

Transect de pluie pollinique et étagement de la végétation dans le massif du Taillefer (Isère, France)

Modern pollen rain and the vegetation belt in the Taillefer Massif (Isère, France)

Transetto della pioggia pollinica e distribuzione altitudinale della vegetazione sul massiccio di Taillefer (Isère, Francia)

Elisabetta Brugiapaglia, Jacques-Louis de Beaulieu, Joël Guiot and Maurice Reille

Volume 52, Number 2, 1998

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/004775ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/004775ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

Les Presses de l'Université de Montréal

ISSN

0705-7199 (print)

1492-143X (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Brugiapaglia, E., de Beaulieu, J.-L., Guiot, J. & Reille, M. (1998). Transect de pluie pollinique et étagement de la végétation dans le massif du Taillefer (Isère, France). *Géographie physique et Quaternaire*, 52(2), 209–218. <https://doi.org/10.7202/004775ar>

Article abstract

A pollen analytical study has been carried out on the 40 surface moss samples from the Taillefer massif (central French Alps). The sampling points are distributed along the altitudinal transect on the western slope of the massif, between 350 and 2600 m a.s.l. in altitude. Such a selection of the sites enables to detect the key pollen taxa that characterise each vegetation belt. It also contributes to the palaeoecological studies that have been carried out by many researchers in that region. The pollen spectra were treated by principal component analysis and classified into some easily recognized groups such as i) the spectra from hilly belt characterized by *Quercus robur* type (tp., hereafter), *Carpinus*, *Corylus* and *Castanea* pollen, ii) the spectra from lower sub-alpine belt characterized by *Picea*, and iii) those from alpine belt characterized by *Minuartia*, *Paronychia* and *Sagina*. On the contrary, the pollen spectra from montane belt and upper subalpine belt do not form distinct groups. Regarding each taxon, *Quercus* pollen does not necessarily characterize the oak forest for it is present throughout the transect, always showing around 5-10 % of relative frequency. The values of *Castanea* and of *Carpinus*, higher than 10 % are good indicators of the hilly belt. *Fagus* pollen is well dispersed and recognized in the spectra from all the belts, but its value in the beech forest is only slightly higher than in other places. Piceapollen is also present over the wide altitudinal range. However, its relative frequency is never more than 30-50% except in the pure spruce forest. Pollen representation of *Alnus viridis* around 20 -30% shows that the species is growing *in situ*. Cyperaceae have only limited capacity of pollen dispersal, its frequency decreasing abruptly at a short distance from the pollen source.

TRANSECT DE PLUIE POLLINIQUE ET ÉTAGEMENT DE LA VÉGÉTATION DANS LE MASSIF DU TAILLEFER (ISÈRE, FRANCE)

Elisabetta BRUGIAPAGLIA, Jacques-Louis de BEAULIEU, Joël GUIOT, Maurice REILLE, Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, Faculté des Sciences Saint-Jérôme, Case 451, F-13397, Marseille, cedex 20, France, Elisabetta@mail.dotcom.fr.

Manuscrit reçu le 7 avril 1997 ; manuscrit révisé et accepté le 1er octobre 1997

RÉSUMÉ Le massif du Taillefer fait l'objet de travaux paléoécologiques visant à retracer les fluctuations des étages de végétation depuis le Tardiglaciaire. Dans ce cadre, le présent travail vise à vérifier dans l'actuel la possibilité de caractériser des étages des végétation avec la pluie pollinique des taxons présents sur place en identifiant d'éventuels marqueurs. Sur le versant ouest du massif, un transect altitudinal de 40 spectres polliniques de surface (coussinets de mousse) a été effectué afin d'étalonner la dispersion du pollen de 350 m jusqu'à 2600 m d'altitude. Pour tenter d'objectiver les corrélations existant entre les taxons polliniques et les points de prélèvement, une analyse en composantes principales (A.C.P.) a été mise en œuvre. Elle regroupe sans trop de peine les spectres des étages de végétation collinéen caractérisé par *Quercus* tp. *robur* (tp : abréviation pour type), *Carpinus*, *Corylus*, *Castanea*, subalpin inférieur caractérisé par *Picea*, et alpin caractérisé par *Minuartia*, *Paronychia*, *Sagina*, mais une grande dispersion existe pour ceux des étages montagnard et subalpin supérieur. La chênaie est une formation végétale qui n'est pas caractérisée par le pollen de *Quercus*, présent à toutes les altitudes avec des fréquences relatives de 5-10 %. Les grains de pollen de *Castanea* et *Carpinus*, avec des taux de 10 %, peuvent être considérés comme de bons marqueurs de l'étage collinéen. La dispersion de *Fagus* est élevée bien que son pollen soit rare dans la hêtraie. La dispersion du pollen de *Picea* est grande et on le retrouve à tous les niveaux, mais les taux plus élevés (30-50 %) ne sont notés que dans la pessière pure. Des fréquences polliniques d'*Alnus viridis* entre 20 et 30 % constituent un bon indicateur de la présence sur place de cette espèce. Les Cyperaceae ont une dispersion limitée : dès qu'on s'éloigne de la source productrice, les taux du pollen diminuent brusquement.

ABSTRACT Modern pollen rain and the vegetation belt in the Taillefer Massif (Isère, France). A pollen analytical study has been carried out on the 40 surface moss samples from the Taillefer massif (central French Alps). The sampling points are distributed along the altitudinal transect on the western slope of the massif, between 350 and 2600 m a.s.l. in altitude. Such a selection of the sites enables to detect the key pollen taxa that characterise each vegetation belt. It also contributes to the palaeoecological studies that have been carried out by many researchers in that region. The pollen spectra were treated by principal component analysis and classified into some easily recognized groups such as i) the spectra from hilly belt characterized by *Quercus robur* type (tp., hereafter), *Carpinus*, *Corylus* and *Castanea* pollen, ii) the spectra from lower sub-alpine belt characterized by *Picea*, and iii) those from alpine belt characterized by *Minuartia*, *Paronychia* and *Sagina*. On the contrary, the pollen spectra from montane belt and upper subalpine belt do not form distinct groups. Regarding each taxon, *Quercus* pollen does not necessarily characterize the oak forest for it is present throughout the transect, always showing around 5-10 % of relative frequency. The values of *Castanea* and of *Carpinus*, higher than 10 % are good indicators of the hilly belt. *Fagus* pollen is well dispersed and recognized in the spectra from all the belts, but its value in the beech forest is only slightly higher than in other places. *Picea* pollen is also present over the wide altitudinal range. However, its relative frequency is never more than 30-50% except in the pure spruce forest. Pollen representation of *Alnus viridis* around 20 -30% shows that the species is growing *in situ*. Cyperaceae have only limited capacity of pollen dispersal, its frequency decreasing abruptly at a short distance from the pollen source.

RIASSUNTO Transecto della pioggia pollinica e distribuzione altitudinale della vegetazione sul massiccio di Taillefer (Isère, Francia). Il massiccio di Taillefer (Alpi francesi centrali) è stato oggetto di numerosi studi di paleoecologia per la ricostruzione delle fluttuazioni dei piani di vegetazione a partire dal Tardiglaciaire. In quest'ottica il presente studio cerca di verificare la possibilità di caratterizzare i piani di vegetazione attraverso la pioggia pollinica dei taxa presenti *in situ* ed identificarne le eventuali discriminanti. Sul versante ovest del massiccio di Taillefer è stato realizzato un transecto altitudinale di 40 spettri pollinici di superficie per caratterizzare la dispersione pollinica tra 350 m e 2600 m d'altitudine. Le correlazioni esistenti tra i taxa pollinici e la vegetazione attuale è stata realizzata attraverso l'analisi in componenti principali. I risultati ottenuti raggruppano in modo evidente gli spettri della vegetazione collinare caratterizzati da *Quercus robur* tp. (tp. è l'abbreviazione di type), *Carpinus*, *Corylus*, *Castanea*, quelli del subalpino inferiore caratterizzato da *Picea*, e quelli dell'alpino caratterizzati da *Minuartia*, *Paronychia*, *Sagina*. ; esiste però una grande dispersione per quelli del piano montano e subalpino superiore. Il querceto è una formazione vegetale debolmente caratterizzata dalla sua immagine pollinica perchè il polline è presente a tutte le altitudini con frequenze comprese tra 5 e 10 %. Il polline di *Castanea* e di *Carpinus*, con frequenze del 10 %, può essere considerato un buon indicatore del piano collinare. La dispersione pollinica di *Fagus* è elevata, anche se questo polline è raro nella faggeta. La dispersione pollinica di *Picea* è notevole ed è presente a tutte le altitudini, ma le frequenze più elevate (30-50 %) si registrano all'interno della pecceta pura. La registrazione del polline di *Alnus viridis* tra 20 e 30% è indicatrice della presenza *in situ* della specie. Le Cyperaceae hanno una dispersione limitata : allontanandosi dalla sorgente le loro frequenze diminuiscono bruscamente.

