

L'écocomplexe de Païolive en Ardèche méridionale (France) : un pic de biodiversité du *hotspot* méditerranéen

The Païolive ecocomplex in southern Ardèche (France): a biodiversity peak in the Mediterranean hotspot

Patrick BLANDIN¹, Henri-Pierre ABERLENC², Corinne BAUVET³, Nicolas BIANCHIN⁴,
Anya COCKLE-BÉTIAN⁵, Alain COUTÉ⁶, Gregory DESO⁷, Rémi DUGUET⁸,
Maxime GAYMARD⁹, Jean-François HOLTOF¹⁰, Vincent HUGONNOT¹¹, Alain LADET¹²,
Francis LAGARDE¹³, William LHERMENIER¹⁴, Maurice LHOMME¹⁵, Didier MORIN¹⁶,
Catherine PERRETTE¹⁷, Franck RICHARD¹⁸, François SCHWAAB¹⁹

1. Muséum national d'histoire naturelle, UMR 7206 CNRS-MNHN, Éco-anthropologie et ethnobiologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05. patrick.blandin@yahoo.fr
2. CBGP, Campus de Baillarguet, 755, avenue du campus Agropolis, CS 30016, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex. henri-pierre.aberlenc@cirad.fr
3. Association française de lichénologie, Quartier de l'église, 07200 Ucel. corinne.bauvet@wanadoo.fr
4. Conservatoire national botanique du Massif central, Le Bourg, 43230 Chavaniac-Lafayette. nicolas.bianchin@cbnmc.fr
5. Groupe chiroptères Languedoc-Roussillon, Peyremale, 30160 Bessèges. anya.cockle@orange.fr
6. Muséum national d'histoire naturelle, UMR 7245 CNRS-MNHN, équipe MCAM, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05. acoute@mnhn.fr
7. Association herpétologique de Provence Alpes Méditerranée, 5, Hameau du nivernais, 84100 Orange. ahpam.contact@gmail.com
8. Alcedo Faune & Flore, 85, impasse Baslaval, 07110 Sanilhac. rduguet@expertise-ecologique.fr
9. Réserve nationale des gorges du Gardon, CEN Languedoc-Roussillon, 474, allée Henri II de Montmorency, 34000 Montpellier. maxime.gaymard@cenlr.org
10. Association Païolive, Montchamp, 07230 Lablachère. paiolive@free.fr
11. Conservatoire national botanique du Massif central, Le Bourg, 43230 Chavaniac-Lafayette. vincent.hugonnot@wanadoo.fr
12. Fédération Rhône-Alpes de protection de la nature-Ardèche, Quartier de l'église, 07200 Ucel. alain.ladet@wanadoo.fr
13. 1139, avenue des Maladreries, 30100 Alès. francis-lagarde01@orange.fr
14. Société mycologique de France, Place de l'Hôtel de ville, 07000 Privas. william.lhermenier@wanadoo.fr
15. Le Poujol, 07460 Banne. maurice.lhomme@topocarto.com
16. 2, rue du docteur Richard, 30160 Bessèges. didier.morin190@gmail.com
17. Muséum national d'histoire naturelle, UMR 7245 CNRS-MNHN, équipe MCAM, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05. catherine.perrette@gmail.com
18. CFE-CNRS, UMR 5175, équipe interactions biotiques, 1919, route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5. franck.richard@cefe.cnrs.fr
19. 480, Chemin des baux, 30430 Saint-Jean-de-Marvejols. fm.schwaab@gmail.com

Résumé

Païolive est un plateau karstique d'environ 15 000 ha situé dans le sud du département de l'Ardèche et le nord du département du Gard. Des canyons, une chênaie ancienne imbriquée dans un méga-lapias, des pelouses et des garrigues sur des étendues appelées « les Gras », et l'endokarst forment une unité écologique qui contribue à l'attrait touristique de la région. Une recherche interdisciplinaire s'est donné pour but de comprendre l'organisation écologique et la biodiversité de cet écosystème en fonction de son histoire géologique, paléoclimatique et humaine.

Au Néolithique, des populations ont habité le plateau et les activités agro-pastorales ont probablement contribué au maintien des milieux ouverts, tandis que les chênaies méditerranéennes s'étendaient depuis des refuges méridionaux. Pendant la période romaine et le Moyen Âge, l'occupation humaine s'est considérablement réduite. Au XVIII^e siècle, des vignes ont été plantées sur de larges parties des Gras. Au XIX^e siècle, des millions de tonnes de pierres ont été arrachées et stockées dans des murs pour dégager des parcelles cultivables. La chênaie a été réduite en conséquence. Cependant, tandis que deux plantes vasculaires témoignent de l'existence ininterrompue de quelques pelouses, diverses espèces de lichens, de bryophytes et d'insectes attestent d'une longue continuité forestière.

Un inventaire taxonomique général (ATBI) montre que la diversité écologique de l'écosystème se traduit par une richesse spécifique élevée. Plus de 4 500 espèces ont déjà été identifiées. Païolive est probablement l'un des sites de France, voire d'Europe, les plus riches en bryophytes, et l'un des plus riches de la France méridionale pour les lichens, les chiroptères et les coléoptères saproxyliques bioindicateurs de la qualité des forêts méditerranéennes françaises. Païolive se révèle aussi être un carrefour biogéographique remarquable. De nombreuses espèces sont endémiques du hotspot méditerranéen ou d'une région limitée de la France méridionale, mais les endémiques locales, surtout des espèces endokarstiques, sont peu nombreuses.

