

# La tillaie du lapié jurassien : contribution à la syntaxonomie du Tilion

Autor(en): **Kissling, Pascal**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **95 (1985)**

Heft 2

PDF erstellt am: **28.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-66507>

## **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.

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

**Pascal Kissling**

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

Manuscrit accepté le 25 Mars 1985

## Abstract

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

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

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

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

---

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

## Originalité du groupement

### *Comparaison avec les tillaies colluviales*

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

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

- groupe 1: des espèces humicoles ou calcifuges qui profitent des lentilles d'humus décarbonaté sur le dos des bancs calcaires, comme *Polypodium*, *Teucrium scorodonia* et *Hylocomium splendens*.
- groupe 2: des espèces des ourlets plutôt nitrophiles comme *Galium aparine* et *Moehringia trinervia*, qui trouvent dans les crevasses du lapiéz et sur son dos des poches de l'humus très noir du sol lithocalcique humifère, le seul qui puisse se développer sur un lapié aussi dur et dépourvu de matériel fin.
- groupe 3: des espèces mésophiles ou hygrophiles agrippées aux parois des crevasses, minuscules gorges sombres et fraîches (*Cystopteris fragilis*, *Plagiochila* et *Thamnium* par excellence), enracinées dans les poches d'humus des crevasses (*Dryopteris filix-mas*, *Phyllitis*, *Polystichum*), ou même inféodées à de petites fossettes temporairement inondées sur le dos du lapié (*Mnium punctatum* et *rostratum*).
- groupe 4: par contraste, des xérophiles, qui trouvent aussi sur le lapié des situations très sèches, comme *Sedum album*. La tendance xérophile est confirmée par des espèces des chênaies subméditerranéennes (groupe 11) que la tillaie des lapiés partage avec les plus xérothermophiles des tillaies colluviales, par exemple celles décrites par Keller (1974). Parallèlement les rares chênes chétifs qui habitent le groupement sont pauvres de caractères de *Quercus robur*, l'espèce hygrophile (Kissling 1983, chap. 21.2), tandis que la plupart des chênes des tillaies colluviales sont très proches de *Q. robur* (figure 1). Pour le peuplement d'arbres, le lapié est nettement moins fertile que l'éboulis. La sécheresse de 1976 l'a montré clairement. L'association microhétérogène de xérophiles et d'hygrophiles est un des traits typiques de la flore des lapiés (Kissling 1983, chap. 13.3.2 et fig. 2): on peut voir à Champ Monsieur une touffe de roseau dans une fossette du lapié, jouxtant *Melica ciliata*.
- groupe 5: une légère touche montagnarde descend régulièrement orner les lapiés collinéens (Kissling 1983, chap. 15.6.5). Ici, il s'agit de *Rosa pendulina* et *Moehringia muscosa*.



