Une nouvelle méthode d'étude des peuplements de lichens foliicoles

Olivier BRICAUD* et Claude ROUX*

C.N.R.S., UPRES A 6116, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, FR-13397 Marseille Cedex 20, France

Résumé – Les auteurs proposent une nouvelle méthode de relevé des peuplements de lichens foliicoles poussant sur *Buxus sempervirens*, basée sur le prélèvement intégral, mais prenant en considération l'âge des pousses du phorophyte. Trois variantes sont examinées, parmi lesquelles le dépouillement par types de substrats (feuilles, branchettes chlorophylliennes) est particulièrement bien adapté à la réalisation de relevés phytosociologiques, tandis que le dépouillement par classes d'âges permet de suivre avec précision la dynamique des peuplements foliicoles.

lichens foliicoles / relevé / méthodologie / dynamique

Abstract – The authors propose a new survey method for the foliicolous lichen communities growing on *Buxus sempervirens*, based on the integral sampling but with account of the age of the phorophyte shoots. Three variants are studied, of which the analysis by substrate type is suitable to phytosociological surveys, whereas the analysis by age classes allows to accurately follow the dynamic of the foliicolous communities.

foliicolous lichens / survey / methodology / dynamic

Resumo – La aùtoroj proponas novan metodon de registrado de la foliloghaj likenkunajhoj, kreskantaj sur *Buxus sempervirens*, bazitan sur la totala elpreno, sed kalkulantan kun la agho de la shosoj de la portoplanto. Tri variajhoj estas prezentitaj, el kiuj la analizo laù specoj de substratoj (folioj, klorofilohavaj branchetoj) estas aparte taùga por fitosociologiaj registroj, dum la analizo laù aghoklasoj ebligas precize studi la dinamikon de la foliloghaj kunajhoj.

foliloghaj likenoj / registro / metodiko / dinamiko

^{*} Correspondence and reprints: claude.roux21@wanadoo.fr

INTRODUCTION

Dans toute étude de la végétation, par exemple phytosociologique, l'échantillonnage a une importance capitale; en particulier le relevé, qui est à la base de diverses analyses et synthèses, doit être impérativement représentatif du peuplement étudié. Clauzade & Roux (1975) ont montré que la méthode de relevé traditionnelle, mise au point pour les plantes vasculaires par Braun-Blanquet (voir par exemple Braun-Blanquet, 1959) et utilisée pour les lichens par divers auteurs (entre autres Klement, 1955, et Barkmann, 1958), est en réalité inadaptée aux peuplements lichéniques. En effet cette méthode ne permet de relever qu'une partie notablement insuffisante des espèces réellement présentes sur la surface étudiée (de un quart à la moitié dans le cas des peuplements de lichens crustacés par exemple), ce qui conduit à des relevés incomplets et par conséquent à des conclusions qui peuvent être erronées. Roux (1990) a montré que seules les méthodes du prélèvement partiel (Clauzade & Roux, 1975) et du prélèvement intégral (Roux, 1981) sont satisfaisantes pour la réalisation des relevés de végétation lichénique, plus particulièrement la méthode du prélèvement intégral, qui seule permet d'obtenir des recouvrements fiables et précis, même dans le cas des peuplements de petits lichens crustacés.

Depuis, bon nombre de peuplements lichéniques ont été étudiés selon l'une ou l'autre de ces méthodes: terricoles (Rieux, Ritschel & Roux, 1977), saxicoles (Casares & Llimona 1986; Clauzade & Roux 1975; Egea 1991; Egea & Llimona 1987; Egea 1991; Llimona & Egea 1985; Roux 1978; Ménard 1997; Roux & Egea 1992; etc.), corticoles (Abbassi Maaf & Roux 1987; Atienza 1990; Boqueras i Bailina 1990; Bricaud, 1996; Giralt 1996; Roux & Bricaud 1990; etc.). Cependant, les lichens foliicoles étaient restés jusqu'ici peu explorés du point de vue phytosociologique en raison des difficultés de leur étude. La seule association décrite, le *Fellhaneretum bouteillei* (Klement, 1955), est en effet basée sur des relevés manifestement incomplets (3 espèces en moyenne seulement, alors que ce nombre est de 10,5 selon Bricaud, 1996), car réalisés selon une méthode inadaptée.

Les lichens foliicoles ont fait surtout l'objet de travaux taxonomiques et floristiques (par exemple Farkas 1987, 1993 etc., Sérusiaux 1979, 1984, 1996, etc., Vèzda, 1977, 1980, 1983, 1984, 1987, etc.) ou, plus rarement, de considérations écologiques générales (Sérusiaux, 1989). Bricaud (1996) a cependant entrepris une étude détaillée des peuplements de lichens foliicoles de la région méditerranéenne française, où ils s'établissent essentiellement sur les feuilles persistantes et les branchettes chlorophylliennes de *Buxus sempervirens*, beaucoup plus rarement sur les feuilles de *Quercus ilex, Hedera helix* et sur les cladodes de *Ruscus aculeatus* (Bricaud, 1996; Bricaud & al., 1991, 1993a, 1993b; De Sloover & Sérusiaux 1984). Les thalles de ces peuplements étant de petite taille et souvent peu reconnaissables sur le terrain, la méthode du prélèvement intégral s'imposait donc. Le prélèvement à effectuer devant être au moins égal à l'aire minimale quantitative des peuplements étudiés, il était nécessaire de déterminer celle-ci dans une première étape.

