

***Cryptothallus mirabilis* Malmberg
(Aneuraceae) cavernicole
dans l'Estérel (Var).
Nouvelles localités en France**

Benoît OFFERHAUS * et Vincent HUGONNOT **

Introduction

Depuis la redécouverte de *Cryptothallus mirabilis* en France en 1995 dans le Finistère (BATES & HODGETTS, 1995), plusieurs observations effectuées ces dernières années ont permis d'améliorer sensiblement la répartition nationale et l'écologie de cette énigmatique *Ane uraceae* sans chlorophylle (BOUDIER & *al.*, 1999 ; HUGONNOT & ULLY, 2004). Initialement observée sous couvert forestier à l'étage planitiaire atlantique, cette espèce a ensuite été trouvée à l'étage montagnard, et dans une formation dépourvue de couvert arboré. Cependant, dans toutes ces localités, cette hépatique est hypogée et vit sous une couverture muscinale ou plus rarement sous une épaisseur de litière ou de tourbe inerte.

Depuis la mise au point récente de HUGONNOT & ULLY (2004) sur la chorologie de l'espèce en France, nous avons découvert d'autres nouvelles localités dans le Massif Central dans des biotopes similaires à ceux déjà connus, mais aussi une station tout à fait inattendue dans une grotte du massif de l'Estérel, biotope non encore mentionné pour cette espèce.

Découverte de *Cryptothallus mirabilis* dans l'Estérel varois

La station est situé sur la commune de Fréjus (Var), sur le versant nord du massif volcanique de l'Estérel, à 6 km de la Méditerranée, dans le Vallon du Gabre du Poirier (également appelé Vallon de Saint-Jean sur les cartes récentes), qui prend sa source entre le Plan Pinet et la Baisse Violette. Toute la zone est comprise dans l'étage mésoméditerranéen.

Le fond du vallon, parsemé de gros blocs rocheux de rhyolithe, est parcouru par un ruisseau bordé par une belle aulnaie ripicole à *Alnus glutinosa*, *Ilex aquifolium*, *Osmunda regalis* (***Alno glutinosae* - *Tilietum cordatae*** Loisel 1976), entrecoupée dans la partie aval par des bosquets d'*Acacia dealbata* dans les zones à sec. Les versants sont recouverts par un maquis à *Erica*

* B. O. : 226 chemin des Oliviers, 06610 LA GAUDE.

** V. H. : Le Bourg, 43270 VARENNES-SAINT-HONORAT.

arborea et *Arbutus unedo* (***Erico arboreae* - *Arbutetum unedo*** Allier et Lacoste 1980) parfois arboré par *Pinus pinaster*, ou sont conquis par des forêts à *Quercus ilex* et *Quercus suber* (***Asplenio onopteris* - *Quercetum ilicis*** Rivas-Martinez 1974).

Dans la partie aval de ce vallon, un secteur resserré, bordé de chaque côté par de puissantes falaises de rhyolithe, abrite l'unique localité connue de *Sphagnum subnitens* de France méditerranéenne continentale, découverte et étudiée par HÉBRARD (1968, 1970, 1971), et qui recèle plusieurs autres bryophytes relictuelles d'un climat passé plus froid présentant ici leur seule station pour le Sud-Est : *Leucobryum glaucum*, *Mnium hornum*, *Diplophyllum albicans*, *Polytrichum commune*. Cette population de *Sphagnum* occupe la base suintante d'une falaise de rhyolithe qui borde la rive droite du ruisseau. C'est à une dizaine de mètres seulement de ce peuplement de sphaigne que nous avons découvert *Cryptothallus mirabilis* le 8 avril 2006 (LP 21).

Cryptothallus mirabilis croît à l'entrée et à l'intérieur d'une petite caverne (photo 1). Celle-ci s'ouvre à la base de la falaise haute d'une dizaine de mètres. Par rapport au talweg du vallon, orienté nord-sud, la cavité est située à 10 m en retrait et à 3-4 m en hauteur, à une altitude d'environ 150 m. L'ouverture est orientée O-NO. A ce niveau, le ruisseau est à sec une grande partie de l'année, les écoulements se faisant en souterrain. Entre le talweg et la falaise sont disposés quelques gros blocs rocheux. L'environnement végétal est constitué dans le fond du vallon d'un bosquet d'*Acacia dealbata*, avec *Quercus suber*, *Ilex aquifolium*, *Viburnum tinus*, *Rubus ulmifolius*. Devant la caverne, le talus pierreux est recouvert par une végétation arbustive élevée (6-7 m) composée de *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia*, *Arbutus unedo*, *Ilex aquifolium*, *Erica arborea*, *Hedera helix*. Une belle cépée de chêne vert placée devant l'ouverture contribue à atténuer le rayonnement solaire de l'après-midi. De beaux peuplements de *Cololejeunea minutissima* présents sur ces troncs attestent par ailleurs d'une humidité atmosphérique élevée.