Plus de 450 espèces sont protégées soit au niveau international, soit au niveau national, ou sinon sont inscrites sur des listes rouges. Beaucoup d'autres espèces ont une valeur patrimoniale évidente, notamment parce qu'elles sont en danger au moins localement. Ainsi, Païolive constitue au sein du hotspot méditerranéen un pic de biodiversité ayant une forte valeur patrimoniale. En outre, le site a une importante valeur culturelle, en raison de ses sites préhistoriques, et en raison aussi de son vaste réseau de murets de pierres sèches qui forme, en tant que paysage vernaculaire, un élément remarquable du patrimoine culturel régional.

Mots clés : plateau karstique, occupation humaine, milieux ouverts, forêt ancienne, patrimoine naturel et culturel, conservation.

Païolive est confronté à d'importants défis, liés au déclin de l'agriculture et au développement du tourisme. Le problème de la conservation de son patrimoine est discuté, en mettant l'accent sur la régression des milieux ouverts, où subsistent de nombreuses espèces menacées. L'expansion de la chênaie pourrait condamner certains de ces milieux, mais en même temps elle est essentielle à la conservation à long terme des nombreuses espèces inféodées à la forêt naturelle. Le futur de l'écosystème de Païolive appelle donc des décisions équilibrées.

Abstract

"Païolive" is a karstic plateau covering approximately 15,000ha in the Mediterranean southern France. Canyons, an old oak forest established in a mega-lapies, grassy patches and scrubs in open areas named "Gras", and the endokarst, together constitute an ecological unit that contributes to the touristic attractiveness of the region. A multidisciplinary study attempted to relate the ecological organization and biodiversity of this ecosystem to its geological and paleoecological history, and to the human activities that took place in the area since the end of the last glacial period.

During the Neolithic, human populations inhabited the plateau, and agro-pastoral activities probably contributed to the persistence of post-glacial grasslands, while Mediterranean oak forests were spreading from southern refugia. From the Roman period to the Middle Ages, human presence receded. During the 18th century, the "Gras" were planted over with vineyards, and during the 19th century partly cleared of millions of tons of stones, which were stacked in low walls enclosing cultivated plots. Consequently, the oak forest was reduced. However, while two plant species provide evidence of the uninterrupted existence of some grassland patches, various species of lichens, mosses and insects are indicators of forest continuity.

An ongoing All Taxa Biodiversity Inventory (ATBI) shows that the ecological diversity of the ecosystem results in high species richness. More than 4,500 species have been identified at present. Païolive is probably amongst the richest sites in France and maybe in Europe for bryophytes, and it is one of the richest in southern France for lichens, chiroptera, and for the saproxylic coleoptera indicators of the natural character of French Mediterranean forests. Païolive also appears as a remarkable biogeographical crossroads. Many species are endemic to the Mediterranean biodiversity hotspot, or to a limited region of southern France, but local endemics, mainly endokarstic species, are few.

More than 450 species are protected either at the international level or at the national level, or else are placed on red lists. Many other spe-

Keywords: karstic plateau, human presence, open landscapes, oldgrowth forest, natural and cultural heritage, conservation.

cies have an obvious heritage value, in particular because they are clearly endangered at the regional or local level. Thus, within the Mediterranean biodiversity hotspot, Païolive represents a biodiversity peak of high value. Moreover, it has an important cultural value due to its pre-historic sites, and to the extensive network of drystone walls that can be considered a fossil vernacular landscape.

Païolive is facing important challenges brought by the decline of agriculture and the development of tourism. Conservation issues are discussed, with a focus on the decline of open areas, where a large number of species are endangered. The expansion of oak woods may condemn diverse open habitats, but is at the same time vital for the long-term conservation of the many species that depend on natural forests. Thus, the future of the Païolive ecocomplex needs well-pondered decisions.

English abridged version

In the Mediterranean biodiversity hotspot, many high-diversity areas are isolated, resulting from a long history of landscape fragmentation. This paper presents the multidisciplinary study of such an area, “Païolive”, a karstic plateau in the south of the Ardèche department of France, not far from the famous “Grotte Chauvet”. Deep canyons, an old oak forest established in a mega-lapies, and open areas with grassy patches and scrubs (the “Gras”), together constitute a complex ecological unit that contributes to the attractiveness of the region. We attempt to relate the ecological organization and biodiversity of this ecocomplex to its geological and paleo-ecological history, and to the human activities that took place in the area since the end of the last glacial period. The heritage value of Païolive, the threats it faces and conservation issues are discussed.

Upper Jurassic and Lower Cretaceous limestones, covered by more recent sediments, were raised and intensely fractured as a consequence of the uplift of first the Pyrenees, then the Alps. Fossils of Lower Pliocene mammals discovered in the karst provide evidence of an early karstification that probably began during the Miocene. The Messinian crisis, at the very end of the Miocene, around 5 My ago, provoked a rapid deepening of the Rhône hydrosystem, the incision of canyons and the development of a highly complex endokarst. Regional and local studies of palaeofloras show that, after the last glacial episode, the landscape was a mosaic of open and forested areas. During the Neolithic,

human populations were present on the karstic plateau. From 5,500 BP, it is likely that agropastoral activities, attested by a diversity of tools found at various sites (both outdoor and in caves), contributed to the persistence of grasslands. Hundreds of dolmens, as well as burial places (4,500-3,800 BP), have been discovered. From the Roman period to the Middle Ages, however, human presence on the plateau receded and activities were limited to hunting and grazing herds. Villages were built at the periphery. Later, the “Gras” were planted over with vineyards during the 18th century, and during the 19th century partly cleared of millions of tons of stones, which were stacked in low walls enclosing plots where earth was brought to plant vines, and mulberry trees to feed silkworms. This new landscape spread over the “Gras” and surrounded the mega-lapies. Consequently, the oak forest was strongly reduced but its core area was probably spared. It is therefore likely that a natural forest cover persisted in places since the post-glacial development of Mediterranean forests. Several species of lichens, mosses and insects are indicators of such continuity, the most emblematic being the highly endangered beetle *Eupotosia mirifica*, known from a few localities from Syria to Spain, which has a limited capacity to disperse outside wooded areas. Similarly, two plant species of the genus *Gagea* provide evidence of the uninterrupted existence of some grassland patches.