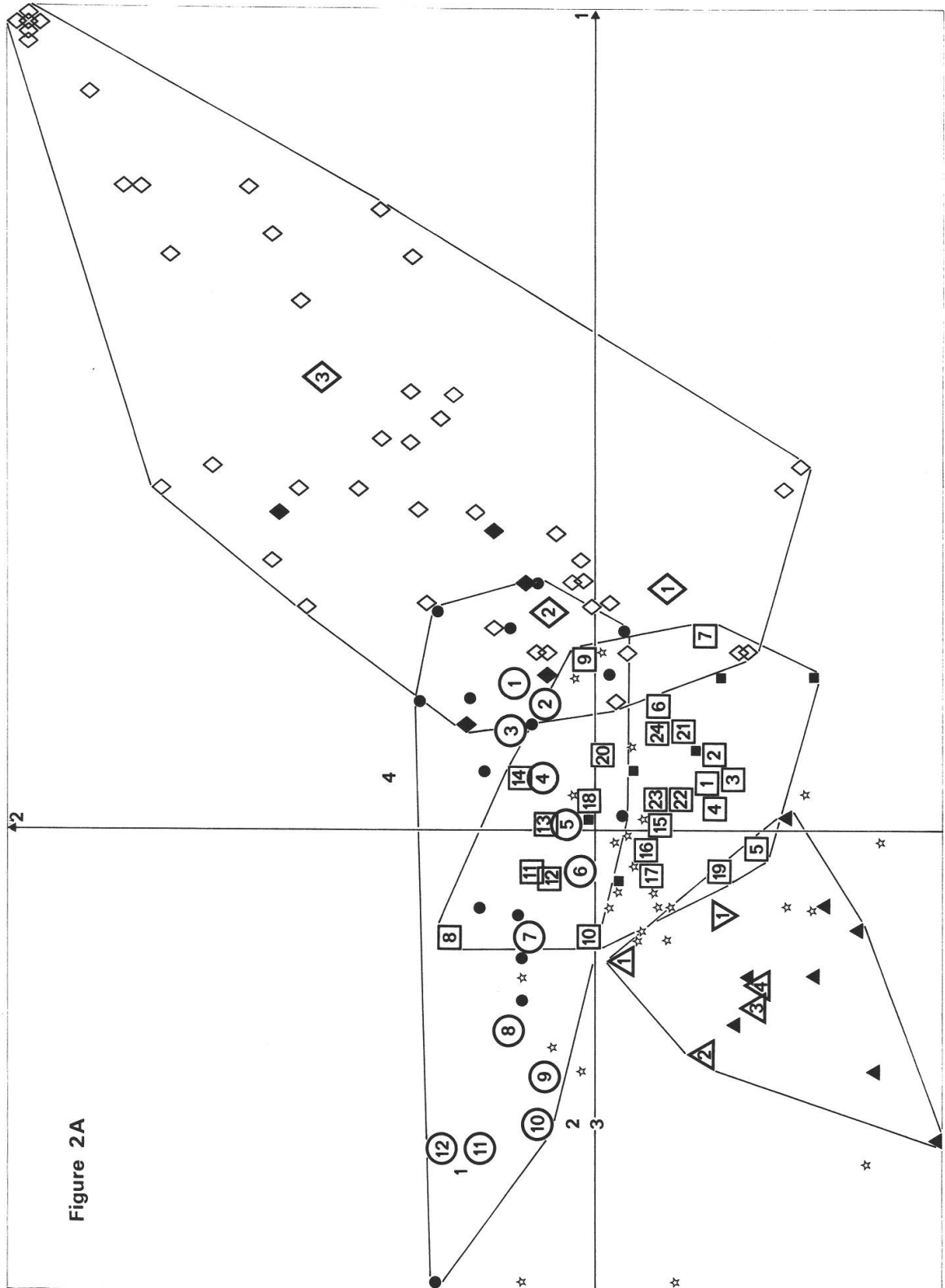


Figure 2A

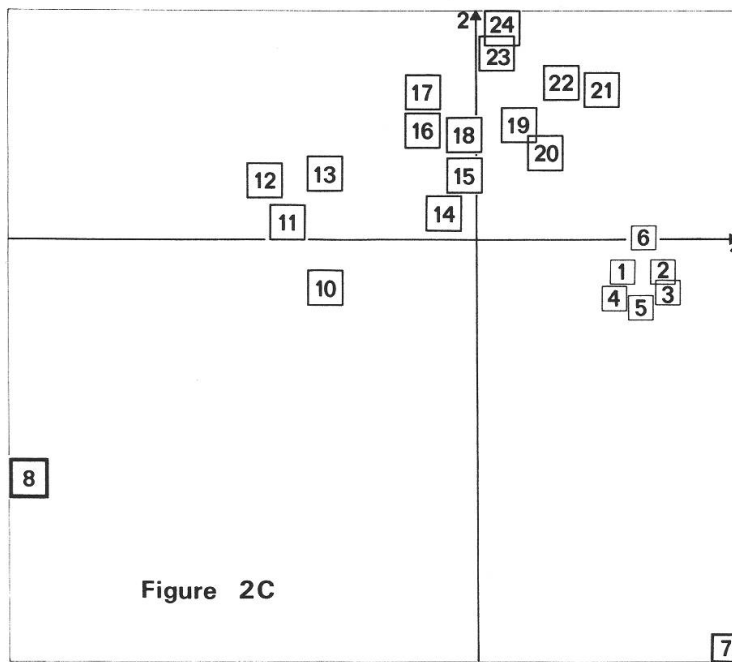
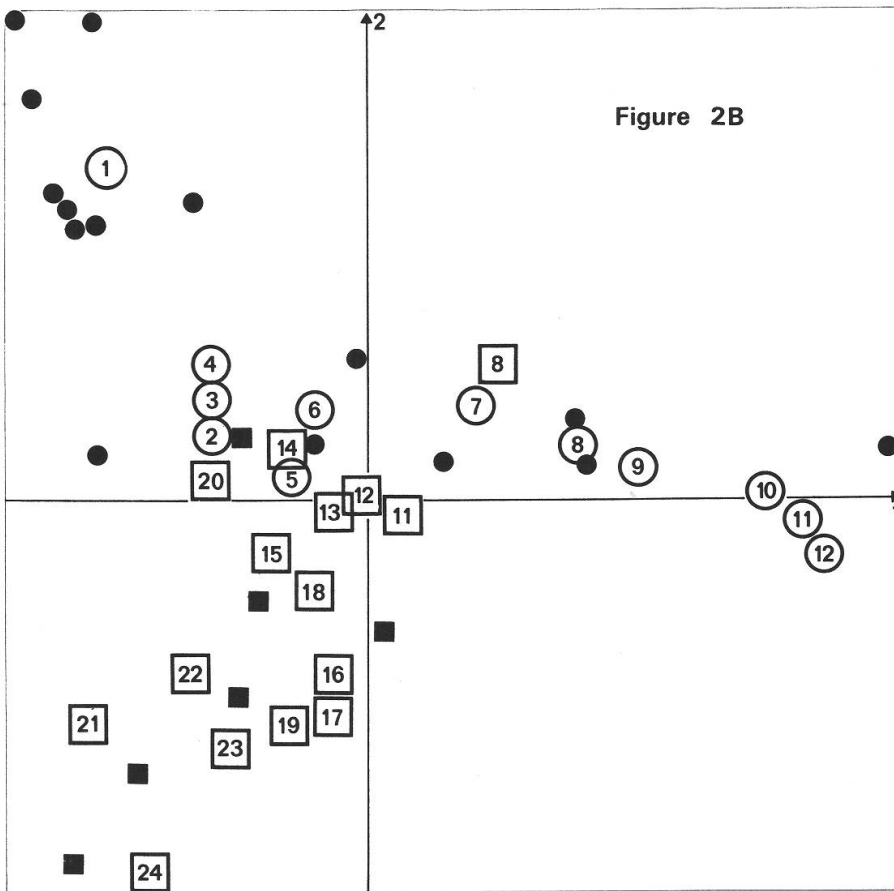


Fig. 2.