INTRODUCTION

À quelques kilomètres au sud-est de Grenoble (Isère, France), la rivière de la Romanche, issue du massif encore englacé des Écrins se fraie un chemin par une profonde entaille entre les massifs cristallins de Belledonne (au nord) et du Taillefer (au sud), qui culminent au dessus de 2800 m. Sur le versant abrupt des gorges, depuis le fond de la vallée (390 m) l'étagement de la végétation est net même si l'empreinte d'une très ancienne utilisation par l'homme est encore manifeste à tous les étages.

Sous le sommet du Taillefer proprement dit (2857 m) existe un vaste plateau (altitude moyenne de 2200 m), modelé par le passage des glaciers et parsemé de petites dépressions lacustres ou palustres qui ont livré de nombreux troncs subfossiles. La découverte de ces troncs dans un environnement aujourd'hui strictement prairial (pelouses sub-alpines et alpines) a déclenché une série de travaux pluridisciplinaires destinés à reconstituer l'histoire des fluctuations postglaciaires de la limite supérieure de la forêt (Ponel *et al.*, 1992 ; Tessier *et al.*, 1993). Parmi ces travaux, l'analyse pollinique a montré l'importance des apports polliniques par vents ascendants et des contradictions entre les reconstitutions fondées sur ces microrestes et celles qui s'appuient sur les macrorestes végétaux. Par exemple, la présence *in situ* de *Pinus uncinata* fut établie par les macrorestes, alors que les pourcentages polliniques de ce taxon étaient inférieurs à la somme de ceux des arbres issus d'étages inférieurs de végétation. L'analyse pollinique de séquences tourbeuses étagées sur les versants de la Romanche (Nakagawa et Beaulieu, inédit) doit compléter les études paléocologiques portant sur le domaine supraforestier selon une stratégie élaborée en Maurienne par David (1993). C'est afin de faciliter l'interprétation des séquences holocènes que le présent travail vise à préciser les relations entre la végétation actuelle et la pluie pollinique. L'étude d'un transect altitudinal de spectres polliniques provenant de coussinets de Bryophytes constitue un moyen classique et efficace pour étudier la dispersion pollinique des taxons arboréens et celle des plantes herbacées, à grande échelle, en intégrant une période comprise entre 10 et 20 ans (Heim, 1970).

CARACTÉRISTIQUES DU SITE

Le massif du Taillefer (fig. 1), est situé dans la zone péri-phérique du parc national des Écrins. Les caractéristiques climatiques et biogéographiques de la zone ont été présentées par Ozenda *et al.* (1968) et par Pautou *et al.* (1992). Ce territoire est situé entre deux régions aux conditions climatiques extrêmes : au nord-ouest, le massif de la Chartreuse qui est le plus arrosé des Alpes externes (1600 mm à Saint Hilaire du Touvet situé à 1100 m d'altitude), au sud-est, le Briançonnais qui représente le pôle de sécheresse de tout l'arc alpin (800 mm à Briançon situé à 1400 m d'altitude). Les vents dominants sont de N, de NO et de SSO (Arquillière, 1986).

La succession altitudinale de la végétation a été décrite par Ozenda *et al.* (1968). En remontant la vallée de la Romanche, ces auteurs ont cartographié : i) l'étage collinéen

caractérisé par une chênaie mixte à *Castanea* et *Carpinus* (série du chêne sessile, au sein de laquelle *Quercus pubescens* est aussi présent) ; ii) l'étage montagnard occupé par la hêtraie mixte, souvent riche en *Acer* (série de la hêtraie) ; iii) l'étage subalpin inférieur caractérisé par la pessière avec quelques îlots de sapin ; iv) l'étage subalpin supérieur constitué jusqu'à 2200 m d'une lande à *Rhododendron ferrugineum*, *Juniperus nana*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* et *V. vitis-idaea* ; v) l'étage alpin dont le cortège herbacé a été détaillé PAR Brugiapaglia et Barbero (1994) ; en 1968, Ozenda *et al.* en fixaient la limite inférieure vers 2200 m, mais aujourd'hui la plupart des phytosociologues la situent beaucoup plus haut, vers 2400-2500 m. Même si cet étagement est bien marqué, il est évident que la dynamique de la végétation sur le versant a été de longue date perturbée par diverses pressions anthropiques (coupes en taillis encore en vigueur auprès des routes, culture du châtaignier, défrichements aujourd'hui cicatrisés, créations de pâturages d'altitude) ; ces perturbations expliquent des présences isolées de *Picea* et celle de *Betula* jusqu'à des altitudes assez basses.

La limite supérieure de la forêt se situe actuellement vers 1900 m, mais sur le versant NE du Grand Galbert, plus abrupt, quelques *Pinus cembra* et *Picea* isolés montent jusqu'à 2400 m.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été effectués lors des trois campagnes de terrain, en 1989, 1991 et 1992 selon une stratégie d'échantillonnage semblable à de celle de Heim (1960), (4 à 5 coussinets de mousse récoltés aléatoirement sur une surface d'environ 25 m² dans des peuplements végétaux phytionomiquement homogènes). Ils constituent un transect allant de 350 m, au fond de la vallée de la Romanche, jusqu'à l'altitude de 2600 m, au sommet du Grand Galbert (fig. 1).

Les coussinets de mousses ont subi un traitement à la soude caustique (20 %) pendant 30 minutes, une filtration sur maille de 300 µ, une attaque à l'acide chlorhydrique (35 %) pendant 20 minutes, puis à l'acide fluorhydrique (70 %) pendant 12 heures, une déshydratation à l'acide acétique et enfin l'acétolyse classique (Erdtman, 1936).

Pour chaque spectre une moyenne de 1000 grains de pollen a été comptée. Les résultats simplifiés de l'analyse pollinique des 40 échantillons sont matérialisés dans le diagramme en figure 2, réalisé avec le programme Gpal3 (Goeury, 1992)¹.

Les fréquences relatives sont établies sur une somme de base excluant les aquatiques et les Cypéracées pour maintenir une homogénéité avec les diagrammes régionaux holocènes. La zonation, qui ne tient pas compte des spectres polliniques, est définie sur la base de l'étagement de la

1. Pour le diagramme complet s'adresser aux auteurs ou à l'EPD, Place de la République, Centre universitaire d'Arles, F - 13200 Arles, France.