The Païolive plateau can therefore be considered as an ecocomplex, *i.e.* an assemblage of interdependent ecological units resulting from a common natural and human history. It is identified as the southern part of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous plateau covered by a mosaic of open habitats and *Quercus pubescens* woods where stable populations of *Eupotosia mirifica* live. This ecocomplex covering approximately 15,000ha displays high ecological diversity at different spatial scales. An ongoing All Taxa Biodiversity Inventory shows that this ecological diversity results in high species richness. Although the inventory is only just beginning for many groups, more than 4,500 species have been identified, and several species new to science are to be described. There is a rich assemblage of Mediterranean species and species with Atlantic, boreal or centro-European affinities, many of which reach their distribution limit at Païolive. Moreover, there are species – for example more than 30 bryophytes – adapted to rather cold microclimatic conditions.

Many species are endemic to the Mediterranean biodiversity hotspot, or to a limited region of southern France, but local endemics are few. They include endokarstic species, such as a mollusc and various arthropods, and a subspecies of *Centaurea maculosa* (ssp. *albida*) that probably diverged recently from populations well represented in neighbouring areas.

Data for lichens, bryophytes, tracheophytes, vertebrates and some insect orders show that Païolive is a “biodiversity peak”: it is probably amongst the richest sites in France and maybe in Europe for bryophytes (304 species), and it is one of the richest in southern France for lichens (402 species), chiroptera (25 species), and for the assemblage of saproxylic coleoptera indicators of the natural character of French Mediterranean forests (46 species). The Païolive flora and fauna include more than 260 species protected at the international level (CITES, Bern and Bonn conventions, European Directives), or at least at the national level. More than 200 other species are on international, national, or local red lists. We also give examples of species with an obvious heritage value, for biogeographical or biological reasons or because they are clearly endangered at the local level: endokarstic local or regional endemics, species living in rare open habitats, species associated with aquatic habitats, old-growth forests, etc.

Within the Mediterranean biodiversity hotspot, the Païolive eco-complex is a natural heritage of high value. But it also has an important cultural value due to its prehistoric sites, in particular the “Abri des Pêcheurs” cave, where recurring human presence is documented since 80,000 BP (*Homo neanderthalensis* and later *Homo sapiens*). In addition, the extensive network of drystone walls that covers a large part of the plateau can be considered a fossil vernacular landscape and, as such, an element of the cultural heritage as defined by UNESCO.

Païolive is facing important challenges brought by the decline of agricultural activities since the end of the 19th century and the development of tourism since the 1960s. Many sensitive or rare habitats are currently under threat, including cliffs and caves. Conservation issues are discussed, with a focus on the decline of open areas, their preservation being necessary for the conservation of a large number of endangered species. The expansion of oak woods may condemn diverse

open habitats, but is at the same time vital for the long-term conservation of the many species that depend on large, natural forests: the future of the Païolive eco-complex needs well-pondered decisions.

Introduction

La notion de *biodiversity hotspot* est née du souci de développer, à l'échelle mondiale, une stratégie de conservation efficace (Myers 1990). Ces points chauds de biodiversité sont les régions écologiques de la planète à la fois les plus riches d'un point de vue biologique, tant en nombre total d'espèces qu'en nombre d'espèces endémiques, et les plus menacées. C'est particulièrement le cas du bassin méditerranéen (Médail & Quézel 1997, 1999 ; Blondel & Médail 2009 ; Médail 2016). Dès 1997, Médail et Quézel avaient identifié dix *hotspots* dans le pourtour méditerranéen et en Macaronésie. Myers (1990) avait auparavant hésité à considérer le bassin méditerranéen comme un unique *hotspot*. Omis dans une première liste de régions mégadiverses (Mittermeier *et al.* 1997), le *Mediterranean Basin Hotspot* a été inclus dans les 34 *hotspots* retenus dans la synthèse de Mittermeier *et al.* (2004), ouvrage où Médail & Myers (2004) ont désigné comme « mini-hotspots » les sites désignés par Médail & Quézel (1997).

Le bassin méditerranéen est l'un des *hotspots* les plus largement et intensément influencés par les civilisations qui s'y sont succédé. Après la dernière glaciation et la réorganisation des systèmes écologiques qui s'ensuivit, les écosystèmes méditerranéens ont été partout fragmentés et souvent profondément modifiés (Blondel & Médail 2009). Aujourd'hui, comme dans les autres régions de type méditerranéen, l'augmentation des populations humaines, l'urbanisation et l'agriculture intensive constituent des menaces majeures (Underwood *et al.* 2009). Parallèlement, de nombreux espaces longtemps façonnés par les systèmes agro-sylvo-pastoraux traditionnels sont abandonnés, un processus dont les effets sur la biodiversité sont complexes (Blondel & Médail 2009 ; Sirami *et al.* 2010).