Analyses factorielles des correspondances:

A Tillaies comparées aux Alliances forestières voisines

B Tillaies à *Tilia platyphyllos* comparées aux charmaies calcicoles

C Diversité des tillaies.

Programme CORRES, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne

□ Groupements du **Tilion**

- |    |   |   |
|----|---|---|
| 1  | <b>Lindenmischbestände</b> der alpinen Trockentäler                     | Trepp 1947 (4 r.)                                   |
| 2  | <b>Tilieto-Asperuletum taurinae typicum</b> ,<br>Walenseegebiet         | Trepp 1947 (20 r.)                                  |
| 3  | <b>Tilieto-Asperuletum taurinae</b> , Vierwaldstättersee                | Trepp 1947 (17 r.)                                  |
| 4  | <b>Tilieto-Asperuletum taurinae</b> , Brienersee                        | Trepp 1947 (10 r.)                                  |
| 5  | <b>Tilieto-Asperuletum taurinae aceretosum</b> ,<br>Walenseegebiet      | Trepp 1947 (18 r.)                                  |
| 6  | <b>Acer opalus reicher Lindenmischwald</b><br>des westalpinen Vorlandes | Trepp 1947 (6 r.)                                   |
| 7  | <b>Lindenmischbestände</b> der Südtäler Graubündens                     | Trepp 1947 (4 r.)                                   |
| 8  | <b>Cynancho-Tilietum</b> sensu Moravcová-Husova 64                      | Neuhäusl et al. 1968 (5 r.)                         |
| 9  | <b>Seslerio-Tilietum</b>  | Rameau 1974 (20 r.)                                 |
| 10 | <b>Acero-Tilietum</b> , Bayerische Rasse                                | Oberdorfer 1957 (4 r.)                              |
| 11 | <b>Acero-Tilietum</b> , verarmte Schwarzwald-Rasse                      | Oberdorfer 1957 (3 r.)                              |
| 12 | <b>Acero-Tilietum</b>   | Winterhoff 1963 (4 r.),<br>in Hartmann et Jahn 1967 |
| 13 | <b>Aceri-Tilietum</b>   | Jahn 1964 (3 r.), in H. & J. 1967                   |
| 14 | <b>Aceri-Tilietum polypodietosum</b>                                    | nov., (19 r.)                                       |
| 15 | <b>Acero-Tilietum</b> , Jura-Rasse                                      | Oberdorfer 1957 (12 r.)                             |
| 16 | <b>Vincetoxico-Tilietum</b>   | Winterhoff 65 (10 r.), in H. & J. 67                |
| 17 | <b>Vincetoxico-Tilietum</b>   | Winterhoff 63 (6 r.), in H. & J. 67                 |
| 18 | <b>Acereto-Tilietum</b>   | Faber 1936 (2 r.), in H. & J. 1967                  |
| 19 | <b>Asperulo odoratae-Tilietum hylocomietosum</b>                        | Keller 1974 (5 r.)                                  |
| 20 | <b>Aceri-Tilietum</b> , éboulis adret jurassien                         | nov. (13 r.)  |
| 21 | <b>Aceri-Tilietum</b>   | Moor 1960 (1 liste)                                 |
| 22 | <b>Aceri-Tilietum</b>   | Richard 1975 (4 r.)                                 |
| 23 | <b>Asperulo odoratae-Tilietum typicum</b>                               | Keller 1974 (9 r.)                                  |
| 24 | <b>Asperulo-odoratae-Tilietum coronilletosum</b>                        | Keller 1974 (8 r.)                                  |

■ Espèces diagnostiques du **Tilion** (nov., voir dans le texte)

*Tilia platyphyllos*, *Tamus communis*, *Clematis vitalba*, *Cyclamen purpureascens*, *Viola mirabilis*, *Campanula rapunculoides*

△ Groupements du **Lunario-Acerion**

- |   |                                       |                            |
|---|---------------------------------------|----------------------------|
| 1 | <b>Phyllitido-Aceretum tilietosum</b> | Rameau et al. 1971 (37 r.) |
| 2 | <b>Phyllitido-Aceretum</b>            | Keller 1974 (7 r.)         |
| 3 | <b>Phyllitido-Aceretum</b>            | Moor 1975 (80 r.)          |
| 4 | <b>Corydalido-Aceretum</b>            | Moor 1973 (130 r.)         |

▲ Espèces caractéristiques du **Lunario-Acerion** (Moor 1975, p. 245)

*Lunaria rediviva*, *Actaea spicata*, *Phyllitis Scolopendrium*, *Polystichum aculeatum*, *Aconitum lycoctonum*, *Aruncus dioicus*, *Cardamine heptaphylla*, *C. pentaphyllos*

▽ **Tilio-Fagetum phyllitidetosum** Moor 1968 (16 r.)○ Charmaies calcicoles et **Galio-Carpinetum**