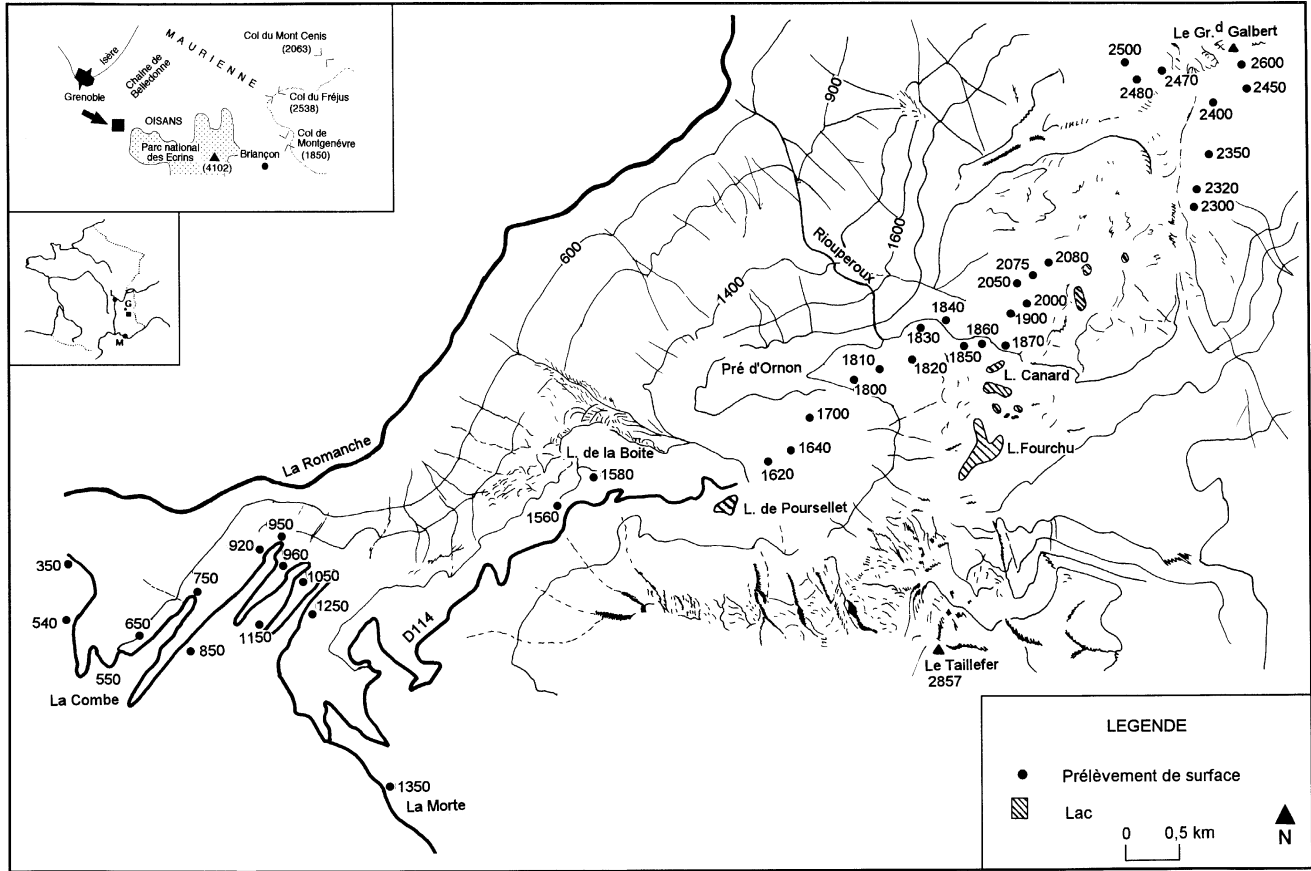


FIGURE 1. Localisation du site.
Location of the study area.

végétation qui figure sur la gauche du diagramme. Les types polliniques (tp.) que nous avons reconnus ne correspondent pas à la nomenclature botanique, mais à des types locaux définis à partir de l'étude morphologique du pollen des taxons présent actuellement sur le Taillefer (Brugiapaglia et Barbero, 1994) selon une stratégie qui se rapproche de celle de Birks (1973).

Une interprétation empirique des résultats peut être effectuée à partir de l'observation de la figure 2, mais il a paru souhaitable de faire appel à une méthode statistique éprouvée pour tenter d'objectiver les relations liant les taxons et les étages de végétation. Sur les valeurs des fréquences relatives de chaque taxon aux différentes altitudes, nous avons effectué une analyse en composantes principales (A.C.P.) avec l'utilisation du programme PPPhalos (Guiot, 1991).

La nomenclature suivie est celle de *Les quatre flores de France* (Fournier, 1961).

RÉSULTATS

Les résultats de l'A.C.P. sont représentés en figure 3a et 3b. L'axe 1 exprime 11 % de la variance, ce qui est peu et témoigne sans doute de la complexité du système étudié et de l'homogénéisation des assemblages liée aux transports ascendants. Ce faible pourcentage est commun aux analy-

ses pratiquées sur un grand nombre de variables exprimant des abondances relatives. Cependant, cet axe exprime clairement un gradient altitudinal : du côté positif sont localisés les sites au-dessus de 1800 m et du côté négatif les sites au dessous de 1800 m. Les étages de végétation sont répartis selon une parabole (effet Gutman [Benzecri et Benzecri, 1980]), les spectres de l'étage subalpin boisé en *Picea* se situant sur la médiane. L'axe 2 exprime 7 % de la variance et il semble expliquer le gradient de la dispersion pollinique des taxons à différentes altitudes : du côté négatif sont concentrés les sites des étages collinéen et subalpin avec les taxons dont le pollen est peu dispersé, tandis que du côté positif de l'axe 2 s'observe le pollen des taxons de l'étage alpin et des taxons ubiquistes.

Le fait que des taxons polliniques tels que *Abies*, *Olea*, *Quercus* type *ilex* se trouvent du côté positif de l'axe 1 (fig. 3a) dans le secteur correspondant aux sites d'altitude est en bonne conformité avec les spectres polliniques qui montrent que ces taxons sont très bien transportés par le vent et que leurs fréquences sont importantes en milieux ouverts supra-forestier (landines et prairies). Ceci constituera certainement un obstacle à l'établissement de reconstitutions climatiques quantitatives à partir de spectres anciens. La figure 3a met bien en évidence la séparation entre les taxons qui sont typiques de l'étage collinéen (*Carpinus*, *Fraxinus*, *Quercus robur*

TRANSECT DE SURFACE MASSIF DU TAILLEFER (ISÈRE, FRANCE)

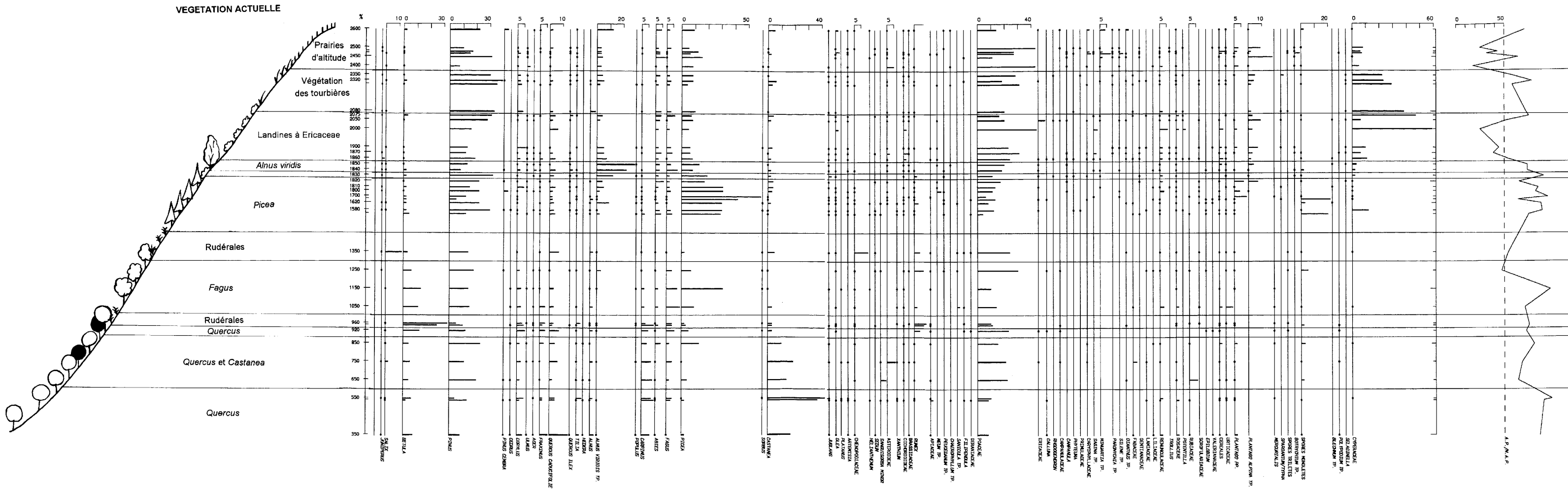


FIGURE 2. Diagramme simplifié de la pluie pollinique actuelle. À gauche du diagramme est décrite l'étagement de la végétation actuelle (350-920 m, étage collinéen ; 950 - 1350 m, étage montagnard ; 1560-2350 m, étage subalpin ; 2400-2600 m, étage alpin). Les valeurs sont exprimées en pourcentage. À droite, figure la courbe du pollen arboréen sur total des grains (PA/T). Tiré : 50 %.