Dans le sud de la France comme dans tout le pourtour méditerranéen, les sites naturels sont isolés dans des espaces transformés par l'agriculture et l'urbanisation. Ils y constituent des « pics de biodiversité » dont la préservation

constitue un enjeu majeur. Cependant, beaucoup sont insuffisamment étudiés, ce qui ne favorise pas leur prise en compte dans les politiques de conservation. Le présent article est consacré à l'un de ces sites, « Païolive », localisé dans la partie méridionale du département de l'Ardèche et au nord du département du Gard, le long du rebord sud-est du Massif central. Il est limitrophe de la région à forte tradition touristique des gorges de l'Ardèche, région dont il était prévu que l'attractivité augmente avec l'ouverture au public, en 2015, d'un fac-similé des peintures rupestres découvertes dans la grotte Chauvet (Cachat *et al.* 2012). Réputé pour ses paysages karstiques et pour les spectaculaires gorges du Chassezac qui le traversent (figure 1), le site de Païolive contribue aussi à l'attrait de la région.

Dès le XIX^e siècle, l'Ardèche méridionale suscita l'intérêt de naturalistes comme Jules de Malbos (1782-1867), botaniste et géologue local, ou le zoologiste nîmois Jean Crespon (1797-1857), qui fut le premier découvreur du coléoptère *Eupotosia mirifica* (Mulsant, 1842), espèce qui se révélera bien plus tard emblématique de l'intérêt naturaliste de Païolive (Aberlenc *et al.* 2003). Les publications de Flandin (1880) et de Perroud (1884) marquent le début des inventaires botaniques. Les prospections biospéléologiques furent particulièrement actives de la seconde moitié du XIX^e siècle au lendemain de la Première Guerre mondiale (Aberlenc 2016). Dans la deuxième moitié du XX^e siècle, des recherches biospéléologiques (Balazuc 1956 [réédition 1986] ; Leclerc 1979, 1984 ; Mauriès 1983, 1985 ; Serban & Leclerc 1984), entomologiques (Balazuc 1984 ; Aberlenc 1987, 1996 ; Lenteinois 1997) et botaniques (Chauvet 1966 ; Coûtiaux 1974, 1975 ; Mandin 1990), ont révélé l'existence d'une biodiversité importante. Par ailleurs, des recherches préhistoriques et archéologiques ont été menées dès la fin des années 1960 (Lhomme 1969, 1973, 1976, 1983 ; Lhomme & Lhomme 1988 ; Massaoudi *et al.* 1994 ; Kalai 1998). Une partie du site ayant été classée « Espace naturel sensible » par le département de l'Ardèche, celui-ci a financé de premiers inventaires naturalistes. Une approche pluridisciplinaire a été lancée au début des années 2000 (Holtorf & Schnetzler 2003) et à la suite de la création, en 2004, d'une association dédiée à l'étude scientifique du site, à sa conservation et à la sensibilisation du public (association Païolive), un inventaire de la biodiversité a été engagé en 2005 dans l'esprit des *All Taxa Biodiversity Inventories*

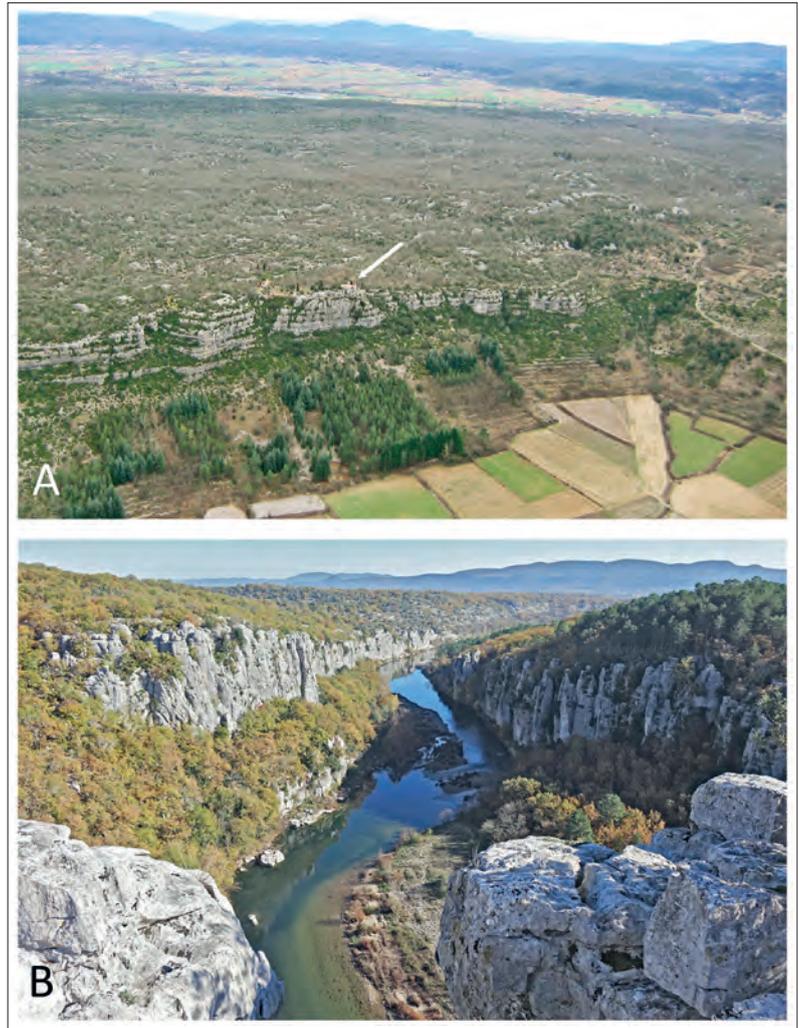


Figure 1 – Paysages de Païolive.
A : plateau karstique (la flèche indique l'ermitage Saint-Eugène).
B : gorges du Chassezac.

Figure 1 – Païolive landscapes.
A: Karstic plateau (the arrow indicates the Saint-Eugène hermitage).
B: Canyon of the Chassezac river.