Il convient de distinguer 2 biotopes distincts, l'un à l'entrée de la caverne, et l'autre à l'intérieur.

• Station à l'entrée de la cavité

La base de la falaise au niveau de laquelle se situe l'ouverture est abritée par un surplomb et est fracturée par une faille oblique, source de suintements quasi permanents. Le niveau suintant de cette paroi, sur une hauteur d'environ 1,5 m

Légende des photographies de la page ci-contre

Photo 1 - Ouverture de la caverne abritant *Cryptothallus mirabilis*. 17 avril 2006.

Photo 2 - Groupe dense de thalles de *Cryptothallus mirabilis* sur tapis de *Calypogeia fissa* dans un enchevêtrement de racines, à la base d'une touffe d'osmonde, à l'extérieur de la caverne. 17 avril 2006.

Photo 3 - *Cryptothallus mirabilis* sur lit d'humus et de radicelles à l'intérieur de la caverne. 17 avril 2006.

Photo 4 - *Cryptothallus mirabilis* dans un amoncellement de cailloux recouvert d'humus, de débris de fougères et de racines, à l'intérieur de la caverne. 17 avril 2006.



est colonisé par une dizaine de touffes d'*Osmunda regalis*, enracinées directement dans la roche. Près de l'entrée, entre les osmondes, la surface rocheuse est recouverte d'un tapis dense de bryophytes installé sur une mince couche d'humus maintenu par un enchevêtrement dense de racines et de radicelles. *Calypogeia fissa* est l'espèce dominante, accompagnée par *Leucobryum glaucum* en coussinets ou en tapis, *Fissidens serrulatus*, et *Cryptothallus mirabilis* en deux points : un groupe dense de thalles femelles (photo 2 ; tableau n° 1, rel. 1) et un autre thalle isolé (rel. 2).

• Station à l'intérieur de la cavité

L'ouverture de la caverne est relativement étroite, de forme triangulaire. La hauteur maximale de l'entrée est de 85 cm, et la largeur de 2 m. L'intérieur se compose d'un petite salle d'une profondeur de 3 m, d'une largeur nord-sud de 2 m et d'une hauteur de 2,20 m. Une large fissure entaillant le plafond de la grotte laisse pénétrer des racines qui parcourent les parois et le plancher. Ces fractures induisent aussi des suintements qui s'écoulent au goutte à goutte du plafond. Le sol est en légère pente après l'entrée et jonché de cailloux décimétriques, puis plat. Il est sablonneux et sec sur une grande partie du plancher. Une zone d'une surface de 66 dm² au fond est recouverte par une fine couche de matière organique maintenue humide par les suintements, et parcourue par des radicelles. Sur ce mince lit d'humus s'épanouit une belle population de *Cryptothallus* dans une obscurité quasi complète (photo 3), soit une vingtaine de groupes de thalles, et au total au moins une centaine d'individus (rel. 4). Les particules organiques composant ce substrat humifère proviennent de la fissure du plafond et sont entraînées vers le bas avec les racines. Une couche d'humus s'est également formée sur la paroi du fond de la cavité au sein d'un réseau racinaire parcourant la roche, et un petit groupe de *Cryptothallus* s'y est également installé, à 70 cm de hauteur. Enfin, plusieurs groupes de thalles sont également établis près de l'entrée, dans un amoncellement de cailloux mêlé d'humus, de débris de fougères et de racines (photo 4). *Cryptothallus* y est associé à *Pseudotaxiphyllum elegans* et *Calypogeia fissa* (rel. 3), et colonise même directement les pierres.

**Tableau I : Relevés bryosociologiques
des peuplements à *Cryptothallus mirabilis*,
selon un gradient de luminosité décroissante**
(rel. 1 à l'extérieur, rel. 4 dans l'obscurité)
Méthode de relevés d'après Gillet (2000)

N° du relevé	1	2	3	4
Surface (dm ²)	12	0,6	0,2	60
Recouvrement (%)	80	100	60	10
<i>Cryptothallus mirabilis</i>	+	+	2	5
<i>Calypogeia fissa</i>	5	4	+	
<i>Fissidens serrulatus</i>	1	3		
<i>Leucobryum glaucum</i>		2		
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>		+	4	

Autres nouvelles localités de *Cryptothallus mirabilis* en France

► Allier

- Lavoine, le 23 juin 2004 (EL 58), un peu au sud du Foyer de ski de fond de Montoncel, près de la cote 979, le long du ruisseau au-dessus de la piste. Habitat : sapinière au bord du ruisseau, avec *Fagus sylvatica*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris dilatata*, sous *Sphagnum girgensohnii*.