Bricaud & Roux (2000) ont montré que l'aire minimale des peuplements lichéniques est particulièrement réduite – 30-50 cm² pour l'aire minimale qualitative, 50-80 cm² pour la quantitative –, ce qui autorise l'étude de ces peuplements par la méthode du prélèvement intégral. Cependant cette méthode doit être adaptée aux particularités des peuplements de lichens foliicoles, notamment parce qu'ils s'établissent sur un milieu qui se modifie rapidement et qui a une durée d'existence de seulement quelques années. Dans le cas de *Buxus sempervirens*, le

phorophyte de très loin le plus fréquent dans la région étudiée, les lichens foliicoles s'établissent sur les feuilles et les branchettes chlorophylliennes d'âges variés. Il est donc nécessaire d'examiner dans un premier temps les modalités de la croissance des rameaux du phorophyte.

MÉTHODES

Les modalités de la croissance des rameaux de buis ont été étudiées sur le terrain entre 1991 et 1995, d'une manière synchronique (observation de rameaux d'âges différents sur un même phorophyte) et diachronique (observation de l'évolution dans le temps d'un même rameau), dans des stations de Provence et du Languedoc occidental présentant des conditions écologiques variées.

Les cryptogames foliicoles prises en considération sont les lichens, les champignons non lichénisés (lichénicoles ou non lichénicoles), ainsi que les bryophytes. La nomenclature suit généralement celle des publications et ouvrages suivants: pour les lichens, Clauzade & Roux (1985, 1987, 1989), Roux & al. (1994); pour les champignons lichénicoles, Clauzade & al. (1989); pour les champignons non lichénisés ni lichénicoles Ellis & Ellis (1988); pour les bryophytes, Düll (1983, 1984, 1985). Cependant, en raison des changements nomenclaturaux intervenus depuis lors, des catalogues récents, plus particulièrement Clerc (sous presse), Diederich et Sérusiaux (2000), Hafellner et Türk (2001), Llimona et Hladun (2001), Nimis (1993), Santesson (1993), Scholtz (2000) et diverses publications ont été pris en considération pour présenter une nomenclature actuelle. Les autorités des espèces ne sont mentionnées ni dans le texte ni dans le tableau, mais en annexe (Liste des espèces mentionnées).

Sur le terrain, on prélève intégralement un ensemble de rameaux portés par la même branche et dont la surface foliaire est supérieure à l'aire minimale quantitative du peuplement étudié (voir Introduction). Au laboratoire, les espèces sont déterminées par les méthodes classiques (observation au stéréomicroscope et au microscope à transmission, utilisation de réactifs chimiques, etc.) et leur recouvrement est mesuré selon la méthode préconisée par Roux (1981, 1990), c'est-à-dire sous le stéréomicroscope, au moyen d'une feuille de polyéthylène transparente quadrillée, avec une précision d'environ 0,1 cm².

RÉSULTATS

Particularités du phorophyte, le buis (Buxus sempervirens)

Modalités de la croissance des rameaux du buis

Dans la région méditerranéenne française, le débourrement des bourgeons de *Buxus sempervirens* a lieu entre le 1^{er} avril et le 15 mai. Il débute par une phase d'étalement des feuilles qui y étaient contenues, suivie quelques jours après par l'allongement de la pousse qui atteindra sa longueur définitive généralement au mois de juin. À la base de cette pousse se remarquent les deux feuilles écailleuses de l'enveloppe du bourgeon hivernal. Celles-ci peuvent persister jusqu'à

deux ans après le débourrement et laissent à leur chute une cicatrice qui permet pendant un certain temps de localiser leur emplacement.

Dans les cas les plus simples, le rameau cesse de croître en juin et ne reprendra sa croissance que l'année suivante. Cependant, dans les stations étudiées, il se forme souvent une deuxième pousse au cours de la même année. Cette deuxième phase de croissance peut se produire soit dès la fin juin, soit à la fin de l'été ou à l'automne si les conditions climatiques ont été favorables. Cette deuxième pousse présente généralement des caractéristiques semblables à la première pousse, mais elle est ordinairement de plus petite taille et montre assez souvent des feuilles avortées.