(ATBI) (Janzen & Hallwachs 1994). Par ailleurs, des informations ont été réunies sur la géologie et la géomorphologie, tandis que des recherches historiques ont été effectuées sur les activités humaines et leurs effets sur les milieux naturels.

L'objectif du présent article est de fournir une synthèse des données déjà rassemblées, afin de mettre en relation l'état de la biodiversité du site avec son histoire géologique, géomorphologique, écologique et humaine, puis de poser le problème de sa conservation, dans le contexte des menaces auxquelles il est confronté, lesquelles sont liées pour une large part à la fréquentation touristique et au développement de certains sports de nature.

Site d'étude et méthodologie

Le nom « bois de Païolive » s'applique habituellement au karst boisé, d'aspect ruini-forme, situé à l'est de la ville des Vans. Pour des raisons en premier lieu géologiques, il a été proposé que la zone d'étude s'étende largement au sud et au nord de ce bois (Baret 2003 ; Holtof 2008). Dans le présent article, nous appelons « site de Païolive » un ensemble de plateaux calcaires, couvrant plus de 15 000 ha, qui se situent entre les villes de Saint-Ambroix au sud et de Largentière au nord (figure 2), précisément entre 44°15'40" et 44°30'30" N, 04°05'30" et 04°21' E.

Les données géologiques et géomorphologiques ont été tirées de la carte géologique de la France à 1/50 000, principalement la feuille de Bessèges (Berger *et al.* 1988 ; Elmi *et al.* 1989) et des publications de Baret (2003), Nectoux (2003), Naud & Reboulet (2008), Bakalowicz (2008), Barth (2008) et Barth & Wiénin (2016). Les données paléogéographiques, préhistoriques et archéologiques sont issues de recherches synthétisées par Lhomme (2003, 2008) et complétées par Moncel (2008).

Il existe plusieurs ouvrages sur l'histoire du sud de l'Ardèche (Anonyme 1988, 1991, 1995 ; Bozon 1961 ; Farcis 1973 ; Molinier

1985 ; Blanchemanche 1986). Nous avons exploité différents fonds d'archives permettant de reconstituer l'évolution de l'occupation des sols : des composites du XVI^e siècle, la carte de Cassini (1772-1776), le cadastre de 1830, une carte de 1850 à 1/80 000, dite « d'État-Major », le cadastre révisé en 1930 et les campagnes de photos aériennes effectuées depuis 1949 par l'Institut géographique national. Nous avons en outre consulté les archives départementales de l'Ardèche, et celles des départements voisins du Gard et de l'Hérault, ainsi que les archives de certaines communes et le fonds du Centre de documentation et de mémoire du pays des Vans. Enfin, nous avons utilisé les archives privées de C. Sterkeman (Charrié & Sterkeman 2003) et les résultats d'études de fonds notariaux menées par Jacques Schnetzler (communications personnelles).

Des études naturalistes récentes ont fourni des données importantes, par exemple concernant les lichens (Bauvet 2005, 2006, 2007, 2009, 2011a, b, c, 2012, 2014). À partir de 2005, une démarche d'inventaire de type АТВИ a été lancée par l'association Païolive. En fonction des moyens obtenus et de la disponibilité des spécialistes sollicités, l'inventaire a progressé plus ou moins rapidement selon les taxa considérés. De manière générale, tous les milieux sont prospectés, de façon à ne négliger aucun type d'habitat. Cependant, l'ensemble du site

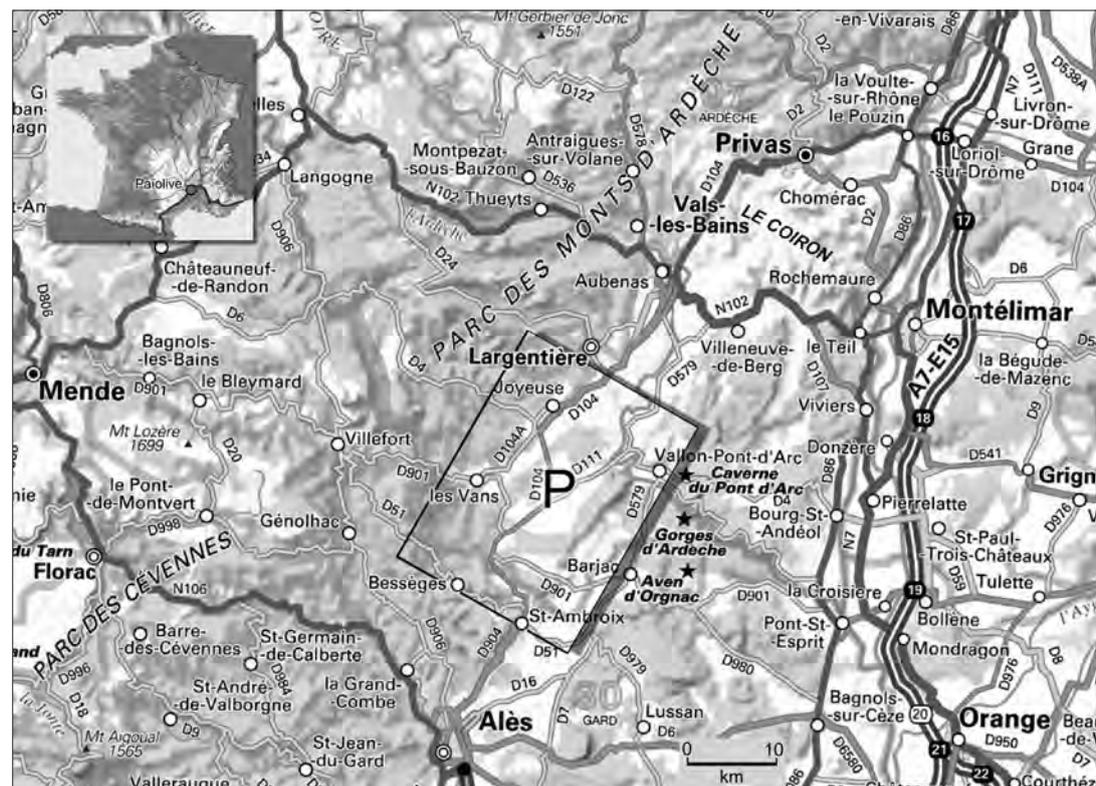


Figure 2 – Localisation du site de Païolive (P) entre les Cévennes et la vallée du Rhône.
Figure 2 – Location of Païolive (P), between the Cévennes and the Rhône valley.