- Lavoine, le 23 juin 2004 (EL 58) : au bas du versant de la tourbière de Leydy, au bord du ruisseau, dans des conditions stationnelles similaires.

► Cantal

- Dienne, Rocher de l'Aqueuille, 1 280 m, saulaie tourbeuse en périphérie de tourbière, 08 septembre 2003 (DK 89).

► Haute-Loire

- Varennes-Saint-Honorat, Le Sapet, 1 150 m, sapinière, sous *Sphagnum flexuosum* au bord du ruisseau, 23 août 2003 (EL 50).

- Chanaleilles, au sud du Truc de la Garde, 1 390 m, en marge d'une plantation d'épicéas, sous *Sphagnum palustre* et *Polytrichum commune*, 26 mai 2004 (EK 36).

► Loire

- Burdignes, Les Viverts, 1 190 m, dans une saulaie humide sous *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Polytrichum commune*, 19 mai 2006 (FL 11).

- Burdignes, Les Viverts, alt. 1 200 m, bois d'épicéas sous *Sphagnum palustre*, 19 mai 2006 (FL 11).

- Burdignes, Le Gros Besset, 1 200 m, dans un fourré de saules sous *Sphagnum palustre*, 19 mai 2006 (FL 11).

- Saint-Régis-du-Coin, Tourbière de Panère, 1 200 m, Sous *Thuidium tamariscinum* dans une sapinière, 24 mai 2006 (FL 10).

► Lozère

- Pont-de-Montvert, le Mas de la Barque, 1 420 m, zone tourbeuse à sphaignes en périphérie d'une mouillère à *Juncus acutiflorus* et *Gentiana pneumonanthe* en lisière de hêtraie, à proximité d'un ruisseau, 23 août 2005 (EK 61).

► **Puy-de-Dôme**, Le Brugeron, Croix du Piroux, 1 140 m, sous *Sphagnum squarrosum* et *S. palustre* dans une sapinière très humide, 28 septembre 2004 et 10 août 2006 (EL 56).

- Job, Pré Daval, 1 200 m, sous *Thuidium tamariscinum* en bordure de ruisseau dans une sapinière, 17 mai 2004 (EL 65).

- Job, chez Lire, 1 160 m, sous *Thuidium tamariscinum* dans une sapinière fraîche, 17 mai 2004 (EL 65).

- Le Brugeron, jasseries de Vialle Vieille, 1 180 m, dans une sapinière humide, sous *Sphagnum palustre* (EL 56).

- Le Monestier, Bois Noirs, 1 150 m, au bord d'un ruisseau sous bouleaux verruqueux et épicéas, sous *Sphagnum palustre*, *Polytrichum commune*, 23 juin 2006 (EL 54).

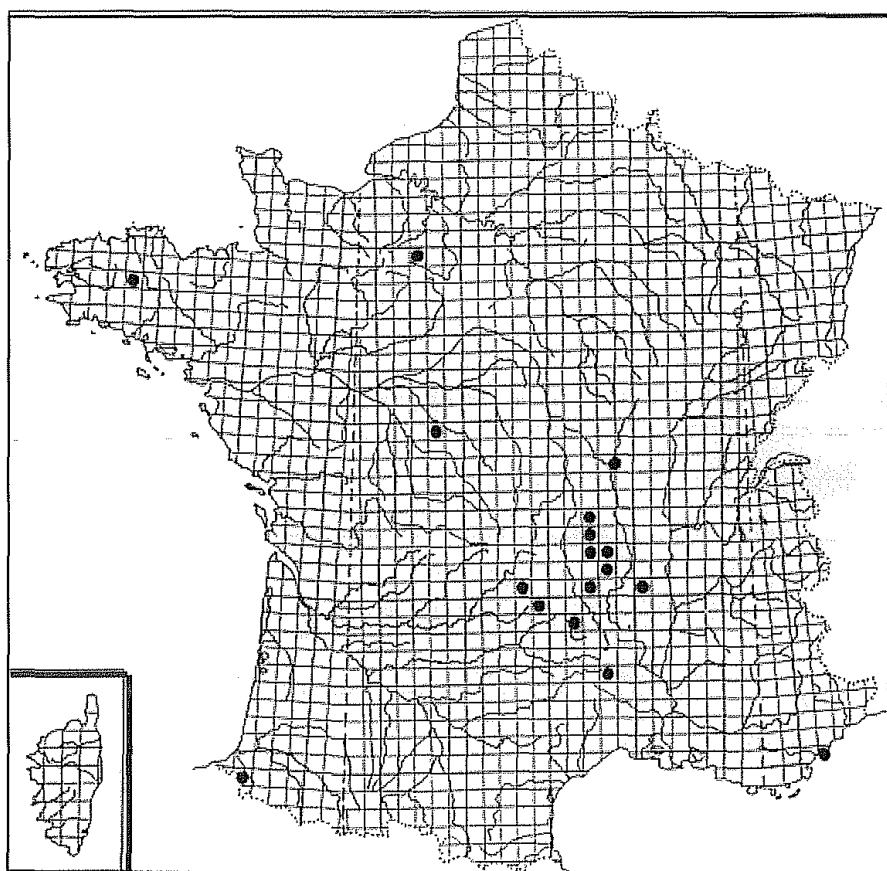
- Le Monestier, les Rabissières, 1 180 m, au bord d'un ruisseau dans une sapinière fraîche, sous *Hylocomium splendens*, *Thuidium tamariscinum*,