Il est en général possible, sur un rameau, de séparer les différentes pousses successives, mais la distinction entre la première et la deuxième pousse annuelle est souvent très délicate, voire impossible dans de nombreux relevés, et s'avère rapidement illusoire au-delà de 3 ou 4 pousses. De toute manière, ce qui est important dans le cadre de l'étude des peuplements lichéniques, c'est de distinguer les différentes classes d'âges relatifs de feuilles et de rameaux, même si leur âge absolu ne peut pas toujours être précisé avec exactitude.

Durée de vie des feuilles

La durée de vie des feuilles de buis est assez variable selon les conditions stationnelles. Dans les meilleures conditions, on peut distinguer jusqu'à 8 ou 9 pousses, ce qui correspond à une longévité de 4 ans ou 4 ans et demi. Par contre, les rameaux récoltés dans des stations très ombragées et humides présentent souvent des feuilles de 2 ans et demi à 3 ans au maximum (de 3 à 6 pousses), hormis quelques feuilles éparses atteignant 4 ans. Enfin, dans les stations où les conditions climatiques sont sévères (sécheresse estivale, sol très rocheux, altitude élevée), on observe le plus souvent une seule pousse annuelle et les feuilles ont une longévité de 3 à 4 ans.

Modifications de la tige avec l'âge

Jusqu'à l'âge de 2 ans environ la tige des jeunes rameaux présente une cuticule recouvrant un parenchyme chlorophyllien et héberge donc fréquemment des espèces foliicoles. Ensuite le parenchyme chlorophyllien est remplacé progressivement par un tissu subéreux, ce qui entraîne la coexistence sur le même rameau de deux substrats différents: cuticule foliaire, susceptible d'accueillir des espèces typiquement foliicoles, et rhytidome, présentant un mélange de flore foliicole et corticole.

Méthode de relevé

Le milieu que constitue un rameau feuillé de buis présente plusieurs différences importantes par rapport au rhytidome (« écorce ») des arbres et arbustes :

- le milieu est discontinu dans l'espace; chaque feuille est un espace restreint, ce qui n'est pas sans conséquences sur la colonisation des rameaux feuillés, les thalles ne pouvant pas s'étendre aux feuilles voisines;
- le substrat chlorophyllien a une courte durée de vie et, sur le rameau qui sera prélevé pour être relevé, les différentes parties n'ont pas le même âge;
- enfin les surfaces chlorophylliennes comprennent non seulement les feuilles, mais également certaines parties jeunes des tiges, qui constituent avant leur subérification et leur lignification progressives un substrat favorable aux lichens foliicoles.

En fonction de ces particularités, il est possible d'envisager trois variantes de la méthode du prélèvement intégral pouvant être appliquées aux peuplements de lichens foliicoles.

Le dépouillement ordinaire

Dans cette méthode, très proche du prélèvement intégral classique, on exclut du relevé les parties les plus jeunes (généralement les deux pousses les plus récentes, sur lesquelles les lichens n'ont pas encore eu le temps de s'établir) et on note les recouvrements en % des différents taxons s'établissant sur les parties chlorophylliennes (feuilles et jeunes branchettes).

Le dépouillement du relevé par type de substrat

La réalisation de relevés par la méthode du dépouillement ordinaire montre cependant que, dans bon nombre de cas, les deux substrats (feuilles et branchettes chlorophylliennes) ne présentent pas une flore tout à fait identique en raison de légères différences écologiques (voir plus loin). Il est donc souhaitable d'étudier séparément les feuilles et les branchettes, autrement dit de préciser le recouvrement de chaque espèce d'une part sur les feuilles d'autre part sur les branchettes.

Le dépouillement du relevé par classes d'âge

Nous avons vu que l'un des caractères majeurs des peuplements foliicoles est la rapidité avec laquelle ils s'établissent sur un substrat de courte durée de vie. C'est un avantage considérable pour l'étude de la dynamique des peuplements (installation, développement, successions), surtout dans le cas du buis où l'âge des pousses peut être déterminé, au moins d'une manière relative (voir la section : Modalités de croissance des rameaux du buis).

À la base de chacune des pousses de *Buxus sempervirens* on reconnaît les feuilles squamiformes de l'enveloppe du bourgeon. Celles-ci persistent un certain temps et permettent de dépouiller le relevé par classes d'âge (dernière pousse en date : P1, avant-dernière : P2, etc.), tout en séparant, comme dans la méthode précédente, d'une part les feuilles, d'autre part les branchettes chlorophylliennes.

Cette méthode s'est révélée d'un grand intérêt dans la mise en évidence de la dynamique des peuplements. Cependant, dans sa mise en œuvre, on peut rencontrer plusieurs difficultés:

- d'une part les écailles squamiformes qui permettent de séparer les pousses successives disparaissent progressivement à partir de la troisième ou de la quatrième pousse. Des cicatrices et des épaississements de la tige permettent alors en général de séparer les différentes classes d'âge, mais cette séparation s'avère parfois délicate;
- d'autre part la datation obtenue est toute relative et n'a de valeur que pour le relevé réalisé, car il est en effet souvent difficile de savoir si l'on se trouve dans le cas d'une croissance avec une ou deux pousses annuelles. Certains relevés réalisés présentent ainsi 8 ou 9 pousses feuillées successives, alors que d'autres ne montrent guère que 4 à 6 pousses; en outre, des accidents de croissance peuvent fausser l'interprétation des résultats.