n'a pu faire l'objet d'un effort d'échantillonnage réparti de façon parfaitement équilibrée. En outre, son périmètre a été étendu (Aberlenc 2016), ce qui appelle des prospections complémentaires.

Les inventaires botaniques ont été conduits soit par prospections systématiques selon un maillage recouvrant le site (bryophytes, trachéophytes), avec inventaire dans tous les habitats présents dans chaque maille, soit par échantillonnage dirigé en prenant en compte la diversité des habitats et en choisissant dans chacune des stations les micro-habitats où sont effectués les relevés et les prélèvements pour détermination au laboratoire (micro-algues, lichens). Pour les trachéophytes, le protocole s'inscrit dans le cadre de l'inventaire de la flore du département de l'Ardèche, porté par le Conservatoire botanique national du Massif central, avec un maillage de 5 × 5 km auquel se surajoute un maillage de 1 × 1 km en Ardèche méridionale. Dans tous les cas, les données issues de la bibliographie et de contributeurs sont incorporées après validation dans le système d'information CHLORIS® du Conservatoire. En ce qui concerne les champignons, seule une prospection naturaliste classique a été menée, accompagnée cependant en 2012 et 2013 par un échantillonnage des sols forestiers, destinés à faire l'objet d'une analyse moléculaire (méthode MiSeq) de la diversité fongique qu'ils contiennent (Vogt-Schilb 2014).

Pour réaliser l'inventaire des arthropodes, de multiples méthodes d'échantillonnage sont utilisées selon les taxa et les milieux prospectés. Elles ont été mises en œuvre de façon à couvrir la diversité des habitats. Parmi les techniques de piégeage, l'emploi de pièges Malaise a été systématisé ; ces pièges ont fourni des échantillons extrêmement abondants dont l'exploitation est loin d'être achevée. Des études spécifiques ont été menées sur les odonates (Ladet *et al.* 2006) puis sur les papillons diurnes (Ladet & Bauvet 2013) dans le cadre des programmes Natura 2000 et Espace naturel sensible. Les différents groupes de vertébrés ont été étudiés de façon classique, par observations dans tous les types d'habitats, repérage d'indices d'activité, analyse de pelotes de réjection et piégeage pour les micromammifères, captures au filet et, depuis 2007, écholocation pour les chiroptères. Les données sur l'ichthyofaune ont été fournies par la Fédération de pêche de l'Ardèche.

Aperçu géographique et histoire géologique

La région est cisailée par un réseau de failles (figure 3). Les failles majeures délimitent de grands blocs d'âges et de constitutions pétrographiques différents. Elles sont orientées soit SSW-NNE, telles les failles dites des Cévennes et de Païolive, soit NW-SE, comme les failles de Bordezac et d'Orcières, cette dernière marquée par un rejet de plusieurs centaines de mètres au-dessus de la vallée du Chassezac (Berger *et al.* 1988 ; Elmi *et al.* 1989).

Le site de Païolive comporte deux blocs qui s'articulent au niveau du village de Banne (figure 3). À l'ouest, les paysages sont barrés par les Cévennes, dont les sommets voisins s'élèvent à plus de 900 m. À l'est, une plaine s'étend des environs de Berrias à ceux de Ruoms. Plus à l'est, la Serre, qui culmine à près de 550 m, ferme l'horizon en direction de la vallée du Rhône.

Le bloc méridional correspond à un fragment de synclinal qui s'inscrit dans le pentagone Gagnières – Saint-Brès – Saint-Sauveur-de-Cruzières – Beaulieu – Banne. Il forme un plateau concave, avec des altitudes périphériques pouvant dépasser 300 m. Il est parcouru par la Clysse, cours d'eau qui débouche à l'est et rejoint la Cèze, un affluent du Rhône. Le bloc septentrional, qui forme un vaste plateau, correspond au quadrilatère Banne – Les Vans – Laurac-en-Vivarais – Ruoms ; il est entaillé par les gorges de deux affluents de l'Ardèche, le Chassezac et la Baume. Au nord-est, il est limité par la vallée d'un troisième affluent, la Ligne, et entaillé par celle de l'Ardèche au niveau des Défilés de Ruoms. L'altitude varie entre plus de 300 m (parfois plus de 400 m), à l'ouest et au sud, et moins de 150 m, par endroits, vers le nord-est. Les plateaux offrent deux paysages contrastés : 1) le karst ruiniforme, qui se présente comme un méga-lapiaz structuré en « rues » profondes, boisées, divisant les masses rocheuses ; 2) des zones de paysages ouverts, appelées « Gras », parcourus par les vallées du Granzon et de quelques cours d'eau le plus souvent temporaires. Au-delà de la Ligne, le même plateau calcaire s'étend vers le nord, disparaît sous l'épaisse coulée basaltique du Coiron (figure 2), réapparaît dans la région de Privas et se prolonge jusque vers la Voulte-sur-Rhône. Les Cévennes font partie de la chaîne hercynienne, formée au cours de l'ère primaire. À la fin du Primaire, l'érosion avait déjà créé une pénélaine, maintenant surélevée. L'érosion