- |   |  |                       |
|---|--|-----------------------|
| 1 | <b>Galio-Carpinetum luzuletosum forsteri</b> , à <i>Melica</i> | Kissling 1983 (37 r.) |
| 2 | <b>Aceri-Carpinetum tametosum</b>                              | Kissling 1983 (11 r.) |
| 3 | <b>Aceri-Carpinetum hylocomietosum</b>                         | Kissling 1983 (26 r.) |
| 4 | <b>Galio-Carpinetum primuletosum</b> , à <i>Coronilla</i>      | Keller 1975 (17 r.)   |

- 5 **Quercu-Carpinetum** Schwickerath 44 (3 r.), in H. & J. 67  
 6 **Galio-Carpinetum primuletosum**, à Arum Keller 1975 (13 r.)  
 7 **Aceri-Tilietum cordatae** Neuhäusl et al. 1968 (5 r.)  
 8 **Acero-Carpinetum** Neuhäusl et al. 1968 (153 r.)  
 9 **Acereto-Carpinetum**, type Klika 1941 (12 r.)  
 10 Schluchtwaldartiger **Ahorn-Linden-Hangwald**,  
 var. à *Calamagrostis arundinacea* Niemann 56 (9 r.), in H. & J. 67  
 11 **Ahorn-Linden-Steilhangwald** Stöcker 1965 (5 r., tab. 15)  
 12 **Traubeneichen-Linden-Blockhaldenwald** Stöcker 1965 (r. 6–8 du tab. 14)
- Caractéristiques des **Quercu-Carpinetalia** et de leurs Alliances (Kissling 1983, p. 263 sq)  
*Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Rosa arvensis*, *Potentilla sterilis*, *Poa nemoralis*, *Primula vulgaris*, *Dactylis aschersoniana*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, *C. montana*, *Festuca heterophylla*, *Galium silvaticum*, *Lathyrus niger*, *Sorbus domestica*, *S. torminalis*
- ◇ Groupements des **Quercetalia pubescentis**  
 1 **Molina litoralis-reicher Quercus-Tilia-Mischwald** Trepp 1947 (5 r.)  
 2 **Tilio-Quercetum** Kissling 1983 (13 r.)  
 3 **Coronillo-Quercetum typicum** Kissling 1983 (16 r.)
- ◆ Espèces diagnostiques des **Quercetalia pubescentis** (Kissling 1983, p. 321 sq.) Caractéristiques  
*Acer opalus*, *Primula columnae*, *Arabis turrata*, *Viola hirta*, *Melittis melissophyllum*
- ◇ Différentielles  
 – *Coronilla emerus*, *Cotoneaster integerrima*, *C. nebrodensis*, *Amelanchier ovalis*, *Berberis vulgaris*, *Prunus mahaleb*, *Rhamnus alpina*.  
 – *Peucedanum cervaria*, *Vincetoxicum hirundinarium*, *Inula conyza*, *Geranium sanguineum*, *Melampyrum cristatum*, *Anthericum liliago*, *A. ramosum*, *Silene nutans*, *Bupleurum falcatum*, *Origanum vulgare*, *Galium mollugo* ssp, *Trifolium rubens*, *Polygonatum officinale*, *Carex halleriana*, *Calamintha sylvatica*, *Aster amellus*, *Coronilla coronata*, *Laserpitium latifolium*, *L. siler*.  
 – *Arabis hirsuta*, *Stachys recta*, *Hippocrepis comosa*, *Teucrium chamaedrys*, *Bromus erectus*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca* gr. *ovina*, *Carex humilis*, *Sanguisorba minor*.  
 – *Sedum album*, *Potentilla verna*, *Saponaria ocymoides*, *Lactuca perennis*, *Helianthemum nummularium*, *Thymus serpyllum*, *Asperula cynanchica*, *Melica ciliata*, *Ceterach officinarum*, *Asplenium ruta-muraria*.
- Groupements incertae sedis  
 1 **Bergulmen-Linden-Blockhaldenwald** Stöcker 1965 (r. 1–5 du tab. 14)  
 2 Schluchtwaldartiger **Ahorn-Linden-Hangwald**,  
 var. à *Milium effusum* Niemann 1956 (13 r.),  
 in Hartmann et Jahn 1967  
 3 **Aceri-Tilietum** Hartmann 56 (3 r.), in H. & J. 67  
 4 **Galio-Fraxinetum** Gigon 1980 (7 r.)
- ☆ Espèces caractéristiques des **Fraxino-Fagetea** (Moor 1978, liste p. 440–441)

### Comparaison avec la chênaie buissonnante des lapiés

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



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

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

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

### Comparaison avec la frênaie des lapiés

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

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

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

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

## Syntaxonomie

### Problèmes et méthode

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

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

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

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

### *Une ressemblance floristique globale entre les tillaies*

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

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

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

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

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

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

### Un groupe d'espèces diagnostiques

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

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

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

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

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

- |                                  |   |
|----------------------------------|---|
| – <i>Cyclamen purpurascens</i>   | caractéristique   |
| – <i>Tilia platyphyllos</i>      |   |
| – <i>Viola mirabilis</i>         | préférentielles   |
| – <i>Campanula rapunculoides</i> | différentielle préférentielle                             |
| – <i>Tamus communis</i>          |   |
| – <i>Clematis vitalba</i>        | différentielles des tillaies et des<br>Alno-Fraxinetalia. |

#### *Un centre de gravité mésophile*

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

#### *La diversité des tillaies*

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

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

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

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

#### *Position synsystématique de la tillaie des lapiés*

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

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

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

Deux de ces différentielles mériteraient de donner nom:

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

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

## Discussion

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

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

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

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

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

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

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

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

- *Sedum reflexum* et *dasyphyllum*, *Polypodium interjectum*, *Asplenium adiantum-nigrum*, *Ceterach officinarum*, *Dicranum scoparium* et *undulatum*,
  - *Geranium purpureum*, *robertianum* et *lucidum*, *Galium aparine*, *Taraxacum erythrospermum*, *Ornithogalum umbellatum*,
  - *Arum maculatum*, *Scilla italica*, *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Neckera crispa*, *Plagiochila asplenioides*,
- sans compter *Acer opalus*, *Tamus* et *Clematis vitalba*, qui accentuent cette tendance au Tilion. Tel est le cas de tous les lapiés que nous avons visités:

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

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

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

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

Struttura	Composizione	Abbondanza	Spettroscopia
Struttura 1. Fusti 2. Rami 3. Fogli 4. Infiorescenze 5. Frutti 6. Semi 7. Radici 8. Lenticole 9. Anelli 10. Tessuti 11. Membrane 12. Cuticola 13. Epidermi 14. Endodermi 15. Cambi 16. Xilemi 17. Floremi 18. Sclerenchimi 19. Cristalli 20. Tannini 21. Glicosidi 22. Alcaloidi 23. Enzimi 24. Vitamine 25. Minerali 26. Acidi 27. Sali 28. Oli 29. Resine 30. Gomme 31. Laticchi 32. Mucillagini 33. Cellulose 34. Lignine 35. Pectine 36. Emuline 37. Proteine 38. Carboidrati 39. Lipidi 40. Pigmenti 41. Flavonoidi 42. Carotenoidi 43. Clorofille 44. Aloni 45. Sclerite 46. Scleridi 47. Cristalli 48. Tannini 49. Glicosidi 50. Alcaloidi 51. Enzimi 52. Vitamine 53. Minerali 54. Acidi 55. Sali 56. Oli 57. Resine 58. Gomme 59. Laticchi 60. Mucillagini 61. Cellulose 62. Lignine 63. Pectine 64. Emuline 65. Proteine 66. Carboidrati 67. Lipidi 68. Pigmenti 69. Flavonoidi 70. Carotenoidi 71. Clorofille 72. Aloni 73. Sclerite 74. Scleridi 75. Cristalli 76. Tannini 77. Glicosidi 78. Alcaloidi 79. Enzimi 80. Vitamine 81. Minerali 82. Acidi 83. Sali 84. Oli 85. Resine 86. Gomme 87. Laticchi 88. Mucillagini 89. Cellulose 90. Lignine 91. Pectine 92. Emuline 93. Proteine 94. Carboidrati 95. Lipidi 96. Pigmenti 97. Flavonoidi 98. Carotenoidi 99. Clorofille 100. Aloni 101. Sclerite 102. Scleridi 103. Cristalli 104. Tannini 105. Glicosidi 106. Alcaloidi 107. Enzimi 108. Vitamine 109. Minerali 110. Acidi 111. Sali 112. Oli 113. Resine 114. Gomme 115. Laticchi 116. Mucillagini 117. Cellulose 118. Lignine 119. Pectine 120. Emuline 121. Proteine 122. Carboidrati 123. Lipidi 124. Pigmenti 125. Flavonoidi 126. Carotenoidi 127. Clorofille 128. Aloni 129. Sclerite 130. Scleridi 131. Cristalli 132. Tannini 133. Glicosidi 134. Alcaloidi 135. Enzimi 136. Vitamine 137. Minerali 138. Acidi 139. Sali 140. Oli 141. Resine 142. Gomme 143. Laticchi 144. Mucillagini 145. Cellulose 146. Lignine 147. Pectine 148. Emuline 149. Proteine 150. Carboidrati 151. Lipidi 152. Pigmenti 153. Flavonoidi 154. Carotenoidi 155. Clorofille 156. Aloni 157. Sclerite 158. Scleridi 159. Cristalli 160. Tannini 161. Glicosidi 162. Alcaloidi 163. Enzimi 164. Vitamine 165. Minerali 166. Acidi 167. Sali 168. Oli 169. Resine 170. Gomme 171. Laticchi 172. Mucillagini 173. Cellulose 174. Lignine 175. Pectine 176. Emuline 177. Proteine 178. Carboidrati 179. Lipidi 180. Pigmenti 181. Flavonoidi 182. Carotenoidi 183. Clorofille 184. Aloni 185. Sclerite 186. Scleridi 187. Cristalli 188. Tannini 189. Glicosidi 190. Alcaloidi 191. Enzimi 192. Vitamine 193. Minerali 