Certaines précautions doivent donc être prises lors de la récolte du relevé sur le terrain, et seule une certaine expérience de la méthode permet le choix de branches bien conformées et ne présentant pas de ruptures de croissance manifestes. Dans la pratique il est en effet difficile de bien distinguer les différentes classes d'âge sur des rameaux trop ramifiés, où ces ruptures sont très fréquentes.

Étude d'un exemple de relevé

Parmi les divers relevés effectués selon la troisième variante (par classes d'âge), à partir de laquelle il est aisé de déduire le résultat des deux autres, nous proposons d'analyser un exemple relatif à une association bien connue, le *Fellhaneretum bouteillei* Klement, 1955 (Tab.).

Relevé global

La colonne G du tableau permet de préciser que le peuplement relevé appartient à la sous-association Fellhaneretum bouteillei Byssolometosum subdiscordantis Bricaud 1996, caractérisée par la dominance de Fellhanera bouteillei (parasité par Neocoleroa lichenicola subsp. bouteillei) et de Byssoloma subdiscordans (parasité par Ampullifera foliicola). On note de nombreuses transgressives des peuplements corticoles, dont le recouvrement est cependant peu important.

Relevé par types de substrats

Les colonnes GF et GT du tableau montrent que les transgressives des peuplements corticoles sont notablement plus abondantes sur les branchettes que sur les feuilles, et que les bryophytes sont limitées aux branchettes. En effet, au bout d'un laps de temps variable, les branchettes se subérisent partiellement et perdent une partie de leur surface chlorophyllienne, acquérant ainsi, notamment du fait de leur irrégularité, un pouvoir de rétention de l'eau supérieur à celui de la surface foliaire. Le relevé des seules feuilles, plus homogène, est donc préférable dans le cadre d'une analyse phytosociologique classique.

Relevé par classes d'âges

Les colonnes F1-F7 et T1-T7 du tableau apportent des précisions beaucoup plus intéressantes. Aucun taxon déterminable n'est relevé sur la première pousse. Fellhanera bouteillei apparaît dès la seconde pousse. Byssoloma subdiscordans est nettement en retard par rapport à cette espèce et n'apparaît que sur les feuilles de la 3º pousse (F3) et les branchettes chlorophylliennes de la 4º pousse (T4), alors que Fellhanera bouteillei commence à régresser en F5. On met donc en évidence, à l'intérieur du même peuplement, une succession d'espèces qui n'avait pas été observée sur le terrain. Cette succession a pour origine une modification de la luminosité et de la durée de mouillage qui diminuent lorsque l'âge de la pousse augmente, car celle-ci est en partie recouverte par de nouvelles pousses qui interceptent une partie des rayons lumineux et des précipitations.

DISCUSSION

L'exemple ci-dessus et l'analyse de nombreux relevés de végétation (Bricaud, 1996) par les trois variantes proposées, montre que la méthode du dépouillement global doit être utilisée avec précautions, puisque les rameaux chlorophylliens hébergent généralement davantage de transgressives des peuplements corticoles que les feuilles. Il est donc nécessaire de s'assurer au préalable que les deux types de supports sont à l'évidence colonisés par un même peuplement suffisamment homogène.

Tab. Tableau de relevés d'un Fellhaneretum bouteillei Byssolometosum subdiscordantis, illustrant les trois variantes de la méthode de relevé proposée (recouvrements exprimés en %; 0,0 indique un recouvrement inférieur à 0,05 %). G: relevé global (feuilles plus tiges chlorophylliennes, à l'exception de celles des pousses d'ordre 1); GF: relevé de l'ensemble des feuilles à l'exception de celles des pousses d'ordre 1; GT: relevé de l'ensemble des tiges chlorophylliennes à l'exception de celles des pousses d'ordre 1; F1...F7: sous-relevés des sept classes d'âges de feuilles; T1...T7: sous-relevés des sept classes d'âges de tiges chlorophylliennes.

