmocyna</i>
<i>Cladonia bellidiflora</i>	<i>Cladonia macroceras</i> (= <i>C. elongata</i>)

comme caractéristiques de l'alliance, entre autres :

<i>Cladonia arbuscula</i> (= <i>C. sylvatica</i>)	<i>Cladonia coccifera</i>
<i>Cladonia rangiferina</i>	<i>Cladonia deformis</i>
<i>Cladonia uncialis</i>	<i>Cladonia crispata</i>

et comme caractéristique de l'ordre :

<i>Cetraria cucculata</i>	<i>Alectoria ochroleuca</i>
<i>Cetraria nivalis</i>	<i>Cladonia macrophyllodes</i>
<i>Cetraria ericetorum</i> (= <i>C. tenuifolia</i>)	<i>Peltigera aphthosa</i>
<i>Cetraria islandica</i>	<i>Peltigera malacea</i>
<i>Cetraria aculeata</i> (= <i>Cornicularia aculeata</i>)	

2.1.2.2 *Cladonietum cenoteae* Frey 1927

Association des lichens fruticuleux subalpins sur sols acides.

Décrite en Suisse par FREY (1927), cette association occupe les sols acides forestiers subalpins, les bases des troncs et les souches en décomposition. Il est intéressant de noter qu'une moitié des espèces citées comme caractéristiques n'ont pas été considérées comme principalement terricoles par SCHEIDEGGER & CLERC (2002). KLEMENT (1955) cite comme caractéristiques de l'association :

<i>Cladonia cenotea</i>	<i>Cladonia macilenta</i>
<i>Cladonia digitata</i>	<i>Cladonia polydactyla</i>
<i>Cladonia coniocraea</i>	<i>Cladonia carneola</i>
<i>Cladonia cornuta</i>	<i>Cladonia botrytes</i>
<i>Cladonia bacillaris</i>	

comme caractéristiques d'alliance :

<i>Cladonia chlorophaea</i>	<i>Cladonia squamosa</i>
<i>Cladonia fimbriata</i>	<i>Cladonia pleurota</i>
<i>Cladonia glauca</i>	<i>Cladonia furcata</i>
<i>Cladonia arbuscula</i> (= <i>C. sylvatica</i>)	<i>Cladonia deformis</i>

Le groupe n° 9 correspond relativement bien à la description de cette association, si ce n'est qu'il englobe de manière un peu plus large des espèces trouvées à l'étage subalpin sur sol acide, comme *Peltigera venosa*, *P. leucophlebia*, *Protopannaria pezizoides*, *Lecidea hypnorum* et *Trapeliopsis gelatinosa*.

2.1.3 *Solorinion croceae* Klement 1955

Alliance des lichens terricoles alpins sur sols acides abrités

Les espèces caractéristiques sont *Psoroma hypnorum* et *Solorina crocea*.

Les espèces des deux associations de cette alliance ne sont pas ressorties dans les analyses de *clustering*, probablement en raison du trop faible nombre d'espèces présentes et le fait qu'elles occupent des micro-habitats abrités, les reliant constamment avec les autres espèces du milieu. De fait, ces espèces apparaissent dispersées entre les groupes n° 4, 2 et 9.

2.1.3.1 *Psoretum demissae* Gams 1927

Association des lichens terricoles alpins sur sols acides

Citée pour la Suisse par FREY (1923 et 1927), cette association se développe sur les sols pauvres en calcaire. KLEMENT (1955) donne comme caractéristique de l'association :

Lecidoma demissum *Peltigera venosa*

Comme caractéristique de l'alliance :

Solorina crocea *Stereocaulon alpinum*
Psoroma hypnorum

2.1.3.2 *Stereocaulium alpini* Frey 1923

Association des lichens terricoles des combes à neiges

Citée en Suisse par FREY (1923) et GAMS (1927), cette association occupe les sols pauvres et humides des combes à neiges ou les sols sableux des moraines pauvres en calcaire. KLEMENT (1955) donne comme espèces caractéristiques de l'association :

Stereocaulon alpinum *Cladonia macrophyllodes*

et comme caractéristiques de l'alliance :

Solorina crocea *Psoroma hypnorum*

2.1.4 *Cetrarion nivalis* Klement 1955

Alliance des lichens fruticuleux sur sols acides des crêtes ventées alpines

2.1.4.1 *Thamnolietum vermicularis* Gams 1927

Association des lichens fruticuleux sur sols acides des crêtes ventées alpines

Citée en Suisse par FREY (1927) et GAMS (1927), cette association occupe les situations les plus exposées des Alpes, comme les croupes et les crêtes ventées, mais aussi les rochers particulièrement exposés. Les espèces typiques de cette association ne ressortent pas particulièrement dans l'analyse de *clustering*, mais dispersée au sein du groupe n° 2, qui réunit les espèces des milieux alpins exposés sur silice. Les espèces du *Thamnolietum vermicularis* en constituent un extrême écologique. Klement donne comme principales caractéristiques :

Alectoria ochroleuca *Thamnolia vermicularis*
Alectoria nigricans

et comme caractéristiques de l'alliance :