Sphagnum palustre, *Polytrichum commune*, 23 juin 2006 (EL 54).

- La Chaulme, tourbière du Clos, 1 150 m, dans une boulaie fangeuse à *Sphagnum palustre*, 3 août 2006 (EL 73).

- **Pyrénées-Atlantiques**, Itxassou, rive droite du Vallon du Laxia, près de Elizadekoborda, 400 m, exp. NO, hêtraie de pente à *Luzula sylvatica*, *Vaccinium myrtillus*, *Blechnum spicant*, replat humide à *Sphagnum palustre*, *Thuidium tamariscinum*, *Rhytidiadelphus loreus*, 25 avril 2006 (XN 29), lors des neuvièmes Journées bryologiques de la Société Botanique du Centre-Ouest.

L'ensemble des nouvelles localités citées ci-dessus ainsi que la localité découverte récemment à Saint-Michel-en-Brenne dans la Réserve Naturelle de Chérine (CM 68) (PLAT in AICARDI, 2005) et les diverses localités reportées sur la carte publiée précédemment par HUGONNOT & ULLY (2004) permettent de tracer la répartition actualisée de *Cryptothallus mirabilis* en France (Carte 1). L'espèce apparaît très bien représentée dans le Massif Central oriental, avec un foyer particulièrement important dans les monts du Forez. Avec SERGIO & SENECA (1999), il est néanmoins permis de penser que la distribution actuelle



Carte 1 : Répartition de *Cryptothallus mirabilis* Malmberg en France
(maillage UTM 20 x 20 km, grille fournie par Jean SAPALY)

ne reflète encore que très partiellement sa distribution réelle. Ainsi, de nouvelles découvertes sont à attendre notamment dans l'arc alpin et l'est de la France.

Discussion et conclusion

La découverte de *Cryptothallus mirabilis* dans l'Estérel est intéressante sous plusieurs aspects. Elle étend d'une part la répartition de l'espèce dans le domaine méditerranéen, et d'autre part elle élargit encore sa niche écologique connue.

Les observations successives de cette espèce en France ont pu montrer que cette hépatique sans chlorophylle se développait de façon indépendante du couvert végétal phanérogame, puis indépendamment du tapis de sphaignes, pour enfin se passer totalement de couverture muscinale. Les habitats d'accueil apparaissent ainsi bien diversifiés, depuis les groupements de saulaies, d'aulnaies et boulaies tourbeuses jusqu'aux hêtraies, hêtraies-sapinières et sapinières. *Cryptothallus mirabilis* est réputé croître le plus fréquemment sous diverses espèces de sphaignes (souvent assez sciaphiles telles que *Sphagnum flexuosum*, *S. girgensohnii*, *S. palustre* ou *S. squarrosum*) mais également sous des pleurocarpes sociales (*Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus loreus*, *R. triquetrus*, *Thuidium tamariscinum*...). BIDARTONDO & al. (2003) ont montré que *Cryptothallus mirabilis* est épiparasite sur une espèce de champignon appartenant au genre *Tulasnella*, ce dernier formant une ectomycorhize avec des arbres du genre *Betula* ou *Pinus*. Un lien physique entre les racines de *Betula* et les thalles de *Cryptothallus* semble parfois pouvoir être mis en évidence sur le terrain. Les implications de ce mode de vie souterrain hyper-spécialisé sont capitales pour comprendre les exigences écologiques de *Cryptothallus* ainsi que les stratégies à appliquer pour conserver un tel élément du patrimoine cryptogamique. Il convient de protéger ou favoriser des peuplements forestiers humides ou des groupements à couvert arboré discontinu abritant au moins des bouleaux ou des pins.