194. Acidi 195. Sali 196. Oli 197. Resine 198. Gomme 199. Laticchi 200. Mucillagini 201. Cellulose 202. Lignine 203. Pectine 204. Emuline 205. Proteine 206. Carboidrati 207. Lipidi 208. Pigmenti 209. Flavonoidi 210. Carotenoidi 211. Clorofille 212. Aloni 213. Sclerite 214. Scleridi 215. Cristalli 216. Tannini 217. Glicosidi 218. Alcaloidi 219. Enzimi 220. Vitamine 221. Minerali 222. Acidi 223. Sali 224. Oli 225. Resine 226. Gomme 227. Laticchi 228. Mucillagini 229. Cellulose 230. Lignine 231. Pectine 232. Emuline 233. Proteine 234. Carboidrati 235. Lipidi 236. Pigmenti 237. Flavonoidi 238. Carotenoidi 239. Clorofille 240. Aloni 241. Sclerite 242. Scleridi 243. Cristalli 244. Tannini 245. Glicosidi 246. Alcaloidi 247. Enzimi 248. Vitamine 249. Minerali 250. Acidi 251. Sali 252. Oli 253. Resine 254. Gomme 255. Laticchi 256. Mucillagini 257. Cellulose 258. Lignine 259. Pectine 260. Emuline 261. Proteine 262. Carboidrati 263. Lipidi 264. Pigmenti 265. Flavonoidi 266. Carotenoidi 267. Clorofille 268. Aloni 269. Sclerite 270. Scleridi 271. Cristalli 272. Tannini 273. Glicosidi 274. Alcaloidi 275. Enzimi 276. Vitamine 277. Minerali 278. Acidi 279. Sali 280. Oli 281. Resine 282. Gomme 283. Laticchi 284. Mucillagini 285. Cellulose 286. Lignine 287. Pectine 288. Emuline 289. Proteine 290. Carboidrati 291. Lipidi 292. Pigmenti 293. Flavonoidi 294. Carotenoidi 295. Clorofille 296. Aloni 297. Sclerite 298. Scleridi 299. Cristalli 300. Tannini 301. Glicosidi 302. Alcaloidi 303. Enzimi 304. Vitamine 305. Minerali 306. Acidi 307. Sali 308. Oli 309. Resine 310. Gomme 311. Laticchi 312. Mucillagini 313. Cellulose 314. Lignine 315. Pectine 316. Emuline 317. Proteine 318. Carboidrati 319. Lipidi 320. Pigmenti 321. Flavonoidi 322. Carotenoidi 323. Clorofille 324. Aloni 325. Sclerite 326. Scleridi 327. Cristalli 328. Tannini 329. Glicosidi 330. Alcaloidi 331. Enzimi 332. Vitamine 333. Minerali 334. Acidi 335. Sali 336. Oli 337. Resine 338. Gomme 339. Laticchi 340. Mucillagini 341. Cellulose 342. Lignine 343. Pectine 344. Emuline 345. Proteine 346. Carboidrati 347. Lipidi 348. Pigmenti 349. Flavonoidi 350. Carotenoidi 351. Clorofille 352. Aloni 353. Sclerite 354. Scleridi 355. Cristalli 356. Tannini 357. Glicosidi 358. Alcaloidi 359. Enzimi 360. Vitamine 361. Minerali 362. Acidi 363. Sali 364. Oli 365. Resine 366. Gomme 367. Laticchi 368. Mucillagini 369. Cellulose 370. Lignine 371. Pectine 372. Emuline 373. Proteine 374. Carboidrati 375. Lipidi 376. Pigmenti 377. Flavonoidi 378. Carotenoidi 379. Clorofille 380. Aloni 381. Sclerite 382. Scleridi 383. Cristalli 384. Tannini 385. Glicosidi 386. Alcaloidi 387. Enzimi 388. Vitamine 389. Minerali 390. Acidi 391. Sali 392. Oli 393. Resine 394. Gomme 395. Laticchi 396. Mucillagini 397. Cellulose 398. Lignine 399. Pectine 400. Emuline 401. Proteine 402. Carboidrati 403. Lipidi 404. Pigmenti 405. Flavonoidi 406. Carotenoidi 407. Clorofille 408. Aloni 409. Sclerite 410. Scleridi 411. Cristalli 412. Tannini 413. Glicosidi 414. Alcaloidi 415. Enzimi 416. Vitamine 417. Minerali 418. Acidi 419. Sali 420. Oli 421. Resine 422. Gomme 423. Laticchi 424. Mucillagini 425. Cellulose 426. Lignine 427. Pectine 428. Emuline 429. Proteine 430. Carboidrati 431. Lipidi 432. Pigmenti 433. Flavonoidi 434. Carotenoidi 435. Clorofille 436. Aloni 437. Sclerite 438. Scleridi 439. Cristalli 440. Tannini 441. Glicosidi 442. Alcaloidi 443. Enzimi 444. Vitamine 445. Minerali 446. Acidi 447. Sali 448. Oli 449. Resine 450. Gomme 451. Laticchi 452. Mucillagini 453. Cellulose 454. Lignine 455. Pectine 456. Emuline 457. Proteine 458. Carboidrati 459. Lipidi 460. Pigmenti 461. Flavonoidi 462. Carotenoidi 463. Clorofille 464. Aloni 465. Sclerite 466. Scleridi 467. Cristalli 468. Tannini 469. Glicosidi 470. Alcaloidi 471. Enzimi 472. Vitamine 473. Minerali 474. Acidi 475. Sali 476. Oli 477. Resine 478. Gomme 479. Laticchi 480. Mucillagini 481. Cellulose 482. Lignine 