Cetraria cucullata *Cetraria nivalis*

KALB (1970) cite, dans son étude des communautés lichéniques de l'Ötztal, deux associations de lichens crustacés croissant, en haute altitude, sur les débris de végétaux et les mousses. La question qu'il se pose est de savoir s'il doit les intégrer dans les *Epibryetalia* ou les *Epigaeetalia*, autrement dit s'il

faut les relier aux lichens épiphytes (les mousses sont ici un substrat vivant) ou aux lichens terricoles. C'est exactement le problème évoqué au § 1.3.2. Il serait intéressant de connaître l'avis de Drehwald sur la question, lui qui a séparé les communautés de mousses de celles des lichens ! En tous les cas, même si ces associations n'ont pas encore été citées pour la Suisse, il est probable qu'elles se trouvent dans les Alpes, notamment grisonnes, où nombre d'espèces caractéristiques ont été trouvées. Il s'agit des associations suivantes :

X.X.1 *Lecanorion verrucosae* Kalb 1970

Alliance des lichens crustacés épiphytes des endroits exposés d'altitude

Les espèces caractéristiques de l'ordre sont :

Aspicilia verrucosa (= *Lecanora verrucosa*) *Ochrolechia upsaliensis*
Lecidea hypnorum (= *Lecidea atrofusca*)

X.X.1.1 *Caloplacetum tirolensis* Kalb 1970

Associations des lichens crustacés d'altitude sur plantes moribondes

Cette association se compose de lichens crustacés croissant sur les parties mortes des mousses ou des plantes en coussins des endroits exposés de haute altitude. Les espèces caractéristiques sont :

Caloplaca ammiospila (= *Caloplaca cinnamomea*) *Thelopsis melathelia*
Caloplaca cerina (= *Caloplaca stillicidiorum*) *Caloplaca tirolensis*
Lecidella wulfenii (= *Lecidea wulfeniana*)
Lecanora hagenii f. *saxifragae* (= *L. saxifragae*)

X.X.2 *Ochrolechion tartareae* Klement 1955

Alliance des lichens crustacés muscicoles de haute altitude

Les espèces caractéristiques de l'ordre sont :

Pertusaria geminipara (= *Ochrolechia geminipara*) *Rinodina mniarea*
Pertusaria glomerata.

X.X.2.1 *Caloplacetum nivalis* Kalb 1970

Association des lichens crustacés muscicoles des combes à neige

Cette association se développe dans les ouvertures du *Polytrichetum sexangularis*, dans les combes à neiges, sur sol peu acide ; elle se rapproche, par l'écologie, du *Lecideetum demissae*. Les espèces caractéristiques sont :

Caloplaca nivalis *Arthrorhaphis alpina*
Bryonora rhypariza (= *Lecanora rhypariza*) *Pannaria hookeri*

La figure 190 résume les positions respectives des communautés décrites.

7.2.5 Conclusion sur la sociologie des lichens et les paramètres qui la régissent

Il devient clair que le climat influence de manière prépondérante la répartition des lichens terricoles, et principalement l'altitude et les précipitations, d'après les groupements effectués. Mais la géologie, par la nature du substrat, intervient également en séparant les espèces calciphiles des calcifuges. Le substrat joue également un rôle, à plus petite échelle, séparant les lichens plutôt sciaphiles et muscicoles des lichens terricoles plutôt liés aux rocailles exposées. Enfin, sur un même substrat, peuvent se succéder plusieurs groupes d'espèces, suivant le stade de colonisation. Si l'on se réfère aux communautés lichéniques de Basse-