	G	GF	GT	Sous-relevés F1F7							Sous-relevé T1T7						
N° de pousse	-	-	-	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	T1	T2	T3	T4	T5	T6	T7
Surface chlorophyllienne (%)	-			95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	95	90	50
						100		100 100									
I) Caractéristiques de la sou	s-assoc	ciation	Bysso	lometo	sum s	sudisc	ordan	tis B	ricau	1996)						
Byssoloma subdiscordans	11,7	16,0	7,5	8		0,4	12,6	17,2		47,3	-	- 8	- 2	7,2	10,8	12,1	14,6
Fuscidea lightfootii	0,0	0,0	-	9	9	-	98	Ξ	0,3	1	-	-	-	-	-	12	-
Ampullifera foliicola	0,3	0,3	0,4	-	ě		0,3	0,6		0,6	-	•	•	•	•	8,0	1,5
II) Caractéristiques du Fellha	aneretu	m bout	eillei	Kleme	nt 195	5											
Fellhanera bouteillei	10,1	9,7	10,4	-	10,1	15,2	17,1	7,4	5,3	3,2	-	9,2	14,9	12,6	10,8	7,6	7,3
Neocoleroa lichenicola	0,0	0,0	-	-		-	-	0,1	,=	-	-	(6)	-	.=	-		-
III) Caractéristique de la sou	s-asso(ciation	Fellha	nerops	ideto:	sum m	vrtilli	colae	Brica	aud 19	96						
Fellhaneropsis myrtillicola	0,3	0.0	0.6			0,1	0,1	_	1-1	_			_	3.6		-	
r emianeropole myramoola	0,0	0,0	0,0			0,1	0,1							0,0			
IV) Transgressives d'autres (1006		£										
,					1330	0.1	0.1	0.1	0.1			0.4	0,6	0,5	0.4	0,5	4.6
Scoliciosporum sarothamni	0,3	0,1	0,6	,	-	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-	0,4	0,0	0,5	0,4	0,0	1,5
2) de peuplements du Bacidir	nion vas	sakii															
Bacidina vasakii	0,0	0,0	-	-	-	-	-	0,2	-	-	-	(*)	-		-	~	-
V) Transgressives de peuple 1) de peuplements photophile				scietali	a asce	ndent	is, Hyp	ogymi	nietea	physo	l edis, et	c)					
Physcia adscendens	. 0,2	0,1	0,4	Α.	0,0	0,4	-	0,3		•		0,9	3	-	1,4	. 5	÷
Lecania cyrtellina	0,0	0,0				=		0,1				-	9	-	-	÷	=
Parmelia caperata	1,9	0,2	3,7		200	-	0,1	0,1	0,1	0,6	3.0	0,9	0,9	3,6	1,4	10,6	4,9
Parmelia subaurifera	0,2	0,0	0,5		0,0	2.1	100	-		-	3.0	-	-	-	2,7	-	- 3
Hypogymnia physodes	0,0	0,0	0,1	-	0,0			-	-	-	A.)	-	*	٠	*	0,3	
de divers peuplements scia	aphiles																
Bacidia arceulina	0.0	0.0			20	0.0	120				_					-	
Bacidia laurocerasi	0,1	0.0	0,1			-		-	0.1					-	0.7		
Chrysothrix candelaris	0,1	0,2	0,1				-		-	0,9					-	0.3	1,0
Opegrapha varia	0.0	0,1	-			_	0,1	0,2		-	-	2		100	-	-	-
3) du Striguletum affinis Brid	aud et l	Roux 1	994														
Lecania cyrtellina	0,0	0,0		-	•	-	(=)	0,1	•	•	-	*	•	-	-	-	-
VI) Compagnes et espèces d			-	ique m	al con	nue											
Champignons non lichénic Mycosphaerella buxicola	oles, no	on liche 0,1	nises	1				0.3			900						
тиусозрпаетена вихісота	0,0	0,1			30	-	- 68	0,0	(8)	-							
2) Bryophyles											04						
Orthotrichum sp.	0,1	0,0	0,3	25	*		-	-	0,1	- 2	- 2	-	-	0,9	0,0	0,8	-
Frullania dilatata	0,2		0,5	×:	100	=		-		-	100	-		0,5	0,4	0,5	1,5
Metzgeria furcata	0,0	-	0,1	- 1	•		-	-		•		*	-	0,4	-	-	-
Rhynchostegiella tenella	0,1	*	0,1			-		-		-			-	100	0,7		- 5
Protonémas	0,1	*	0,1	*		-	-	-		-	-	-	-	0,4	0,4	-	•
Substrat nu (%)	73.9	73.2	74.6	100.0	89.8	83.8	69.4	73.6	75.4	47.3	100,0	88,6	83,6	70,3	70,4	66,7	68.
	, 0,0	. 0,2	, ,,,,	1,0	50,0	50,0	50,7	. 0,0	, ,		,0			-10	-1.		
Surface étudiée (cm²)	369.1	305.0	64,1	62.0	86.3	53.1	34.0	32.6	33.8	3.2	4.5	5.4	5.4	5.6	7.4	33,8	2.1

Localisation du relevé: France, Languedoc occidental, Méjannes-le-Clap (Gard), combe de la Font-des-Noyers, alt. 130 m. 1994/06/02.