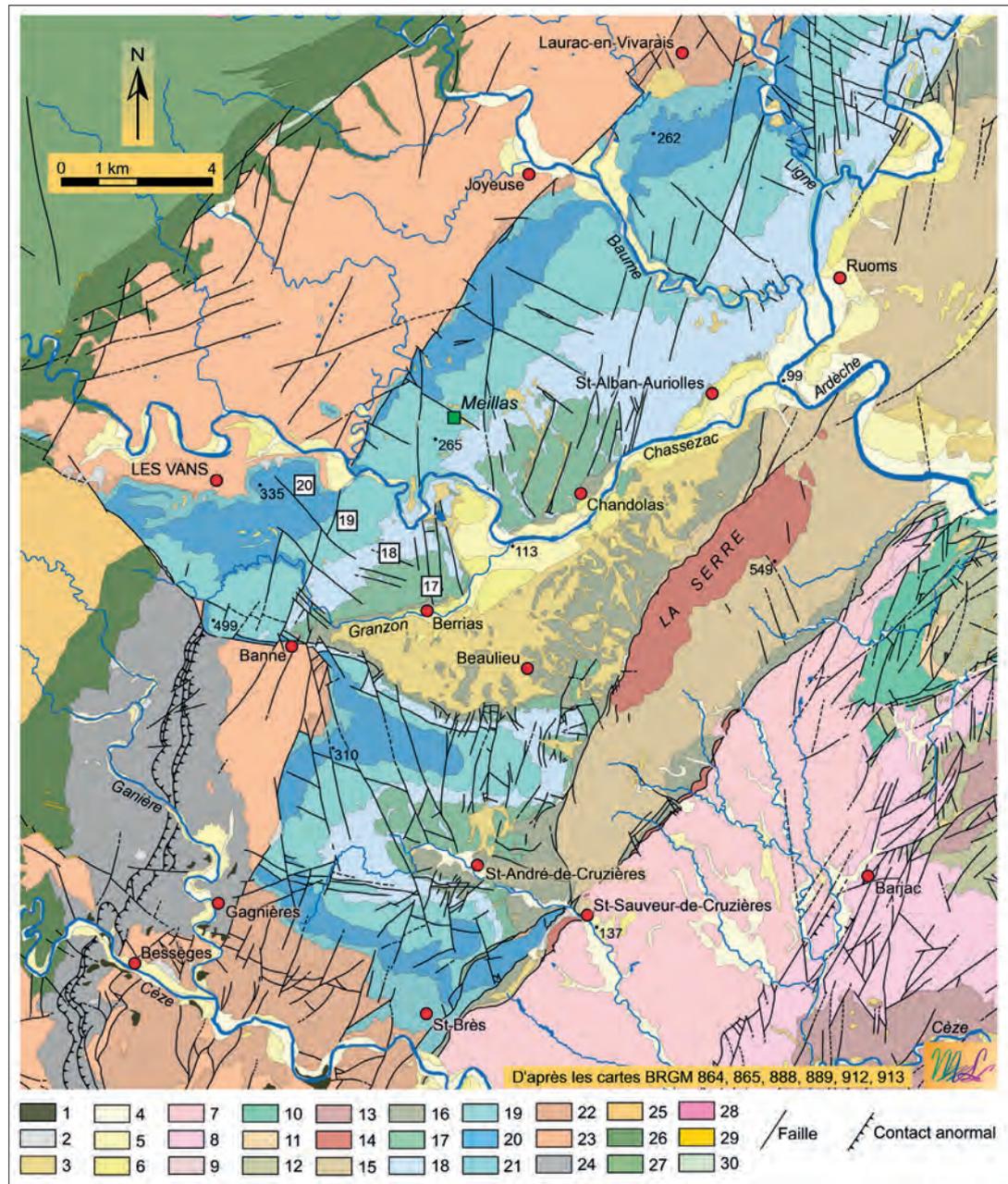


Figure 3 – Carte géologique de la région de Païolive.

1-2-3 : formations superficielles plio-quaternaires. 4-5-6 : terrasses fluviales.
 7-8-9 : sédiments du Tertiaire. 10 à 16 : Crétacé inférieur. 17 : Berriasien (Crétacé inférieur).
 18 : Tithonien (Jurassique supérieur). 19 : Kimméridgien (Jurassique supérieur).
 20 : Oxfordien (Jurassique supérieur). 21 : Jurassique moyen. 22 : Jurassique inférieur (Lias).
 23 : Trias. 24 : Stéphaniens (Carbonifère). 25-30 : Terrains métamorphiques.

Figure 3 – Geological map of Païolive area.