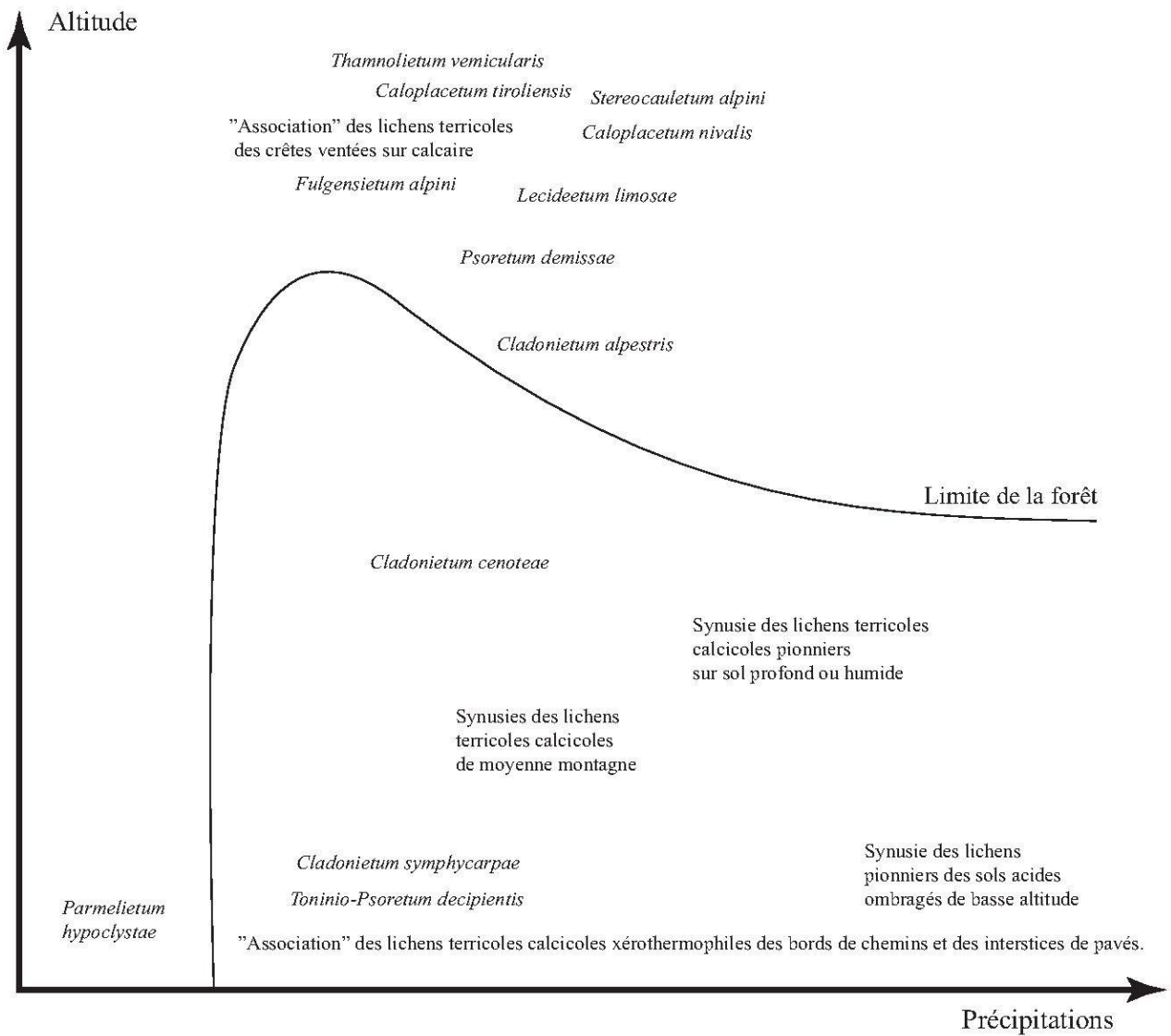


Figure 190. Synthèse des communautés de lichens terricoles signalées en Suisse ou y existant vraisemblablement, présentées selon l'altitude et les précipitations et vis-à-vis de la limite naturelle de la forêt.

Saxe (DREHWALD 1993), on s'aperçoit qu'il existe deux classes de cryptogames terricoles, le *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* et *Psoretea decipientis*, séparée par l'acidité du substrat, que les ordres séparent les groupements bryophytiques des groupements lichéniques, que les alliances correspondent aux milieux ou aux structures et que les associations peuvent séparer plusieurs stades successifs de colonisation. C'est dire que tous ces facteurs interviennent dans la répartition des lichens, à différentes échelles.

On peut considérer de la même manière les liens entre les espèces et les milieux. Certaines espèces sont indifférentes à l'altitude, aux milieux, aux structures, mais sont liées à une nature du substrat; elles pourraient être caractéristiques des classes phytosociologiques. D'autres espèces sont liées aux milieux, elles sont caractéristiques des alliances. Enfin, certaines sont restreintes à un stade précis de colonisation d'un milieu, ce seront des caractéristiques des associations.

7.3 Discussion à propos des paysages végétaux

7.3.1 L'alpha-diversité

Il vaut la peine de se demander où se trouvent les zones de Suisse les plus favorables ou les plus riches en espèces de lichens terricoles. La figure 191 montre la richesse en espèces, l'alpha-diversité (SPICHIGER *et al.* 2000) des différents paysages végétaux. Les chiffres qui sont à la base de cette carte sont énoncés dans le tableau 18. On peut remarquer un effet positif de la température, lorsque la richesse en espèces s'accroît du nord au sud du Jura ou dans les Alpes. La zone la plus riche est l'étage alpin (PV 30). La richesse en espèces s'accroît avec l'altitude jusqu'à ce niveau maximal, avant de redescendre quelque peu à l'étage nival. Dans les régions basses, l'influence de l'homme et le manque d'affleurements, dû à la profondeur du sol, ont des effets négatifs sur la diversité des espèces. C'est particulièrement visible sur le Plateau, au nord de la Suisse, le long du Rhin, et au sud du Tessin. Les paysages végétaux chauds et secs de plaine, surtout sur sol superficiel, sont plus riches en espèces que leurs voisins de même altitude, accueillant le cortège des espèces sud-tempérées. C'est le cas des paysages 15, du pied sud du Jura, et 21, du Valais central. Les vallées continentales sont également plus riches que les autres vallées des Alpes. C'est visible à la vallée du Rhône et à l'Engadine, en comparaison avec les vallées du nord des Alpes, du Haut-Rhin et du sud des Alpes.

7.3.2 La bêta-diversité

Après les espèces, il vaut la peine de s'intéresser aux milieux. Même s'il est clair que tous les milieux comportant des lichens ne leur sont pas favorables de manière identique, il peut être intéressant de se demander où sont, en Suisse, les endroits les plus riches en milieux accueillant des lichens terricoles. La carte de