Simplified modern pollen percentage diagram. Vegetation belts are shown on the left. Elevations are in metres. On the right, curve of the arboreal pollen over the total (AP/T). Broken line : 50 %.

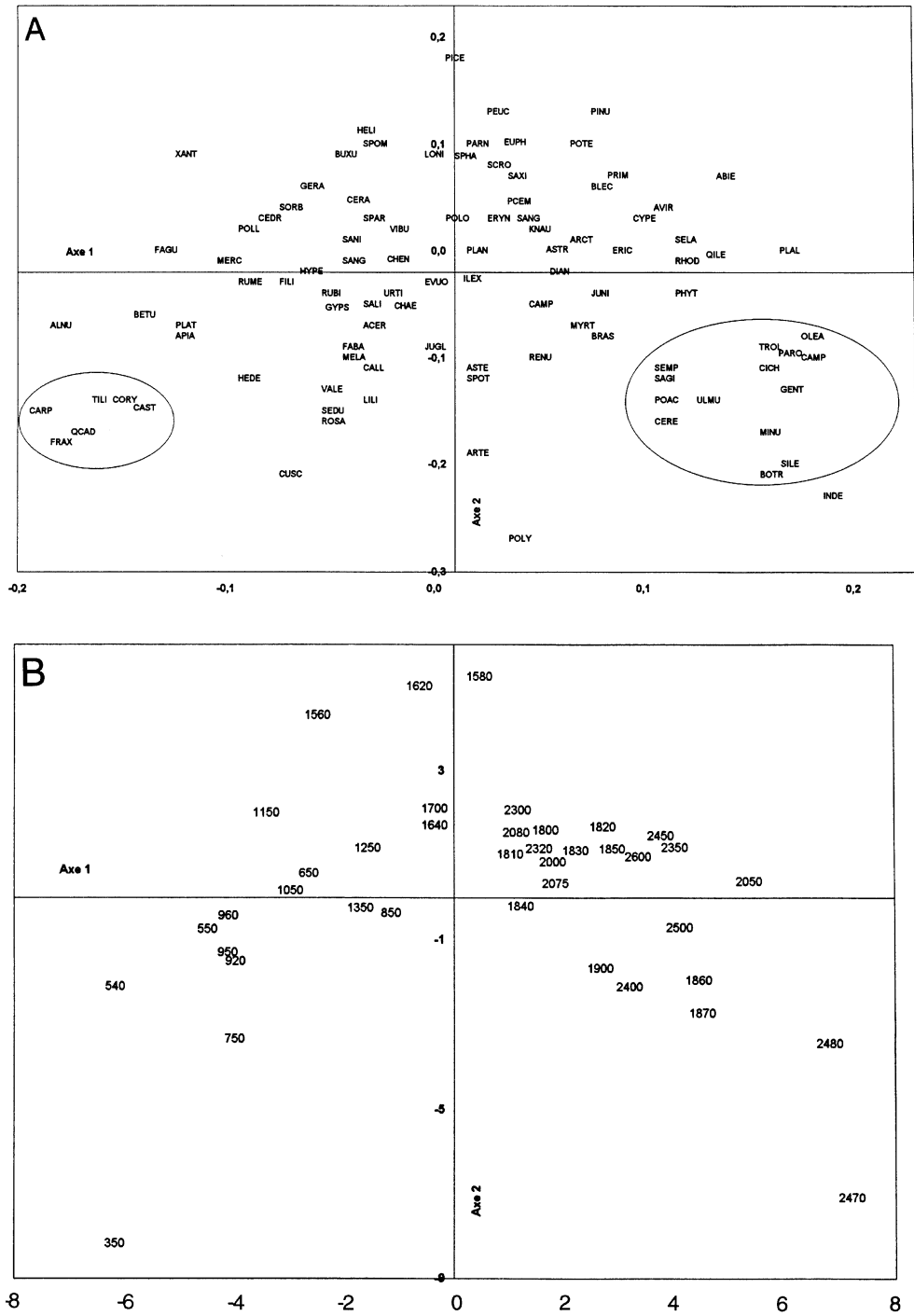


FIGURE 3. Analyse en composantes principales réalisée sur les 40 spectres. a) Localisation des taxons pour les deux premières composantes. b) Localisation des altitudes pour les deux premières composantes.

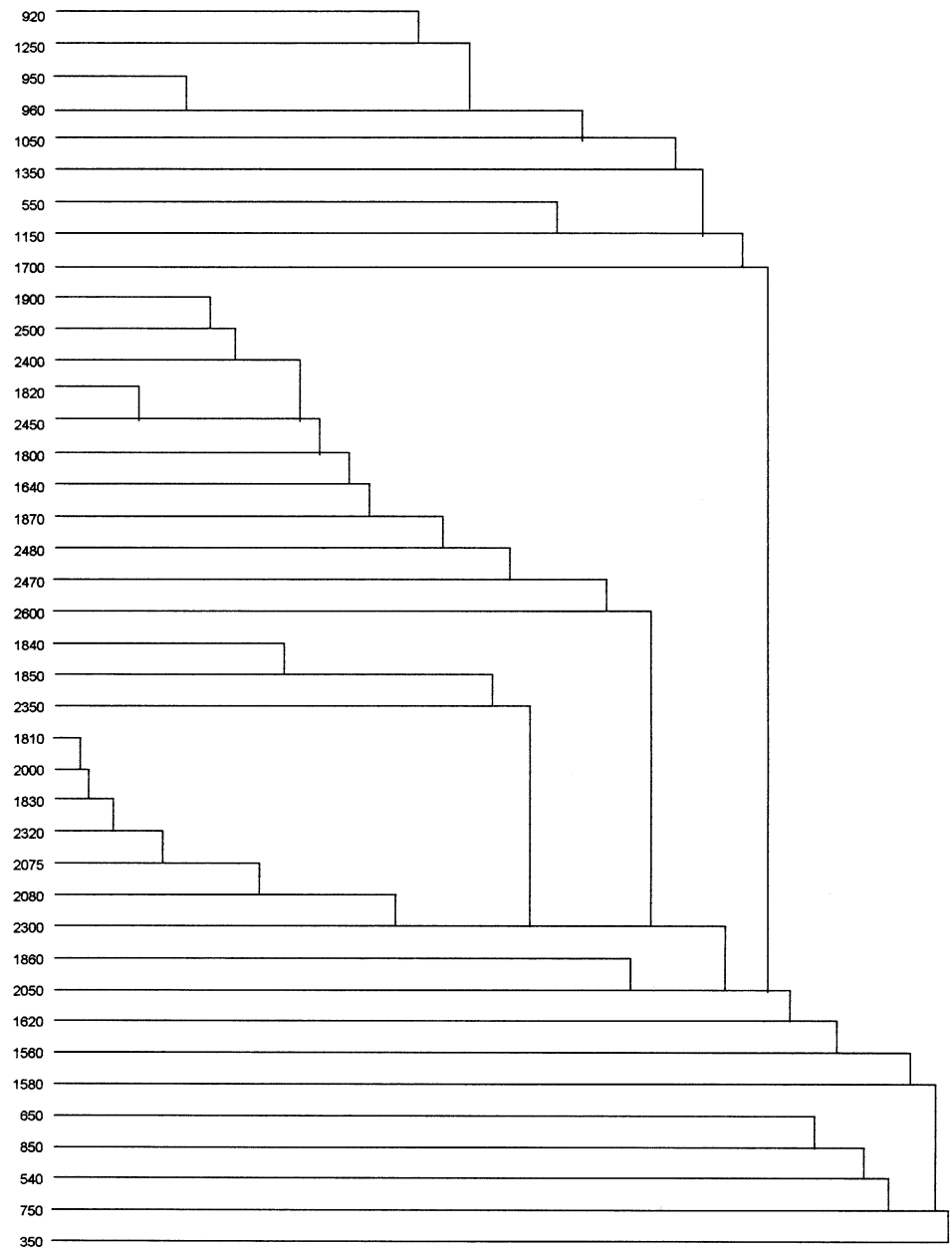
Principal component analysis of the 40 pollen spectra. a) Dispersion of the taxa for the first two components axes. b) Dispersion of elevations for the first two components.

tp., *Tilia*, *Corylus* et *Castanea*), du côté négatif de l'axe 1, et ceux qui sont liés aux étages alpin et subalpin supérieur (*Minuartia* tp., *Gentianaceae* tp., *Paronychia* tp., *Sagina* tp., *Sempervivum*, *Trollius*, *Botrychium* tp.), du côté positif de l'axe 1. De ce côté de l'axe sont présents aussi des taxons qui ont subi à l'évidence un très fort transport tels que *Ulmus*, Céréales, *Olea*, et ceux qui sont présents dans la plupart des placeaux (Poaceae).