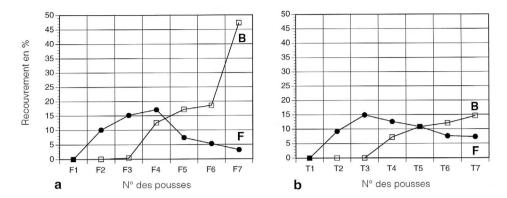


Fig. 1. Installation et développement des deux espèces dominantes de lichens foliicoles dans le *Fellhaneretum bouteillei Byssolometosum subdiscordantis* étudié, sur les feuilles (a) et les tiges chlorophylliennes (b). B: *Byssoloma subdiscordans*; F: *Fellhanera bouteillei*; F1...F7: feuilles des pousses d'ordre 1...7; T1...T7: tiges chlorophylliennes des pousses d'ordre 1...7.

La méthode du dépouillement par type de substrats, beaucoup plus satisfaisante, convient parfaitement à la réalisation de relevés phytosociologiques. Les deux relevés partiels (correspondant respectivement aux feuilles et aux tiges chlorophylliennes) peuvent être utilisés indépendamment s'ils sont suffisamment distincts, ou réunis en un même relevé s'ils s'avèrent très semblables. Dans certains cas, l'un des deux substrats peut ne pas être étudié, lorsqu'à l'évidence il ne présente que peu ou pas d'intérêt. Ce sont généralement les feuilles (à l'exclusion de celles des deux premières pousses) qui seront examinées, sauf dans les stations relativement peu humides où les peuplements de lichens foliicoles n'atteignent leur développement normal que sur les rameaux chlorophylliens, qui, légèrement rugueux, restent un peu plus longtemps humides.

La méthode du dépouillement par classes d'âges, bien que beaucoup plus exigeante en temps de travail, présente des avantages considérables par rapport aux deux précédentes. Elle permet en effet de suivre l'évolution du peuplement en fonction de l'âge des pousses, c'est-à-dire, dans les cas favorables, par périodes successives de six mois. Ce pas de temps est suffisamment bref pour permettre de représenter graphiquement la dynamique des espèces dominantes du peuplement (Fig. 1) ou de groupes d'espèces (par exemple des transgressives de peuplements corticoles). Dans l'exemple choisi, nous avons mis en évidence l'existence d'éléments structuraux inférieurs à l'échelle de l'association et liés à la dynamique des peuplements (succession d'espèces). Dans certains cas, il est même possible de mettre en évidence la succession de peuplements, par exemple le passage du Fellhaneretum bouteillei au Porinetum hoenelianae Bricaud 1996, plus sciaphile (Bricaud, 1996). Cette méthode est donc particulièrement bien adaptée à l'étude de la dynamique des peuplements de lichens foliicoles poussant sur Buxus sempervirens. En outre, les sous-relevés les plus représentatifs peuvent être regroupés en un ou deux relevés phytosociologiques homogènes. Enfin, il est évident que cette méthode pourra être étendue à l'étude des peuplements foliicoles colonisant d'autres phorophytes, par exemple tropicaux, dans la mesure où l'âge, au moins relatif, de leurs rameaux feuillés peut être déterminé.

RÉFÉRENCES

- ABBASSI MAAF L. & ROUX C., 1987 («1986») Les peuplements lichéniques corticoles de la chênaie verte : étude comparée de la gardiole de Rians et de l'île de Port-Cros (Var). Bulletin de la Société linnéenne de Provence 38: 189-245.
- ATIENZA V. E., 1990 Flora y vegetación liquénica epifítica de las comarcas de els ports y baix maestrat (Castellón) y territorios próximos. Thèse de l'Université Valencia, 438 p.
- BARKMAN J. J., 1958 Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van
- Gorcum, Assen, 628 p. + 29 tab. h.t.

 BOQUERAS I BAILINA M., 1990 Flora i vegetació dels líquens epiphítics de les terres meridionals de Catalunya. Thèse de l'Université de Barcelona, 459 p.
- BRAUN-BLANQUET J., 1959 Grundfragen und Aufgaben der Pflanzensoziologie. In: Vistas in Botany. Pergamon Press, London: 145-171.
- BRICAUD O., 1996 Les peuplements lichéniques corticoles sciaphiles et foliicoles méditerranéens de la France méridionale. Thèse en sciences de l'Université Aix-Marseille III, 325 p.
- BRICAUD O., COSTÉ C., MÉNARD T. & ROUX C. 1991 Champignons lichénisés et lichénicoles de la France méridionale (Corse comprise): espèces nouvelles et intéressantes (V). Bulletin de la Société linnéenne de Provence 42: 141-152.
- BRICAUD O., ROUX C., COSTE C. & MÉNARD T., 1993a Champignons lichénisés et lichénicoles de la France méridionale: espèces nouvelles et intéressantes (7). *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie* 14 (3): 303-320.
- BRICAUD O., ROUX C., MÉNARD T. & COSTÈ C., 1993b Champignons lichénisés et lichénicoles de la France méridionale: espèces nouvelles et intéressantes (8). Bulletin de la Société linnéenne de Provence 44:99-110.
- BRICAUD O. & ROUX C., 2000 The minimal area of a folicolous lichen community of Woessia vasakii. The Lichenologist 32 (5): 487-494.
- CASARES M. & LLIMONA X., 1986 La clase Verrucarietea nigrescentis Wirth 1980 en las calizas Beticas de la provincia de Granada. Cryptogamie, Bryologie,
- Lichénologie 7 (2): 103-127.