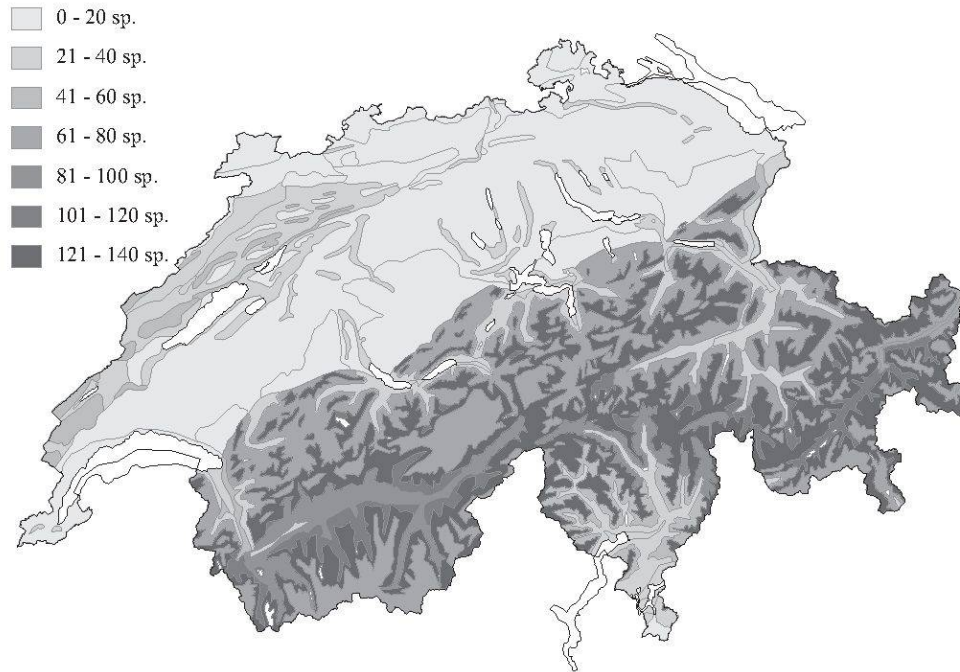


Figure 191. Carte de l'alpha-diversité, montrant la richesse en espèce des différents paysages végétaux, selon les chiffres figurant dans le tableau 18.

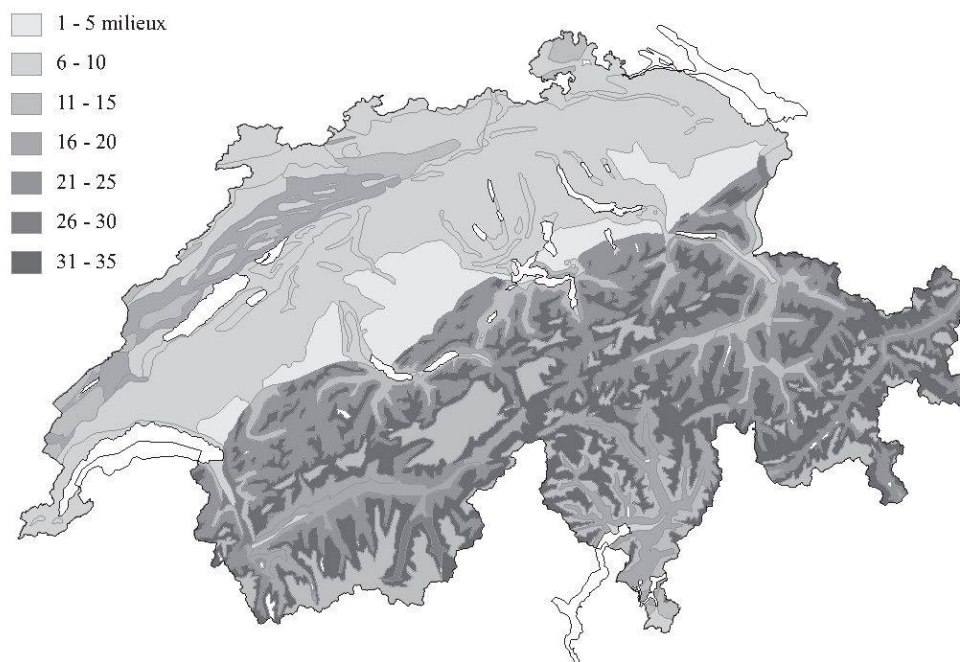


Figure 192. Carte de la bêta-diversité montrant la richesse en milieux des différents paysages végétaux, selon les chiffres figurant dans le tableau 19.

Tableau 18. Nombre d'espèces (Sp) relevées par paysage végétal; à gauche, trié par le n° du paysage végétal; à droite, trié par ordre croissant du nombre d'espèces. Ces chiffres sont basés sur les relevés A et B.

Tableau 19. Nombre de milieux (M) relevés par paysage végétal. À gauche, trié par le n° du paysage végétal; à droite, trié par ordre croissant du nombre de milieux. Ces chiffres sont basés sur les relevés A et B.

Tableau 20. Surface occupée (S) par les lichens terricoles (en % de la surface totale) par paysage végétal. À gauche, triée par le n° du paysage végétal; à droite, triée par ordre croissant de la surface occupée. Ces chiffres sont basés sur les relevés A seulement.

Tableau 18.

PV	Sp	PV	Sp
1	24	3	7
2	12	7	7
3	7	4	8
4	8	6	8
5	14	2	12
6	8	13	12
7	7	16	12
8	39	14	13
9	58	5	14
10	25	12	18
11	40	23	21
12	18	1	24
13	12	10	25
14	13	24	28
15	42	17	30
16	12	19	32
17	30	8	39
18	54	11	40
19	32	20	40
20	40	15	42
21	87	28	42
22	66	18	54
23	21	9	58
24	28	22	66
25	79	31	70
26	110	25	79
27	85	27	85
28	42	21	87
29	98	29	98
30	129	26	110
31	70	30	129

Tableau 19.