La classification hiérarchique ascendante (fig. 4) montre un premier regroupement avec les spectres de 540, 650, 750 et 850 m dont les trois derniers font partie de la végétation caractérisée par *Castanea*. Le groupe de 550, 920, 950, 960, 1050, 1250 et 1350 m comprend les niveaux qui recèlent des taxons liés à la rudéralisation de la chênaie et de la hêtraie. Enfin, un autre ensemble homogène est celui des niveaux de 2075, 2080, 2300 et 2320 m qui regroupe les placettes de tourbières.

FIGURE 4. Classification hiérarchique ascendante sur les 40 coussinets de mousse analysés.

Cluster analysis for the 40 moss polster samples analysed.



REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE L'ÉTAGE COLLINÉEN

La chênaie domine entre 350 m et 920 m d'altitude. À 350 m, la chênaie dégradée est représentée avec un taux de 15 % de pollen (type *Quercus robur*. À *Quercus pubescens* et *Quercus sessiliflora* s'ajoutent *Carpinus* et *Castanea* dans les spectres des niveaux de 500, 550 , 650, 750 et 850 m. Dans ceux des niveaux où *Castanea* est actuellement effectivement le plus abondant sa représentation pollinique n'est pas la plus élevée (< à 15 %).

Là où *Castanea* est présent, sa représentation peut-être bonne (40 à 50 %) ou plus modeste (10 à 15 %) mais les pourcentages polliniques sont toujours supérieurs à ceux

obtenus hors de son étage de végétation. La discrétion de *Tilia* est explicable par un rôle modeste dans la chênaie et une médiocre dispersion pollinique. *Fraxinus* qui, lui aussi, dissémine mal son pollen présente ses fréquences les plus élevées à 350 m (proximité de la ripisylve de la Romance et autour de 960 m, là où l'activité humaine l'a favorisé ; bien que son pollen soit noté à toutes les altitudes, des fréquences supérieures à 2 % sont corrélées avec l'étage collinéen. Cette faible représentation pollinique, mise en évidence pour *Tilia* et *Fraxinus*, ne s'applique pas à *Picea* pour lequel des présences accidentelles dans la chênaie liées aux perturbations anthropiques (850 m) se traduisent par des pourcentages élevés. Les taux de *Pinus* oscillant autour d'une moyenne de 15-20 % résultent d'un apport régional mais

aussi de l'ubiquité d'flots de ce taxon qui profite de la déprise agricole. Le pollen d'un taxon herbacé est généralement présent quand la plante est sur place (650 m).

La chênaie est donc une formation végétale qui n'est pas caractérisée par le pollen de *Quercus*, car ce dernier est présent à toutes les altitudes dans la formation comme en dehors avec des fréquences relatives de 5-10%. Par contre, *Castanea* et *Carpinus*, avec un taux de 10% du pollen peuvent être considérés comme de bons marqueurs de l'étage collinéen.

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA FORÊT DE *FAGUS*

La forêt de *Fagus* est présente entre les niveaux de 1050 et 1250 m. Les trois spectres ne sont pas discernables des autres par leur composition pollinique. Les taux de *Fagus* augmentent d'une manière insignifiante par rapport au reste du diagramme. Sa dispersion est pourtant importante jusqu'à 2600 m, probablement du fait que *Fagus* pollinise plus tôt que les autres arbres caducifoliés (avril-mai), tandis que la plupart de ces derniers ont une phénologie plus tardive, sauf *Quercus* qui pollinise aussi en avril. Il peut s'agir d'un simple effet dû au recouvrement local, car la représentation pollinique de *Fagus* est nulle sous la pessière (< à 2%), tandis qu'à l'ouverture du milieu (landines et prairies alpines) correspond une augmentation du taux de pollen qui peut donc se déposer. En tout cas, est vérifié une fois de plus une très forte sous-représentation pollinique de *Fagus* dans ses forêts (Beaulieu, 1977), associée néanmoins ici à une surprenante capacité de dispersion à plus grande distance. Cette observation soulève la question de l'usage automatique des données actuelles pour interpréter les spectres polliniques holocènes : les séquences du Taillefer (Ponel *et al.*, 1992) montrent entre 5000 et 3000 BP des taux beaucoup plus élevés que ceux enregistrés actuellement dans la forêt dense de *Fagus*.

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA VÉGÉTATION À *PICEA*

La présence des forêts de *Picea* caractérise les niveaux entre 1560 et 1820 m d'altitude. Le taux moyen de *Picea* est de 30%. Les taux les plus importants (40-55%) sont bien associés à la pessière pure, entre 1640 et 1700 m d'altitude. La dispersion du pollen de *Picea* est importante et on le retrouve à tous les étages. La présence d'individus isolés de ce taxon est bien démontrée par les fréquences *in situ* polliniques : à 1150 m, par exemple, le pic du pollen de *Picea* (25%) reflète la présence de ce taxon dans la végétation.

Le pollen de Poaceae provenant de la prairie pâturée à *Nardus stricta* (1800 m : Pré d'Ornon) est très mal enregistré dans la pluie pollinique. Dans cette nardaie bordée par *Picea*, quelques *Pinus uncinata* et *Pinus cembra* (explication du taux non négligeable de ces taxons : 25%), les fréquences des Poaceae, qui devraient être élevées, dépassent tout

juste 11%. Cela est dû sans doute essentiellement au brouillage par les bovins et les équins qui empêche la floraison de *Nardus* (fait observé lors de la campagne de terrain en juillet 1992).

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA VÉGÉTATION DES LANDINES

Les landines consistent en des formations végétales à Ericaceae (*Rhododendron*, *Vaccinium*) qui occupent l'étage subalpin. Il s'agit d'un milieu ouvert favorable au dépôt de la pluie pollinique provenant des étages inférieurs. La faible représentation pollinique des Ericaceae est bien connue dans la littérature et est ici bien démontrée car sous des peuplements de *Rhododendron* et *Vaccinium* (2050 m), la représentation pollinique maximale en est de 5%. Ceci n'implique pas nécessairement le fait que les Ericaceae ne dispersent pas leur pollen, mais plutôt qu'elles en produisent très peu, la reproduction s'effectuant surtout par voie végétative sous des conditions de stress climatique (Escaravage *et al.*, 1996.).

Le faciès à *Alnus viridis* est représenté par 28% du pollen de ce taxon. Ce pourcentage diminue au fur et mesure qu'on s'éloigne de l'aulnaie. L'enregistrement pollinique d'*Alnus viridis* est un bon indicateur de la présence sur place de cette espèce.

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA VÉGÉTATION DES LACS ET DES TOURBIÈRES

La végétation entourant les lacs est caractérisée par des peuplements à *Festuca* et *Agrostis*; celle des tourbières, à toutes les altitudes, est caractérisée par des peuplements à *Eriophorum scheuchzeri*, *Eriophorum angustifolium*, et dans les auroles plus humides par des groupements à *Trichophorum caespitosum*, *Carex* sp. et *Juncus filiformis*. La prairie avoisinante est caractérisée par *Nardus stricta* et *Festuca* sp.; *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium* sp., *Juniperus nana* et *Loiseleuria procumbens* constituent la végétation des pelouses évoluées.

Les grains de pollen des genres appartenant à la famille des Cyperaceae sont pour la plupart indiscernables, mais la pluie pollinique reflète fidèlement la végétation de la tourbière. Il faut aussi remarquer la dispersion limitée des Cyperaceae : en effet, dès qu'on s'éloigne de la source productrice, les taux du pollen diminuent brusquement.

La végétation à *Carex* sp., entourant le lac de la Boite (1580 m), situé au milieu d'une pessière, est polliniquement caractérisée par des taux de *Picea* égaux à ceux enregistrés sous la pessière dense et par des taux de 15% des Cyperaceae.