 CLAUZADE G. & ROUX C., 1975 Étude écologique et phytosociologique de la végétation lichénique des roches calcaires non altérées dans les régions méditerranéenne et subméditerranéenne du sud-est de la France. Bulletin du Musée d'Histoire naturelle de Marseille 35 : 153-208.
- CLAUZADE G. & ROUX C., 1985 Likenoj de Okcidenta Eùropo. Ilustrita determinlibro. Société botanique du Centre-Ouest (Bulletin de la Société botanique du
- Centre-Ouest, n° spécial 7), Royan, 893 + 2 p.

 CLAUZADE G. & ROUX C., 1987 Likenoj de Okcidenta Eùropo. Suplemento 2a.

 Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest, sér. nouv., 18: 177-214.

 CLAUZADE G. & ROUX C., 1989 Likenoj de Okcidenta Eùropo. Suplemento 3a.
- Bulletin de la Société linnéenne de Provence 40:73-110.
- CLAUZADE G., DIEDERICH P. & ROUX C., 1989 Nelikenighintaj fungoj likenloghaj - Ilustrita determinlibro. Société linnéenne de Provence (Bulletin de la Société linnéenne de Provence, n° spécial 1), Marseille, 142 p.
- CLERC P., sous presse. Les champignons lichénisés de Suisse. Catalogue bibliographique complété par des données sur la distribution et l'écologie des espèces. Saussurea.
- DE SLOOVER J. R. & SÉRUSIAUX E., 1984 Une station de lichens foliicoles en Provence. Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie 5 (3): 291.

 DIEDERICH P. & SÉRUSIAUX E. (coll. VAN DEN BOOM P. P. G. & BRAND A. M.),
- 2000 The lichens and lichenicolous fungi of Belgium and Luxembourg. An annotated checklist. Musée national d'histoire naturelle de Luxembourg, 207 p.
- DÜLL R., 1983 Distribution of the european and macaronesian liverworts (Hepaticophytina). Bryologische Beiträge 2: 1-114.
- DÜLL R., 1984 Distribution of the european and macaronesian mosses (Bryophytina). Part I. Bryologische Beiträge 4: 111-113.

- DÜLL R., 1985 Distribution of the europaean and macaronesian mosses (Bryophytina). Part II. *Bryologische Beiträge* 5: 110-232.
- EGEA J. M., 1991 (« 1989 ») Las communidades liquénicas, saxicolas, ombrófobas del suroeste de Europa y Norte de Africa (*Roccelletea phycopsis* classis prov.). *Studia Geobotanica* 9: 73-152.
- EGEA J. M. & LLIMONA X., 1987 Las comunidades de liquenes de las rocas siliceas no volcanicas del SE de España. *Acta Botanica Barcinonensia* 36: 1-123.
- ELLIS M. B. & ELLIS J. P., 1985 *Microfungi on land plants. An identification handbook.* Croom Helm et Timber Press, London et Portland, 9 + 818 p.
- FARKAS E., 1993 Bibliography and checklist of foliicolous lichenised fungi up to 1992. *Tropical Bryology*, 7: 93-148.
- FARKAS E., 1987 Foliicolous lichens of the Usambara mountains, Tanzania I. *The Lichenologist* 19 (1): 43-59.
- GIRALT M., 1996 Líquens epífític i contaminació atmosphèrica a la plana i serralades litorals Tarragonines. Institut d'Estudis Catalans, Barcelona, 525 p.
- HAFELLNER J. & TÜRK R., 2001 Die lichenisierten Pilze Österreichs eine Checkliste der bischer nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben. *Stapfia* 76:3-167.
- KLEMENT O., 1955 Prodromus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repertorium 135: 5-194.
- LLIMONA X. & EGEA J.M., 1985 Las comunidades liquénicas de las superficies de escorrentia de las rocas síliceas mediterráneas. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 41 (2): 429-444.
- LLIMONA X. & HLADUN N. L. (coll. BURGAZ A. R., GÓMEZ-BOLEA A., GIRALT M., NAVARRO-ROSINÉS P., BARBERO M. & M. BOQUERAS), 2001 Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian and Balearic Islands. *Bocconea* 14 (OPTIMA, Commisssion for lichens Publication n° 4): 1-581.
- MÉNARD T., 1997 Étude phytosociologique et écologique des peuplements lichéniques saxicoles calcifuges du sud-est de la France. Thèse en sciences de l'Université Aix-Marseille III, 249 p.
- NIMIS P. L., 1993 *The lichens of Italy.* Monografia 12, Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, 897 p.
- RIEUX R., RITSCHEL G. & ROUX C., 1977 Étude écologique et phytosociologique du *Crassuletum tillaeae* Molinier et Tallon 1949. *Revue de Biologie et d'Écologie méditerranéenne* 4 (3): 117-143.
- ROUX C., 1978 Complément à l'étude écologique et phytosociologique des peuplements lichéniques saxicoles-calcicoles du SE de la France. Bulletin du Musée d'Histoire naturelle de Marseille 38:65-185.
- ROUX C., 1981 Étude écologique et phytosociologique des peuplements lichéniques saxicoles-calcicoles du sud-est de la France. *Bibliotheca Lichenologica* 15:1-557.
- ROUX C., 1990 Échantillonnage de la végétation lichénique et approche critique des méthodes de relevés. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie* 11 (2): 95-108.
- ROUX C. & BRICAUD O., 1991 Une association lichénique corticole nouvelle, commune dans la chênaie verte des îles d'Hyères (Var, SE de la France), le *Zamenhofietum coralloideae* Roux et Bricaud ass. nov. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie* 12 (2): 95-110.
- ROUX C. & EGEĂ J. M., 1992 L'Opegraphetum durieui Egea et Roux ass. nov., une association lichénique saxicole-calcicole, halophile. Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie 13 (2): 105-115.
- ROUX C., BRICAUD O., SÉRUSIAUX E. & COSTE C., 1994 Wentiomyces lichenicola subsp. bouteillei Bricaud, Roux et Sérusiaux subsp. nov., champignon lichénicole non lichénisé (Dothideales, Dimeriaceae) d'Europe méridionale. Mycotaxon 50 (1): 459-474.
- SÉRUSIAUX E., 1996 Foliicolous lichens from Madeira, with the description of a new genus and two new species and a worldwide key of foliicolous *Fellhanera*. The *Lichenologist* 28 (3): 197-227.