PV	M	PV	M
1	9	7	5
2	8	3	6
3	6	4	6
4	6	5	6
5	6	6	7
6	7	12	7
7	5	14	7
8	12	2	8
9	12	1	9
10	10	10	10
11	18	13	11
12	7	8	12
13	11	9	12
14	7	16	13
15	17	19	13
16	13	20	13
17	16	23	15
18	26	28	15
19	13	31	15
20	13	17	16
21	18	22	16
22	16	15	17
23	15	11	18
24	18	21	18
25	21	24	18
26	22	27	20
27	20	25	21
28	15	26	22
29	29	18	26
30	31	29	29
31	15	30	31

Tableau 20.

PV	S %	PV	S %
1	0.0262	3	0.0001
2	0.1037	7	0.0002
3	0.0001	6	0.0022
4	0.0552	23	0.0026
5	0.0272	14	0.0092
6	0.0022	12	0.0206
7	0.0002	1	0.0262
8	1.0382	16	0.0263
9	22.0779	5	0.0272
10	0.2365	19	0.0282
11	0.1932	13	0.0443
12	0.0206	4	0.0552
13	0.0443	24	0.1020
14	0.0092	2	0.1037
15	0.2979	28	0.1076
16	0.0263	11	0.1932
17	0.5372	10	0.2365
18	1.3790	15	0.2979
19	0.0282	17	0.5372
20	1.1034	8	1.0382
21	8.4309	20	1.1034
22	2.3869	18	1.3790
23	0.0026	27	1.8260
24	0.1020	22	2.3869
25	9.2934	21	8.4309
26	22.8172	25	9.2934
27	1.8260	31	10.1958
28	0.1076	9	22.0779
29	28.9513	26	22.8172
30	26.0427	30	26.0427
31	10.1958	29	28.9513

la figure 192, tirée des données du tableau 19, en donne la réponse. À première vue, la richesse en milieux, la bêta-diversité (SPICHIGER *et al.* 2000), suit la même répartition que la richesse en espèce. Les régions de basses altitudes sont les plus pauvres, alors que l'étage alpin est le plus riche en milieux accueillant des lichens terricoles. En regardant de plus près, on peut s'apercevoir que le Jura ne montre pas le même gradient nord-sud de richesse en milieu. C'est dû au fait que se réunissent, au centre du Jura, les milieux liés à l'homme, prépondérants au nord du Jura, et les milieux naturels forestiers de plus hautes altitudes, prépondérants dans les zones les plus élevées, au sud du Jura. De même, le paysage n° 18, composé du Chablais et de la région de Sargans, est plus riche en milieux que ses voisins, en raison de sa position charnière entre les Alpes centrales et le Plateau subocéanique, accueillant des milieux des deux régions. Les vallées internes du Rhône et d'Engadine ne comportent pas beaucoup plus de milieux que les autres vallées internes.

7.3.3 L'abondance des surfaces favorables

L'alpha- et la bêta-diversité donnent chacune un aspect de la richesse en lichens terricoles. Un dernier aspect est la surface favorable à disposition pour ces lichens. Par surface favorable, il faut comprendre, la portion du territoire qui est effectivement, ou pourrait être, occupée par les lichens terricoles. Cette surface a été mesurée à partir des relevés A. Pour chaque paysage végétal, la surface effectivement occupée par les lichens a été mesurée, puis reportée au nombre de relevés A du paysage végétal pour obtenir une moyenne. Ces moyennes, en % de la surface, sont données dans le tableau 20 et constituent la base de la carte des surfaces favorables (figure 193). Ces moyennes de surfaces effectivement occupées par les lichens peuvent être extrapolées au reste du paysage végétal, si l'on considère les relevés A comme représentatifs. Ces extrapolations deviennent des surfaces potentiellement occupées par les lichens, ce sont les surfaces favorables aux lichens terricoles de Suisse aujourd'hui. Le tableau récapitulatif (tableau 28) rassemble tous les chiffres ayant servi à cette analyse de la diversité et de la richesse. Il permet aussi d'obtenir la somme de la surface potentiellement favorable aux lichens terricoles en Suisse, soit 3 400 km². Reportée à la surface totale de la Suisse, soit 42 090 km², cette surface représente le 8,08 % (figure 194). Ce chiffre est extrêmement bas comparé au 74 % de la surface occupée par les phanérogames (OFS 1993), et d'autant plus qu'il s'agit de la surface potentiellement favorable aux lichens terricoles et non la surface effectivement occupée par eux. Cela explique aussi les difficultés rencontrées pour trouver ces lichens et la mise en œuvre de méthode d'échantillonnage adaptée à cette rareté. Ce chiffre est également celui obtenu par AHMADJIAN (1995), selon lequel les lichens, tous substrats confondus, sont la forme de vie dominante sur approximativement 8 % de la surface terrestre émergée. La Suisse présente donc une surface favorable aux lichens terricoles supérieure en