Il est donc possible d'affirmer que la dispersion des Cyperaceae est faible et des taux de 25% indiquent une végétation *in situ* dominée par les espèces appartenant à cette famille.

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA VÉGÉTATION DES PELOUSES SUBALPINES ET ALPINES

Autour du prélèvement situé à 2000 m, la végétation est dominée par *Luzula* et *Nardus* dont le pollen représente la plus grande partie du total. Le taux de 60 % de Cyperaceae semble en contradiction avec l'affirmation qui précède. Ou bien la présence de Cyperaceae à proximité immédiate n'a pas été relevée lors de l'échantillonnage ou bien les grains de pollen identifiés incluent des Juncaceae dont le pollen est difficilement discernable de celui des Cyperaceae et a, en outre, la réputation de mal se conserver ; le pollen de Poaceae (43 %) doit être attribué majoritairement à *Nardus*. Bien que les taux de Poaceae soient assez élevés à toutes les altitudes, la moyenne des pourcentages dans les spectres du domaine supra-forestier est supérieure à celle des étages inférieurs.

Dans les zones dépourvues de végétation arboréenne ou arbustive, les pelouses sont caractérisées par *Festuca* sp., *Plantago alpina*, *Minuartia*, *Sempervivum*, *Antennaria* et *Silene*. Étant donnée la difficulté de caractériser l'étage forestier, nous avons tenté dans un précédent travail (Brugiapaglia et Barbéro, 1994) d'établir une séparation entre les étages subalpin supérieur déboisé et alpin sur la base de taxons marqueurs en poussant la détermination du pollen des Apiaceae et des Caryophyllaceae et en définissant un certain nombre de types polliniques au niveau générique (*Sanicula* tp., *Eryngium* tp., *Astrantia* tp., *Chaerophyllum* tp., *Peucedanum* tp., *Meum* tp., *Sagina* tp., *Minuartia* tp., *Paronychia* tp., *Silene* tp., *Dianthus* tp., *Cerastium* tp., *Gypsophyla* tp.). L'étage alpin est riche en Caryophyllaceae croissant en coussinet (*Sagina* sp., *Minuartia* sp.) et l'étage subalpin plus riche en Apiaceae. En dépit du faible poids de ces taxons en pourcentage relatif, l'A.C.P. (fig. 3a) confirme pleinement l'efficacité de ces taxons marqueurs puisqu'elle regroupe la plupart des Caryophyllaceae (*Sagina* tp., *Paronychia* tp. et *Minuartia* tp.) du côté positif de l'axe 2 à une certaine distance des Apiaceae (*Astrantia* tp., *Meum* tp. et *Peucedanum* tp.). Cette stratégie offre donc la possibilité de caractériser, à travers des taxons marqueurs, le subalpin et l'alpin.

La diversité pollinique qui caractérise les milieux d'altitude est sans doute attribuable aux apports lointains (*Olea*) et régionaux (*Fagus*, *Quercus*, *Alnus viridis*, *Abies*, *Picea*) favorisés par l'ouverture du milieu. La présence du pollen des Céréales est remarquable : entre 1 et 5 % à 1810 m et à 2000 m, présences à 2470 m et à 2480 m. Le même comportement du pollen des Céréales a été remarqué par Brugiapaglia (1996) pour la pluie pollinique à 2400 m d'altitude en Val d'Aoste.

REPRÉSENTATION POLLINIQUE DE LA VÉGÉTATION DE ZONES FORTEMENT ANTHROPOSÉE

Trois échantillons à 950, 960 et 1350 m ont été prélevés en conditions de nette anthropisation. Les niveaux de 950 et 960 m correspondent à des prélèvements effectués à la

lisière entre la chênaie et une prairie de fauche entourée aussi par *Fagus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Betula* et *Juglans*. L'enregistrement de cette végétation est bien en accord avec sa composition sauf pour *Juglans* qui n'est pas présent dans la pluie pollinique du niveau de 950 m alors qu'un arbre est assez proche. Beaulieu (1977) a noté la faible représentation de cette essence dont le pollen n'est abondant qu'à proximité des vergers. Un grain de pollen isolé peut néanmoins être rencontré à distance des arbres comme c'est le cas dans la plupart des spectres. En dépit de la proximité d'une ferme, les taxons liés à l'anthropisation, sauf *Rumex*, ne sont pas plus abondants que dans la hêtraie voisine (1050 m), cette dernière étant parcourue par les hommes et les animaux.

Le niveau de 1350 m correspond à un prélèvement entre une prairie de fauche et un ruisseau entouré par *Fraxinus*, *Betula*, *Alnus* et *Salix*. La pluie pollinique enregistre l'aspect anthropique de la végétation avec des fréquences de 9 % pour les Chenopodiaceae, 4 % pour le *Rumex* et de 25 % pour les Poaceae. Dans le diagramme, on remarque la présence du pollen de *Salix*, *Alnus*, *Betula* et *Fraxinus* qui sont présents dans la végétation actuelle, mais il faut aussi observer la présence du pollen de *Castanea* et *Juglans* même si ces arbres sont très éloignés de la placette de prélèvement.

Le pollen des Céréales, dont la présence n'est pas signalée dans la description de la végétation, est enregistré tout le long du diagramme. Il apparaît que, contrairement à l'opinion de Heim (1960), le pollen des Céréales soit transporté sur des longues distances (Brugiapaglia, 1996) et l'enregistrement maximal est obtenu dans les placettes d'altitude (1860, 1900, 2000 et 2480 m) soulignant le rôle des vents ascendants provenant du fond de la vallée de la Romanche.

DISPERSION POLLINIQUE DE QUELQUES TAXONS

Quelques traits de la dispersion des taxons sont confirmés par notre étude :

- **Betula.** Les quelques individus de *Betula* présents dans la hêtraie et dans la pessière manifestent une dispersion limitée. Le pollen est bien représenté dans les milieux anthropisés, ouverts et il est présent tout le long du transect avec des fréquences inférieures à 5 %.

- **Alnus viridis.** Ce taxon représente 30 % du total du pollen sous l'aulnaie. Les fréquences chutent brusquement en s'éloignant de la source, des grains isolés se retrouvent à toutes les altitudes, mais, comme il occupe préférentiellement la zone de combat, des fréquences supérieures à 1 % ne sont systématiquement notées que dans les étages subalpin et alpin.

- **Pinus.** Le pollen de ce taxon est observé dans tous les spectres. Il représente un bruit de fond avec des fréquences légèrement plus importantes en milieux ouverts (25 %) tels que les landines, les prairies à Poaceae et les tourbières d'altitude.

- **Quercus.** Les fréquences de ce taxon sont quasiment constantes dans tous les spectres. Ses fréquences maximales (15 %) sont atteintes à 350 m d'altitude en bordure de la chênaie ; la grande variété de taxons forestiers se partageant l'étage collinéen explique des fréquences assez modestes aux basses altitudes mais sa dispersion est très forte et il fait partie des taxons qui contribuent au flux pollinique régional avec *Pinus*.

- **Castanea.** Le pic des fréquences de *Castanea* (45 %) est atteint au niveau de 550 m. Quand il est présent dans la végétation, sa représentation dans la pluie pollinique varie entre 45 et 20 %. Cependant, le pollen est présent à toutes les altitudes, mais ses fréquences diminuent au fur et mesure que l'altitude augmente.

- **Fagus.** Il est présent dans la pluie pollinique à toutes les altitudes. Sa dispersion est importante alors qu'il est très fortement sous-représenté dans les stations qu'il occupe effectivement.

- **Abies.** Dans l'étage subalpin inférieur, cet arbre qui a joué un rôle majeur pendant l'Holocène a été supplanté par *Picea* depuis deux millénaires (Ponel *et al.*, 1992) et n'est plus représenté que par quelques petites populations ou individus dispersés dans la pessière. On en retrouve toutfois quelques individus prostrés dans les prairies d'altitude (P.J.H. Richard, comm. pers., 1998). Les fréquences atteintes par ce taxon dans les zones supra-forestières (entre 2,5 et 5 %) signalent donc une bonne dispersion, en contradiction avec des observations antérieures (Reille, 1975 ; Beaulieu, 1977). Ici encore les pentes très abruptes doivent expliquer cette anomalie qui permet de mieux comprendre les taux supérieurs à 50 % atteints par *Abies* vers 6000 BP dans la tourbière du lac Canard dont les macrorestes ont montré qu'elle était alors située au dessus de la sapinière (Ponel *et al.*, 1992).