- SÉRUSIAUX E., 1979 Foliicolous Lichens from Southeastern United States. *The Bryologist* 82 (1): 88-93.
- SÉRUSIAUX E., 1984 New species or interesting records of foliicolous lichens. Mycotaxon 20 (2): 283-306.
- SÉRUSIAUX E., 1989 Foliicolous lichens: ecological and chorological data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 87-96.
- VÈZDA A., 1977 Beitrag zur Kenntnis foliikoler Flechten Vietnams. *Casopis Slezského Muzea*, Tchécoslovaquie, sér. A, 26: 21-33.
- VÈZDA A., 1980 Foliicole Flechten aus Zaïre. Die Arten der Sammelgattungen Catillaria und Bacidia. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Tchécoslovaquie, 15:75-84.
- VÈZDA A., 1983 Foliicole Flechten aus der Kolchis (West-Transkaukasien, UdSSR). Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Tchécoslovaquie, 18: 45-70.
- VÈZDA A., 1984 Foliikole Flechten der Insel Kuba. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, Tchécoslovaquie, 19: 177-210.
- VÈZDA A., 1987 Foliicole Flechten aus Zaire (III). Die Gattung *Byssoloma* Trevisan. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 22:71-83.

ANNEXE: LISTE DES ESPÈCES MENTIONNÉES

Ampullifera foliicola Deight.

Bacidia arceutina (Ach.) Arnold

Bacidia laurocerasi (Delise ex Duby) Zahlbr.

Bacidina vasakii (Vèzda) Vèzda [syn. Woessia vasakii (Vèzda) Sérus.]

Buxus sempervirens L.

Byssoloma subdiscordans (Nyl.) P. James

Chrysothrix candelaris (L.) J. R. Laundon

Fellhanera bouteillei (Desm.) Vèzda

Fellhaneropsis myrtillicola (Vèzda) Sérus. et Coppins

Frullania dilatata (L.) Dum.

Fuscidea lightfootii (Sm.) Coppins et P. James

Hypogymnia physodes (L.) Nyl.

Lecania cyrtellina (Nyl.) Sandst.

Metzgeria furcata (L.) Dum.

Mycosphaerella buxicola (DC.) Tomilin

Neocoleroa lichenicola (Hansf.) M. E. Barr [il s'agit de la subsp. bouteillei (Bricaud, Cl. Roux et Sérus.) M. E. Barr, syn. Wentiomyces lichenicola (Hansf.) D. Hawksw. subsp. bouteillei Bricaud, Roux et Sérus., ce qui n'est pas mentionné dans le tableau faute de place]

Opegrapha varia Pers.

Parmelia caperata (L.) Ach.

Parmelia subaurifera Nyl.

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier

Rhynchostegiella tenella (Dicks.) Limpr.

Scoliciosporum sarothamni (Vain.) Vèzda