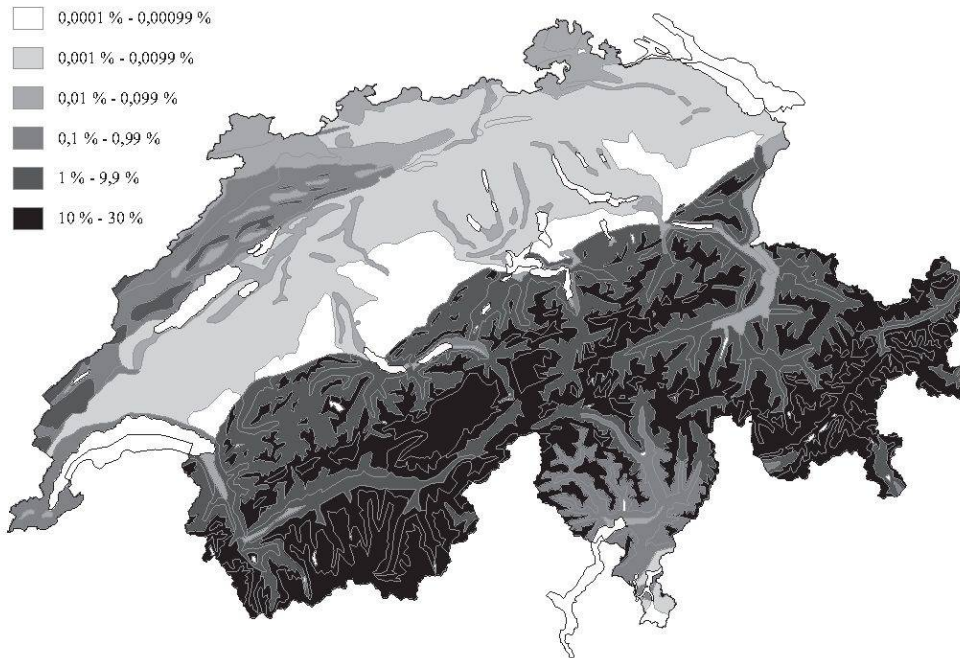


Figure 193. Carte du pourcentage de la surface des relevés A effectivement occupée par les lichens terricoles, suivant les différents paysages végétaux, selon les chiffres figurant dans le tableau 20.

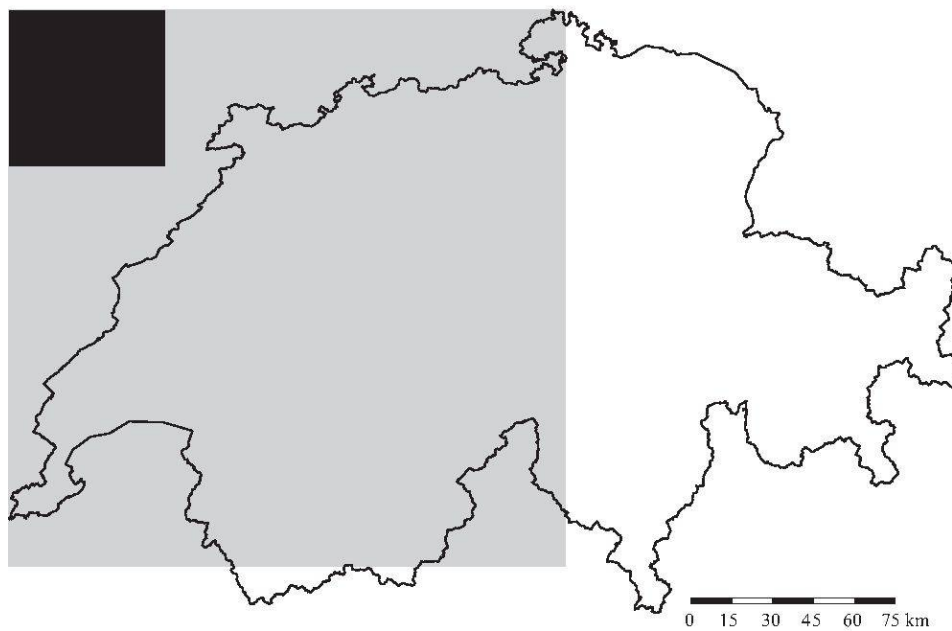


Figure 194. Illustration de la proportion de la surface de la Suisse potentiellement occupée par les lichens terricoles (8 %). Sont représentés à la même échelle le contour de la Suisse, un carré gris équivalent à la surface totale de la Suisse et un carré noir équivalent à la surface potentiellement occupée par les lichens terricoles, soit 8 % de la surface de la Suisse.