- **Picea.** Ce taxon est parmi ceux qui ont une dispersion au niveau régional, mais il est aussi bien représenté *in situ*. La pessière est individualisée par des fréquences polliniques comprises entre 25 et 60 %.

- **Les herbacées.** Elles sont sous-représentées dans les prairies d'altitude et sur les tourbières : leur enregistrement dans la pluie pollinique est lié à leur présence *in situ*. Les Cyperaceae (*Carex* sp., *Eriophorum* sp., *Trichophorum* sp.) font exception car elles sont normalement représentées (sur la tourbière les valeurs sont entre 25 et 50 %). *Plantago alpina* tp. et les Caryophyllaceae (*Minuartia* tp., *Sagina* tp. et *Silene* tp.) dans les prairies d'altitude sont aussi normalement représentées. Dans ces dernières et dans les landes à Ericaceae, le pollen de Poaceae est le plus abondant sauf au niveau de 2000 m où le pollen de *Luzula* représente probablement la plus grande partie des fréquences des Cyperaceae (60 %) car leur pollen est difficilement discernable de celui des Juncaceae.

- **PA/T.** Le taux PA/T (pollen arboréen sur le total) change avec la structure du milieu. Dans la forêt fermée le taux est en moyenne de 65 %, dans les landes à Ericaceae il descend à 40 %, dans les tourbières il est de 60% et dans les

prairies alpines de 45 %. Les zones rudérales sont caractérisées par un taux variable entre 65 % et 50 % ; donc il apparaît clairement que le rapport PA/T ne peut pas être utilisé pour distinguer une station boisée d'une formation ouverte (fig. 2, à droite).

Beaulieu (1977), dans les Alpes du Sud, considère qu'un milieu forestier fermé correspond à un taux PA/T de 88 %, un milieu non boisé à un taux moyen de 68 % et un milieu ouvert à un taux moyen de 64 %. Heim (1970) pour les Ardennes remarque un taux moyen de 80 % en forêt ; par contre dans le cas de tourbières, prairies et landes le taux est de 29 % en moyenne. Ruffaldi (1994) sur le transect effectué autour du lac Cerin observe des taux moyens de 60 % pour le milieu boisé et de 25 % pour les prairies. L'addition de ces observations montre que ces valeurs PA/T dépendent d'un nombre considérable de paramètres liés à la topographie et à la structure locale et régionale de la végétation et ne peuvent donc être considérés qu'à titre indicatif.

Le rapport entre les taux des milieux forestiers et les taux des prairies issus des quatre travaux précédemment cités, livre un rapport de 1,4 pour notre étude, de 1,3 pour le travail de Beaulieu (1977), de 2,8 pour Heim (1970) et de 2,4 pour Ruffaldi (1994). En effet, il est possible d'observer que des taux plus faibles de PNA (pollen non arboréen) sont enregistrés pour les sites de plaine. Il apparaît clairement que le relief de montagne favorise les transports et les brassages polliniques, ce qui ne permet pas d'appliquer les modèles de dispersion établis en plaine ; à chaque situation topographique peut correspondre un niveau particulier de distorsion spectrale. Par exemple, les transects établis par Coûteaux (1981) quelques dizaines de kilomètres plus à l'est ne présentent pas un signal aussi intense des transports ascendants.

CONCLUSIONS

L'étude présentée ici montre une fois de plus que la dispersion pollinique en montagne est fonction de conditions physiographiques locales (pentes, exposition aux vents dominants et altitude) (Barthélémy et Jolly, 1989). Elle sera donc utile à l'interprétation d'une série de séquences polliniques holocènes étagées à différentes altitudes de part et d'autre de la Romanche : lac de la Boite, lac de Praver, marais de Mont-Sec (Nakagawa, Brugiapaglia et Beaulieu, inédit), lac Luitel (Wegmüller, 1977).

L'ubiquité du pollen de *Pinus* dans le domaine supra-forestier (jusqu'à 40 % bien que ce taxon ne forme pas de vastes peuplements dans les étages inférieurs), et à un moindre degré celle de *Picea* montrent bien qu'il n'est pas possible d'extrapoler à la montagne les modèles de dispersion pollinique établis en plaine (Heim, 1970). Sur la base de telles extrapolations abusives, certains auteurs ont surestimé la rapidité de recolonisation forestière postglaciaire des domaines de haute altitude dans les Alpes françaises (Beaulieu, 1977 ; Coûteaux, 1981). Seuls le couplage de l'analyse pollinique avec l'étude des macrorestes végétaux et l'identification des stomates de conifères permettent une évaluation

réaliste des fluctuations de la limite supérieure des forêts (Wegmüller, 1977 ; Ammann et Wick, 1993 ; David, 1993 ; Wick, 1994 ; Brugiapaglia, 1996).

L'A.C.P. mise en œuvre regroupe sans trop de peine les spectres des étages de végétation collinéen et alpin, mais une grande dispersion existe pour ceux des étages montagnard et subalpin. Cependant, la stratégie d'identification au niveau générique de taxons marqueurs de l'étage alpin paraît efficace. Il serait souhaitable que les nombreuses équipes, travaillant sur la limite supérieure des forêts dans l'arc alpin, tentent la même expérience pour vérifier la possibilité d'une généralisation.

Ce travail pose aussi le problème de la possibilité en montagne des reconstructions climatiques quantitatives à partir des données fossiles (Brugiapaglia, 1996). En effet, elles doivent être réalisées avec précaution car l'enregistrement du pollen à haute altitude est très diversifié, l'apport pollinique régional y mélangeant tous les étages de végétation. Une possible solution serait d'utiliser la présence de taxons marqueurs des étages supraforestiers pour exclure les taxons arborés allochtones ; une autre serait de tenter de caractériser les étages sur la base des fréquences polliniques absolues, susceptibles de permettre une meilleure évaluation du caractère autochtone des taxons. C'est dans cet esprit qu'ont été mis en place, selon le même transect altitudinal, des pièges à pollen (*Tauber traps*) dans le cadre du programme européen « *Forest* », pièges qui permettront d'enregistrer la pluie pollinique annuelle sur une surface de dimension connue (Hicks et Hyvärinen, 1986).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été exécuté dans le cadre du projet « *Forest* » financé par le programme « Environnement et Climat » des Commissions de l'Union européenne.