Bien que surprenant de prime abord, le biotope cavernicole n'est finalement pas foncièrement différent des stations habituelles de *Cryptothallus* : substrat organique constamment humide, protection vis-à-vis de la lumière et des variations de température et d'humidité. Ce biotope ne saurait cependant constituer une niche que l'espèce pourrait investir sans la présence fortuite des racines abritant le champignon symbiotique, ce qui permettrait à *Cryptothallus* de coloniser des grottes et des cavernes uniquement à la faveur de fissures autorisant la pénétration (n'excédant sans doute pas quelques mètres) de racines de végétaux ligneux. La station du Var pourrait constituer un refuge exceptionnel pour une espèce en situation relictuelle, compte tenu de la présence à proximité d'espèces dont c'est ici l'unique station dans le sud-est de la France : *Sphagnum subnitens*, *Leucobryum glaucum*, *Mnium hornum*, *Diplophyllum albicans*, *Polytrichum commune* (ce dernier non retrouvé), et qui témoignent d'un climat passé plus froid et plus arrosé. HEBRARD & TRIAT (1971) ont démontré que les couches de tourbe les plus anciennes de la localité n'excédaient pas quelques centaines d'années ce qui semble témoigner d'une installation du cortège relativement peu ancienne. La paroi qui accueille la

population de *Sphagnum* est cependant verticale de sorte qu'il n'est pas exclu que la datation des couches les plus vieilles reflète en réalité la date du dernier épisode d'effondrement de la sphaigne sous l'effet de la gravité croissante. Ce dernier scénario laisse à penser que le cortège bryophytique de la « tourbière suspendue » pourrait être beaucoup plus ancien.

Bibliographie

- AICARDI, O et coll., 2005 - Contribution à l'inventaire de la bryoflore française. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N. S.*, **36** : 532.
- BATES, J. W. & HODGETTS, N. G., 1995 - New and interesting bryophyte records from Brittany including *Cryptothallus mirabilis*, *Ulotrichum calvescens* and *Weissia perssonii* new to France. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, **16** (3) : 191-211.
- BIDARTONDO, M. I., BRUNS, T. D., WEISS, M., SERGIO, C. & READ, D., 2003 - Specialized cheating of the ectomycorrhizal symbiosis by an epiparasitic liverwort. *Proc. R. Soc. Lond.*, **270** : 835-842.
- BOUDIER, P., BARDAT, J. & PERRERA, S., 1999 - *Cryptothallus mirabilis* v. Malmberg (*Aneuraceae*, *Hepaticopsida*) dans le Perche d'Eure-et-Loir (France). *Cryptogamie, Bryologie*, **20** (3) : 189-196.
- GILLET, F., 2000 - *La phytosociologie synusiale intégrée. Guide méthodologique*. Documents du Laboratoire d'Ecologie Végétale, Université de Neuchâtel - Institut de Botanique, 4^{ème} éd, mars 2000.
- HÉBRARD, J.-P., 1968 - *Étude bryologique du massif des Maures et de l'Estérel*. Thèse de Doctorat de spécialité. Laboratoire de Botanique. Fac. Sci. de Marseille. 127 p.
- HÉBRARD, J.-P., 1970 - Formations muscinales rupicoles de Provence cristalline. *Annales Fac. Sci. Marseille*, **44** : 99-119.
- HÉBRARD, J.-P. & TRIAT, H., 1971 - Étude bryologique et palynologique de l'association à *Sphagnum plumulosum* Röhl et *Polytrichum commune* Hedw. du Plan Pinet (Estérel, France). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **118** (9) : 701-710.
- HUGONNOT, V. & ULLY, S., 2004 - Stations de *Cryptothallus mirabilis* Malm. (*Aneuraceae*) dans le Massif Central (France). *Le Monde des Plantes*, n° **482** : 4-6.
- SERGIO, C. & GARCIA, C., 1999 - *Cryptothallus mirabilis* Malm. (*Aneuraceae*, *Hepaticae*) in Portugal. New ecological and phytogeographical data. *Haussknechtia Beiheft*, **9** : 343-346.