483. Pectine 484. Emuline 485. Proteine 486. Carboidrati 487. Lipidi 488. Pigmenti 489. Flavonoidi 490. Carotenoidi 491. Clorofille 492. Aloni 493. Sclerite 494. Scleridi 495. Cristalli 496. Tannini 497. Glicosidi 498. Alcaloidi 499. Enzimi 500. Vitamine 501. Minerali 502. Acidi 503. Sali 504. Oli 505. Resine 506. Gomme 507. Laticchi 508. Mucillagini 509. Cellulose 510. Lignine 511. Pectine 512. Emuline 513. Proteine 514. Carboidrati 515. Lipidi 516. Pigmenti 517. Flavonoidi 518. Carotenoidi 519. Clorofille 520. Aloni 521. Sclerite 522. Scleridi 523. Cristalli 524. Tannini 525. Glicosidi 526. Alcaloidi 527. Enzimi 528. Vitamine 529. Minerali 530. Acidi 531. Sali 532. Oli 533. Resine 534. Gomme 535. Laticchi 536. Mucillagini 537. Cellulose 538. Lignine 539. Pectine 540. Emuline 541. Proteine 542. Carboidrati 543. Lipidi 544. Pigmenti 545. Flavonoidi 546. Carotenoidi 547. Clorofille 548. Aloni 549. Sclerite 550. Scleridi 551. Cristalli 552. Tannini 553. Glicosidi 554. Alcaloidi 555. Enzimi 556. Vitamine 557. Minerali 558. Acidi 559. Sali 560. Oli 561. Resine 562. Gomme 563. Laticchi 564. Mucillagini 565. Cellulose 566. Lignine 567. Pectine 568. Emuline 569. Proteine 570. Carboidrati 571. Lipidi 572. Pigmenti 573. Flavonoidi 574. Carotenoidi 575. Clorofille 576. Aloni 577. Sclerite 578. Scleridi 579. Cristalli 580. Tannini 581. Glicosidi 582. Alcaloidi 583. Enzimi 584. Vitamine 585. Minerali 586. Acidi 587. Sali 588. Oli 589. Resine 590. Gomme 591. Laticchi 592. Mucillagini 593. Cellulose 594. Lignine 595. Pectine 596. Emuline 597. Proteine 598. Carboidrati 599. Lipidi 600. Pigmenti 601. Flavonoidi 602. Carotenoidi 603. Clorofille 604. Aloni 605. Sclerite 606. Scleridi 607. Cristalli 608. Tannini 609. Glicosidi 610. Alcaloidi 611. Enzimi 612. Vitamine 613. Minerali 614. Acidi 615. Sali 616. Oli 617. Resine 618. Gomme 619. Laticchi 620. Mucillagini 621. Cellulose 622. Lignine 623. Pectine 624. Emuline 625. Proteine 626. Carboidrati 627. Lipidi 628. Pigmenti 629. Flavonoidi 630. Carotenoidi 631. Clorofille 632. Aloni 633. Sclerite 634. Scleridi 635. Cristalli 636. Tannini 637. Glicosidi 638. Alcaloidi 639. Enzimi 640. Vitamine 641. Minerali 642. Acidi 643. Sali 644. Oli 645. Resine 646. Gomme 647. Laticchi 648. Mucillagini 649. Cellulose 650. Lignine 651. Pectine 652. Emuline 653. Proteine 654. Carboidrati 655. Lipidi 656. Pigmenti 657. Flavonoidi 658. Carotenoidi 659. Clorofille 660. Aloni 661. Sclerite 662. Scleridi 663. Cristalli 664. Tannini 665. Glicosidi 666. Alcaloidi 667. Enzimi 668. Vitamine 669. Minerali 670. Acidi 671. Sali 672. Oli 673. Resine 674. Gomme 675. Laticchi 676. Mucillagini 677. Cellulose 678. Lignine 679. Pectine 680. Emuline 681. Proteine 682. Carboidrati 683. Lipidi 684. Pigmenti 685. Flavonoidi 686. Carotenoidi 687. Clorofille 688. Aloni 689. Sclerite 690. Scleridi 691. Cristalli 692. Tannini 693. Glicosidi 694. Alcaloidi 695. Enzimi 696. Vitamine 697. Minerali 698. Acidi 699. Sali 700. Oli 701. Resine 702. Gomme 703. Laticchi 704. Mucillagini 705. Cellulose 706. Lignine 707. Pectine 708. Emuline 709. Proteine 710. Carboidrati 711. Lipidi 712. Pigmenti 713. Flavonoidi 714. Carotenoidi 715. Clorofille 716. Aloni 717. Sclerite 718. Scleridi 719. Cristalli 720. Tannini 721. Glicosidi 722. Alcaloidi 723. Enzimi 724. Vitamine 725. Minerali 726. Acidi 727. Sali 728. Oli 729. Resine 730. Gomme 731. Laticchi 732. Mucillagini 733. Cellulose 734. Lignine 735. Pectine 736. Emuline 737. Proteine 738. Carboidrati 739. Lipidi 740. Pigmenti 741. Flavonoidi 742. Carotenoidi 743. Clorofille 744. Aloni 745. Sclerite 746. Scleridi 747. Cristalli 748. Tannini 749. Glicosidi 750. Alcaloidi 751. Enzimi 752. Vitamine 753. Minerali 754. Acidi 755. Sali 756. Oli 757. Resine 758. Gomme 759. Laticchi 760. Mucillagini 761. Cellulose 762. Lignine 763. Pectine 764. Emuline 765. Proteine 766. Carboidrati 767. Lipidi 768. Pigmenti 769. Flavonoidi 770. Carotenoidi 771. Clorofille 