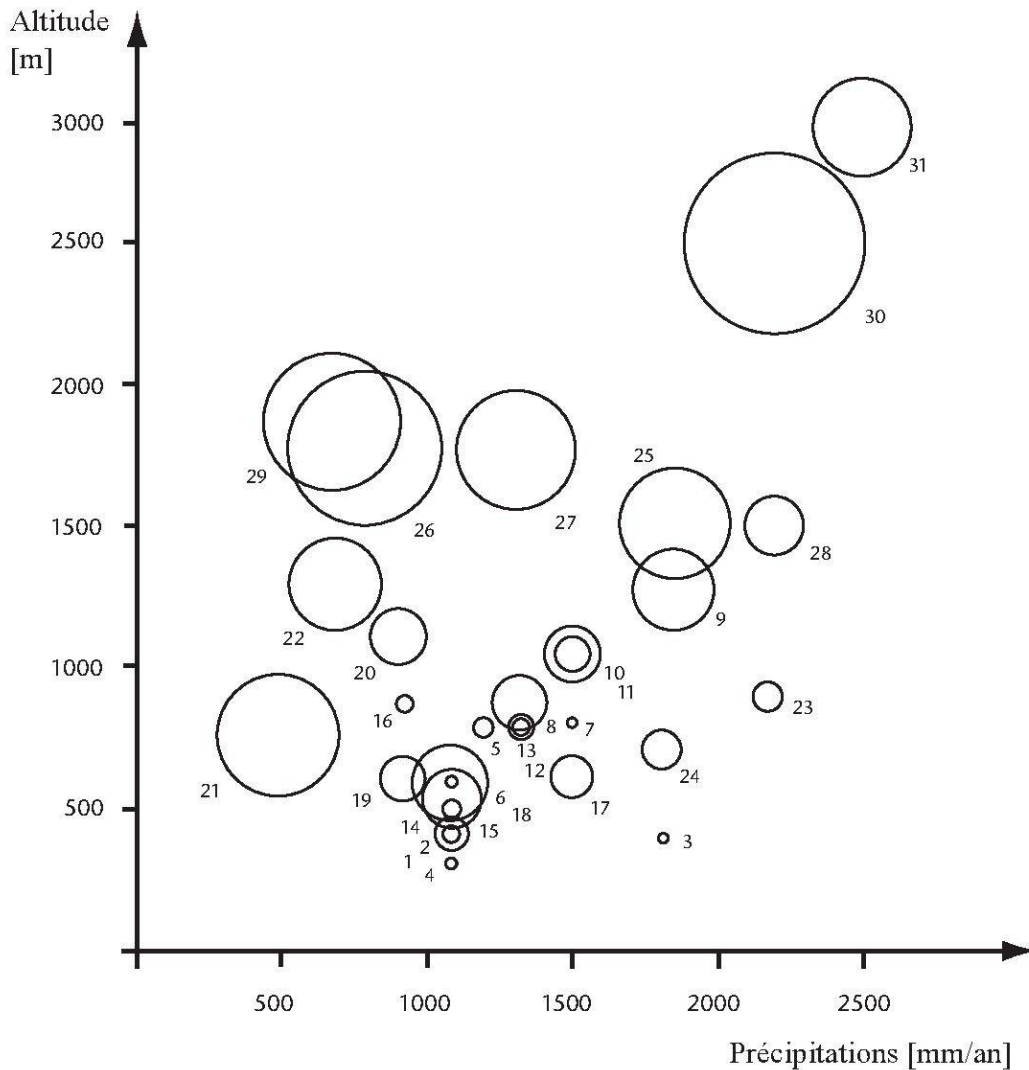


Figure 195. Représentation de la richesse en espèces des paysages végétaux, suivant leur position sur les axes de pluviosité et d'altitude et suivant le nombre d'espèces relevées, représenté par le diamètre des cercles. Les chiffres servant de base à cette figure sont donnés dans les tableaux 21 et 22.

pourcentage à la moyenne mondiale. Sans zones tropicales, elle offre un reflet de la répartition mondiale des lichens terricoles, dominant dans les zones les plus froides et les plus sèches et n'occupant qu'une niche périphérique dans les milieux prairiaux, forestiers et influencés par l'homme.

Les figures 195 et 196 montrent la répartition des paysages les plus riches en espèces et offrant le plus de surfaces favorables, suivant l'altitude et la température. Les données de référence figurent dans le tableau 21 pour ce qui est du nombre d'espèce et de la surface favorable et le tableau 22 pour ce qui est du positionnement des paysages végétaux.

On peut remarquer que si les écarts sont faibles au niveau de la richesse en milieux, ils deviennent importants au niveau de la richesse en espèces