RÉFÉRENCES

- Ammann, B. et Wick, L., 1993. Analysis of fossil stomata of conifers as indicators of the alpine tree line fluctuations during the Holocene, p. 175-185. In *Oscillations of the Alpine and Polar Tree Limits in the Holocene*. ESF Project European Palaeoclimate and Man, 9.
- Arquillière, S., 1986. Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'épicéa (*Picea abies* L. Karsten.) dans une zone de combat subalpin : massif du Taillefer, Alpes dauphinoises. Thèse 3^e cycle, Grenoble, 258 p.
- Barthélémy, L. et Jolly, M.C., 1989. Milieux de montagne et palynologie. *Acta Biologica Mont.*, 9 : 325-332.
- Beaulieu, J.-L. de, 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p.
- Benzecri, J.P. et Benzecri, F., 1980. Pratique de l'analyse des données. Dunod, Paris.
- Birks, H.J.B., 1973. Past and present vegetation of the Isle of Skye. A palaeoecological study. Cambridge University Press.
- Brugiapaglia, E., 1996. Dynamique de la végétation tardiglaciaire et holocène dans les Alpes italiennes nord-occidentales. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 153 p.
- Brugiapaglia, E. et Barbero, M., 1994. Variation de la limite subalpin/alpin depuis la période atlantique sur le plateau du Taillefer (Isère, France). *Écologie*, 25 (3) : 157-172.
- Coûteaux, M., 1981. Caractérisation pollenanalytique en Oisans des milieux forestiers et des milieux supraforestiers dans l'actuel et dans le passé. Actes du Colloque de Perpignan, 16.4.1981 : La limite supérieure de la forêt et sa valeur de seuil, p. 139-159.
- David, F., 1993. Évolutions de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du nord depuis la fin des temps glaciaires. Thèse Université Aix-Marseille III, 94 p.
- Erdtman, G., 1936. New methods in pollenanalysis. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 30 (2) : 154-164.
- Escaravage, N., Pornon, A. et Doche, B., 1996. Évolution des potentialités dynamiques des landes à *Rhododendron ferrugineum* L. avec les conditions de milieu (étage subalpin des Alpes du Nord - France). *Écologie*, 27 : 35-50.
- Fournier, P., 1961. Les quatre flores de France. Éd. P. Lechevalier, Paris.
- Goeury, C., 1992. Gpal3, a program for pollen data management including displaying and correlation. 8th International Palynological Congress, Aix-en-Provence, septembre 6-12 1992.
- Guiot, J., 1991. Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology. Quantification des changements climatiques. Méthodes et programmes: monographie n°1. Institut national des sciences de l'Univers, Programme national d'Études des Climats, 258 p.
- Heim, J., 1970. Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle en Europe occidentale. Thèse, Université de Louvain, 181 p.
- Hicks, S. et Hyvärinen, V.P., 1986. Sampling modern pollen deposition by means of "Tauber traps" : Some considerations. *Pollen et Spores*, 28 (2) : 219-242.
- Moore, P.D., Webb, J.A. et Collinson, M.E., 1991. Pollen analysis. Second edition. Blackwell, 216 p.
- Ozenda, P., Tonnel, A. et Vigny, F., 1968. Feuille de Vizille (XXXIII - 35). *Doc. Cart. Végét. Alpes*, 6 : 71-87.
- Pautou, G., Cadel, G. et Girel, J., 1992. Le bassin de Bourg d'Oisans, carrefour phytogéographique des Alpes. *Revue d'Écologie alpine*, 1 : 23-43.
- Ponel, P., Beaulieu, J.-L. de et Tobolski, K., 1992. Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps: A study of pollen, plant macrofossils and fossil insects. *The Holocene*, 2 (2) : 117-130.
- Reille, M., 1975. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 206 p.
- Ruffaldi, P., 1994. Relationship between recent pollen spectra and current vegetation around the Cerin peat bog (Ain, France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 82 : 97-112.
- Tessier, L., Beaulieu, J.-L. de, Coûteaux, M., Édouard, J.L., Ponel, P., Rolando, C., Thimon, M., Thomas, A. et Tobolski, K., 1993. Holocene palaeoenvironments at the timberline in the French Alps - a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22 : 244-254.
- Wegmüller, S., 1977. Pollenanalytische Untersuchungen zur spät - und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné). Verlag Paul Haupt, Bern, 185 p.
- Wick, L., 1994. Early-Holocene reforestation and vegetation change at a lake near the Alpine forest limit : Iago Basso (2250 m asl), Northern Italy. *Dissertationes Botanicae*, 234 : 555-563.

ANNEXE 1

Description des placeaux

2600 m - Sommet du Grand Galbert avec exposition au nord-ouest. Végétation rupicole avec *Minuartia* et *Sempervivum* ; quelques petits *Pinus cembra* végètent sur la falaise sous-jacente au Grand Galbert. **2500 m** - Il s'agit d'une pelouse alpine à *Nardus stricta* et *Festuca ovina* avec quelques rares exemplaires de *Vaccinium* div. esp. **2480 m** - Même situation qu'à 2500 m mais avec exposition au sud et recouvrement plus important de *Vaccinium*. **2470 m** - Pelouse à *Festuca halleri*, *Silene exscapa* et *Carex sempervirens*. **2450 m** - Près de petits lacs ; végétation à *Festuca halleri*, *Antennaria dioica*, *Silene exscapa* et *Carex sempervirens*. **2400 m** - Fond desséché d'un petit lac ; végétation à *Agrostis rupestris*, *Pedicularis rhaetica*, *Gnaphalium supinum*, *Silene exscapa* et *Antennaria dioica*. **2350 m** - Il s'agit d'une tourbière au pied du Galbert ; la végétation présente une disposition concentrique : au centre domine *Eriophorum scheuchzeri* et la ceinture est formée par *Juncus* div. esp., *Carex* div. esp., ensuite *Nardus stricta*, *Trichophorum caespitosum* et *Plantago alpina* pour se terminer avec *Vaccinium uliginosum* et *Loiseleuria procumbens*.

2320 m - Il s'agit encore d'une tourbière au pied du Galbert ; la végétation qui ceinture la tourbière est caractérisée par *Eriophorum scheuchzeri*, *Eriophorum angustifolium* et *Sparanium affine*. Sur celle-ci *Trichophorum caespitosum*, *Carex fusca* et *Juncus filiformis* foisonnent. La prairie est dominée par *Nardus stricta*, *Potentilla tormentilla* et *Festuca rubra* auxquels s'ajoutent *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium uliginosum* et *Loiseleuria procumbens*. **2300 m** - La végétation de la tourbière à 2300 m est la même que celle de 2320 m. **2080 m** - Le prélèvement a été effectué le long du ruisseau qui traverse une tourbière « morte » : la végétation est dominée par *Eriophorum scheuchzeri*, *Eriophorum angustifolium*, *Trichophorum caespitosum*, *Juncus filiformis*, *Nardus stricta*, *Rhododendron ferrugineum* et *Juniperus nana*. **2075 m** - La végétation est caractérisée par *Carex* div. esp., *Potentilla tormentilla*, *Nardus stricta*, *Viola palustris*, *Trichophorum caespitosum* et *Botrychium lunaria*. **2050 m** - Le

prélèvement a été effectué sur un éboulis colonisé par *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus* et *Polysticum alpestre*. **2000 m** - La végétation est dominée par *Luzula* sp. et *Nardus stricta*. **1900 m** - Au sommet d'un verrou dans un paysage avec rares *Picea*, beaucoup de *Juniperus*, *Vaccinium* div. esp. et *Arctostaphylos*. **1870 m** - Le prélèvement a été effectué en bordure de la landine sèche et d'une formation plus ou moins rupicole avec *Juniperus*. **1860 m** - Landine sèche sur un replat ouvert en rive est du ruisseau du Riouperoux, entre nardaie et falaise. **1850 m** - Sous aulnaie à *Alnus viridis* avec *Athyrium alpestre*, *Rumex arifolius*, *Chaerophyllum hirsutum* et *Geranium sylvaticum* ; face opposée à la landine. **1840 m** - Le long du ruisseau du Riouperoux. *Picea* et *Pinus cembra* déjà abondants. Sur l'autre versant aulnaie. L'échantillon a été prélevé sur l'éboulis sous la falaise. **1830 m** - Le long d'une piste après franchissement du Riouperoux en bordure de la rhideoraie avec *Adenostyles*. **1820 m** - Sous falaise à *Pinus cembra* abondants, dans une pelouse proche de la pessière. **1810 m** - Dans la nardaie du Pré d'Ornon, sous population de *Picea*. **1800 m** - L'échantillon a été prélevé dans la vaste nardaie du Pré d'Ornon. **1700 m** - Pessière. **1640 m** - Pessière. **1620 m** - Pessière dans roche. **1580 m** - Lac de la Boite entouré par *Picea*. **1560 m** - Pessière avec *Betula*. **1350 m** - La Morte ; champs avec en bordure *Fraxinus*, *Betula*, *Alnus* et *Salix*. **1250 m** - Hêtraie avec *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Abies* et *Tilia*. **1150 m** - Hêtraie avec *Picea*, *Corylus*, *Fraxinus* et *Rubus*. **1050 m** - Hêtraie avec *Acer*, *Fraxinus* et *Corylus*. **960 m** - Bellème ; végétation rudérale avec *Fagus*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Betula* et *Juglans*. **950 m** - *Idem*, mais moins boisé. **920 m** - Chênaie avec *Fraxinus* et *Acer*. **850 m** - Formation avec *Fraxinus*, *Acer*, *Betula*, *Castanea* et *Picea*. **750 m** - Chênaie avec *Carpinus*, *Castanea* et *Tilia*. **650 m** - *Idem* mais avec plus de *Castanea* ; en bordure *Tilia*, *Betula*, *Prunus avium* et *Sanguisorba minor*. **550 m** - La Combe ; chênaie à *Carpinus* et *Castanea*. **540 m** - *Carpinus*, *Castanea*, *Fraxinus* et *Quercus*. **350 m** - Chênaie avec *Clematis*.