772. Aloni 773. Sclerite 774. Scleridi 775. Cristalli 776. Tannini 777. Glicosidi 778. Alcaloidi 779. Enzimi 780. Vitamine 781. Minerali 782. Acidi 783. Sali 784. Oli 785. Resine 786. Gomme 787. Laticchi 788. Mucillagini 789. Cellulose 790. Lignine 791. Pectine 792. Emuline 793. Proteine 794. Carboidrati 795. Lipidi 796. Pigmenti 797. Flavonoidi 798. Carotenoidi 799. Clorofille 800. Aloni 801. Sclerite 802. Scleridi 803. Cristalli 804. Tannini 805. Glicosidi 806. Alcaloidi 807. Enzimi 808. Vitamine 809. Minerali 810. Acidi 811. Sali 812. Oli 813. Resine 814. Gomme 815. Laticchi 816. Mucillagini 817. Cellulose 818. Lignine 819. Pectine 820. Emuline 821. Proteine 822. Carboidrati 823. Lipidi 824. Pigmenti 825. Flavonoidi 826. Carotenoidi 827. Clorofille 828. Aloni 829. Sclerite 830. Scleridi 831. Cristalli 832. Tannini 833. Glicosidi 834. Alcaloidi 835. Enzimi 836. Vitamine 837. Minerali 838. Acidi 839. Sali 840. Oli 841. Resine 842. Gomme 843. Laticchi 844. Mucillagini 845. Cellulose 846. Lignine 847. Pectine 848. Emuline 849. Proteine 850. Carboidrati 851. Lipidi 852. Pigmenti 853. Flavonoidi 854. Carotenoidi 855. Clorofille 856. Aloni 857. Sclerite 858. Scleridi 859. Cristalli 860. Tannini 861. Glicosidi 862. Alcaloidi 863. Enzimi 864. Vitamine 865. Minerali 866. Acidi 867. Sali 868. Oli 869. Resine 870. Gomme 871. Laticchi 872. Mucillagini 873. Cellulose 874. Lignine 875. Pectine 876. Emuline 877. Proteine 878. Carboidrati 879. Lipidi 880. Pigmenti 881. Flavonoidi 882. Carotenoidi 883. Clorofille 884. Aloni 885. Sclerite 886. Scleridi 887. Cristalli 888. Tannini 889. Glicosidi 890. Alcaloidi 891. Enzimi 892. Vitamine 893. Minerali 894. Acidi 895. Sali 896. Oli 897. Resine 898. Gomme 899. Laticchi 900. Mucillagini 901. Cellulose 902. Lignine 903. Pectine 904. Emuline 905. Proteine 906. Carboidrati 907. Lipidi 908. Pigmenti 909. Flavonoidi 910. Carotenoidi 911. Clorofille 912. Aloni 913. Sclerite 914. Scleridi 915. Cristalli 916. Tannini 917. Glicosidi 918. Alcaloidi 919. Enzimi 920. Vitamine 921. Minerali 922. Acidi 923. Sali 924. Oli 925. Resine 926. Gomme 927. Laticchi 928. Mucillagini 929. Cellulose 930. Lignine 931. Pectine 932. Emuline 933. Proteine 934. Carboidrati 935. Lipidi 936. Pigmenti 937. Flavonoidi 938. Carotenoidi 939. Clorofille 940. Aloni 941. Sclerite 942. Scleridi 943. Cristalli 944. Tannini 945. Glicosidi 946. Alcaloidi 947. Enzimi 948. Vitamine 949. Minerali 950. Acidi 951. Sali 952. Oli 953. Resine 954. Gomme 955. Laticchi 956. Mucillagini 957. Cellulose 958. Lignine 959. Pectine 960. Emuline 961. Proteine 962. Carboidrati 963. Lipidi 964. Pigmenti 965. Flavonoidi 966. Carotenoidi 967. Clorofille 968. Aloni 969. Sclerite 970. Scleridi 971. Cristalli 972. Tannini 973. Glicosidi 974. Alcaloidi 975. Enzimi 976. Vitamine 977. Minerali 978. Acidi 979. Sali 980. Oli 981. Resine 982. Gomme 983. Laticchi 984. Mucillagini 985. Cellulose 986. Lignine 987. Pectine 988. Emuline 989. Proteine 990. Carboidrati 991. Lipidi 992. Pigmenti 993. Flavonoidi 994. Carotenoidi 995. Clorofille 996. Aloni 997. Sclerite 998. Scleridi 999. Cristalli 1000. Tannini 1001. Glicosidi 1002. Alcaloidi 1003. Enzimi 1004. Vitamine 1005. Minerali 1006. Acidi 1007. Sali 1008. Oli 1009. Resine 1010. Gomme 1011. Laticchi 1012. Mucillagini 1013. Cellulose 1014. Lignine 1015. Pectine 1016. Emuline 1017. Proteine 1018. Carboidrati 1019. Lipidi 1020. Pigmenti 1021. Flavonoidi 1022. Carotenoidi 1023. Clorofille 1024. Aloni 1025. Sclerite 1026. Scleridi 1027. Cristalli 1028. Tannini 1029. Glicosidi 1030. Alcaloidi 1031. Enzimi 1032. Vitamine 1033. Minerali 1034. Acidi 1035. Sali 1036. Oli 1037. Resine 1038. Gomme 1039. Laticchi 1040. Mucillagini 1041. Cellulose 1042. Lignine 1043			



## Résumé

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

## Bibliographie

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

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