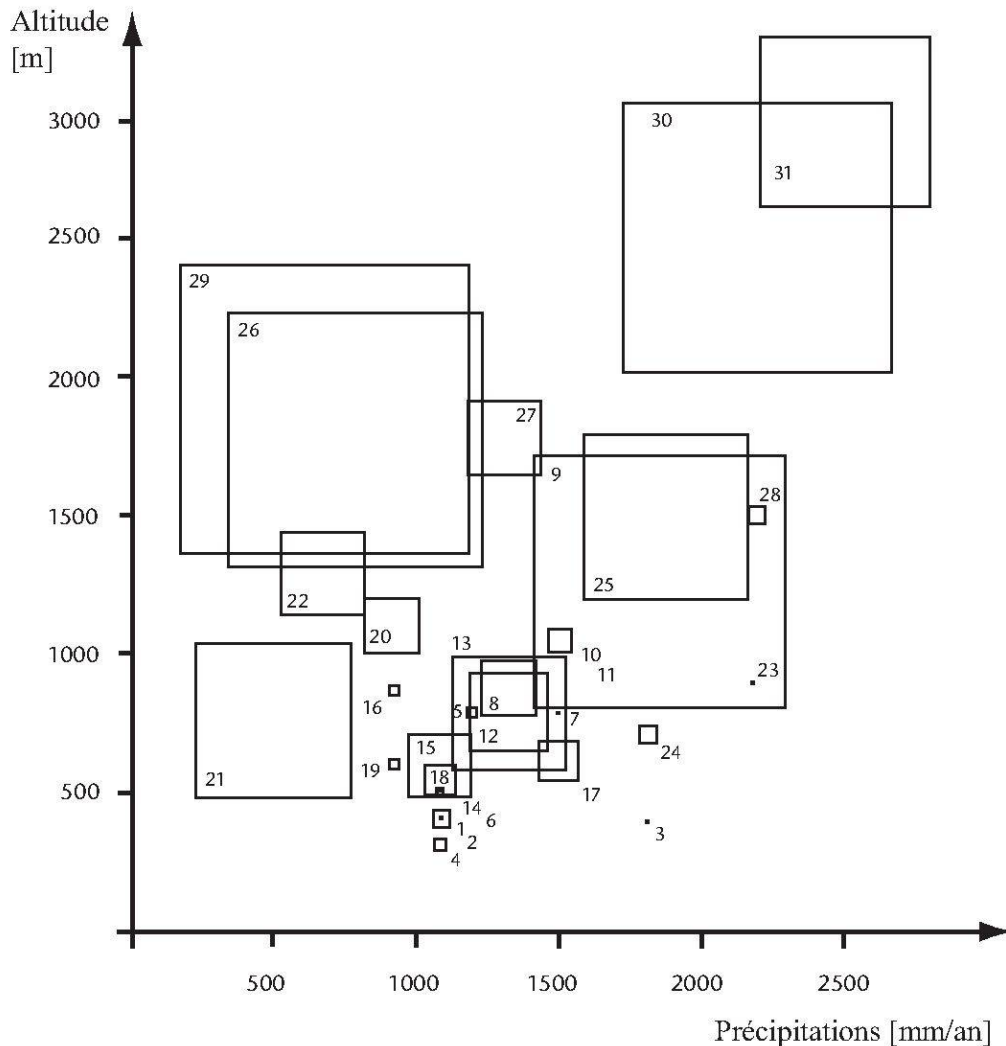


Figure 196. Représentation de la surface occupée par les lichens terricoles par paysages végétaux, suivant leur position sur les axes de pluviosité et d'altitude. La racine de la surface occupée par les lichens donne le côté du carré représenté. Les surfaces de ces carrés sont donc proportionnelles aux surfaces occupées par les lichens dans les différents paysages végétaux. Les chiffres servant de base à cette figure sont donnés dans les tableaux 21 et 22.

et gigantesques pour ce qui est des surfaces occupées par les lichens. Il est également remarquable de constater combien les paysages à forte continentalité, c'est-à-dire les paysages se trouvant au-dessus de la diagonale formant un angle de 45° avec l'axe X, sont plus riches en lichens terricoles et leur offrent plus de surfaces favorables. On peut aussi y lire l'influence positive liée à l'augmentation de l'altitude ou de la sécheresse. Les seules exceptions sont les paysages n° 15 et 18 qui sont assez riches en espèces, dans un climat subocéanique. Il faut alors se rappeler que le paysage n° 15, du pied sud du Jura, jouit d'une sécheresse édaphique et liée à l'exposition au sud, que les simples considérations d'altitude et de précipitations ne laissent pas soupçonner. Il peut donc accueillir le cortège

des espèces sud-tempérée, malgré des précipitations supérieures à leur centre de répartition. Le paysage n° 18, quant à lui, fait le lien entre les vallées internes, le nord des Alpes et le Plateau. Jouissant de ces multiples influences, il cumule les espèces calcicoles et silicicoles de ces différentes régions.

Tableau 22. Valeurs obtenues pour l'angle G, indicateur de continentalité, par paysage végétal (PV). L'indice de continentalité a été attribué d'après les formules et les références fournies par PACHE *et al.* (1996). La base est l'indice de GAMS (1932), selon lequel la continentalité d'une station est exprimée par la cotangente de l'angle du triangle rectangle dont les deux cathètes sont les précipitations et l'altitude. Cette formule a été modifiée par MICHALET (1991) pour les altitudes inférieures à 900 m. Sur la base des altitudes et des précipitations moyennes des paysages végétaux, un indice de continentalité a été calculé pour chacun des paysages végétaux et 5 groupes ont été formés selon les valeurs obtenues. La valeur de continentalité caractérise les différences de température annuelles et journalières et l'humidité de l'air. Les valeurs basses indiquent des écarts minimes et une grande humidité de l'air, les valeurs élevées par contre indiquent de grands écarts de température et souvent une grande sécheresse atmosphérique. Un paysage ayant une valeur de continentalité élevée se trouvera au-dessus de la diagonale sur les graphiques des figures 30 et 31; un paysage à valeur de continentalité faible en dessous.

PV	Précipitations [mm/an]	Altitude [m]	Angle G [°]	PV	Précipitations [mm/an]	Altitude [m]	Angle G [°]
29	700	1900	69.7	14	1100	500	37.2
26 VS	700	1800	68.7	1	1100	400	36.1
26 GR	900	1800	63.4	2	1100	400	36.1
27 VS	900	1800	63.4	4	1100	350	35.3
22	700	1350	62.6	10	1500	1050	34.9
21	500	750	60.0	11	1500	1050	34.9
20	900	1100	50.6	9	1800	1250	34.6
27 TI	1500	1800	50.2	8	1300	850	34.6
31	2500	3000	50.0	12	1300	800	34.2
30	2200	2500	48.0	13	1300	800	34.2
27 GR	1800	1800	45.0	5 combes	1300	800	34.2
16	900	850	44.7	28	2200	1500	34.2
19	900	600	43.0	7	1500	800	30.5
25	1800	1500	39.6	17	1500	600	29.6
18	1100	600	37.9	24	1800	700	26.1
6	1100	600	37.9	3	1800	400	23.7
15	1100	550	37.5	23	2200	900	22.3
5 Ajoie	1100	500	37.2				