1-2-3: Plio-Quaternary superficial formations. 4-5-6: river terraces. 7-8-9: Tertiary deposits.
 10 à 16: Lower Cretaceous. 17: Berriasian (Lower Cretaceous). 18: Tithonian (Upper Jurassic).
 19: Kimmeridgian (Upper Jurassic). 20: Oxfordian (Upper Jurassic). 21: Middle Jurassic.
 22: Lower Jurassic (Lias). 23: Trias. 24: Stephanian (Carboniferous). 25-30: metamorphic rocks.

s'est poursuivie au début de l'ère secondaire, donnant naissance aux roches du Trias, qui affleurent pour l'essentiel en piémont des Cévennes métamorphiques. Les sédiments triasiques se sont déposés dans un contexte côtier marqué par des variations du niveau de la mer. Les sédiments du Jurassique moyen,

accumulés en milieu marin assez profond, ont formé surtout des marnes. Au Jurassique supérieur, la profondeur était moindre, de l'ordre de 200 m, et la proportion de sédiments calcaires a augmenté. À des bancs de marnes et de calcaires alternants (Oxfordien supérieur) fait suite une succession de bancs de calcaire

(Kimméridgien) d'épaisseur croissante : de 0,20 à 0,60 m, de 0,80 à 1 m, et enfin de 2 à 3 m. L'essentiel des reliefs ruiniformes correspond à ces derniers bancs qui totalisent jusqu'à 20 m d'épaisseur. L'ensemble se termine par les calcaires blancs du Tithonien épais d'environ 30 m. Au Crétacé inférieur, le Berriasien, dont le stratotype se trouve près du village de Berrias (Naud & Reboulet 2008), est formé de bancs calcaires entre lesquels apparaissent des intercalations marneuses plus fréquentes vers le haut. Le Valanginien, formé essentiellement de marnes, est en grande partie recouvert de colluvions récentes, sur lesquelles s'étend la plaine de Berrias à Ruoms. Plus à l'est, au milieu du Crétacé, des récifs se sont développés dans une mer peu profonde, donnant naissance à une formation de calcaire massif (faciès urgonien), présent dans la montagne de la Serre, et qui atteint plusieurs centaines de mètres d'épaisseur au niveau des gorges de l'Ardèche.

Au Crétacé supérieur, la mer s'est retirée suite à des mouvements tectoniques. À la limite Crétacé-Tertiaire, l'orogénèse pyrénéenne provoqua le développement du réseau de failles. Au cours du Tertiaire, du fait de l'orogénèse alpine, les failles ont été activées à diverses reprises et l'entablement formé par les calcaires oxfordiens, kimmeridgiens, tithoniens et berriasien a été intensément fracturé. Des mouvements à forte composante verticale ont déplacé les blocs les uns par rapport aux autres. Les blocs soulevés ont été soumis à une érosion importante qui a éliminé de grandes épaisseurs de sédiments et des gorges profondes ont été creusées dans les roches granitiques et métamorphiques de la bordure cévenole, comme celles du cours supérieur du Chassezac. Au Miocène, l'érosion avait déjà enlevé les marnes et calcaires recouvrant les formations compactes du Jurassique.

La genèse du karst de Païolive n'est pas encore interprétée de façon définitive, mais un scénario plausible a été proposé par Bakalowicz (2008). L'aplanissement du plateau calcaire du site date peut-être de la fin du Miocène. C'est à cette époque que des cours d'eau issus du rebord cévenol auraient épandu sur le plateau des alluvions provenant de l'érosion du socle cristallin des Cévennes, alluvions qui subsistent par endroits, sur les Gras et dans le karst. L'enfoncement du paléo-Chassezac aurait initié la formation de l'endokarst, avec la mise en place d'écoulements souterrains, tandis que les premières formes de l'épikarst, orientées par le réseau des fractures, se seraient développées sous la couverture

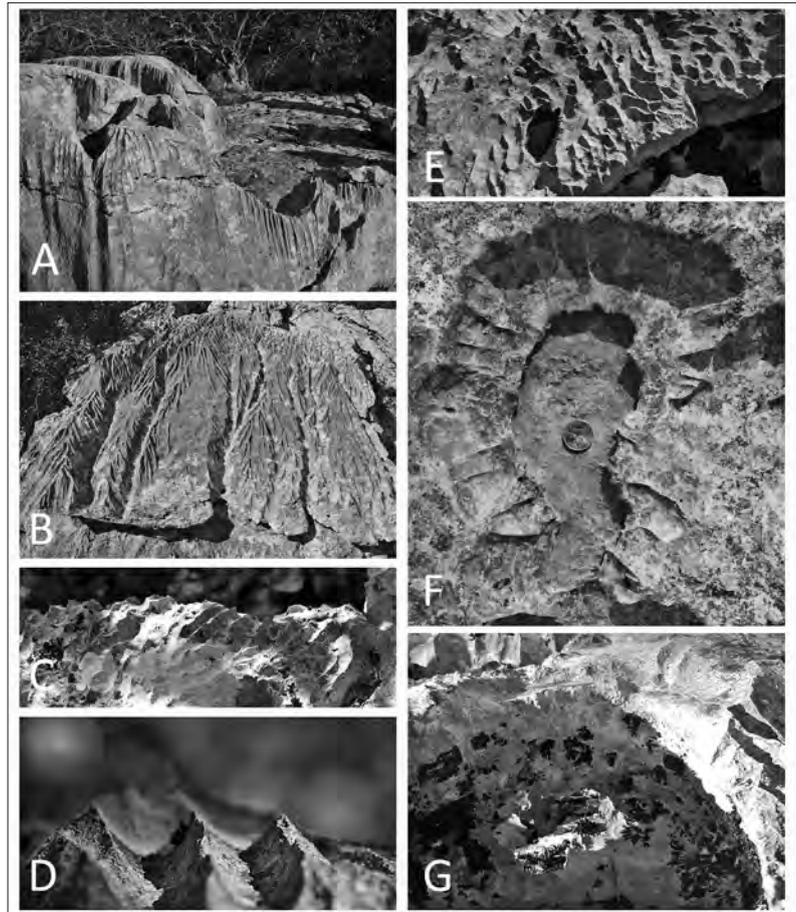


Figure 4 – Formes de l'épikarst. A : formes arrondies partiellement remodelées. B : cannelures. C et D : détails de cannelures. E : modelé superficiel sur surface sub-horizontale. F : cupules. G : végétation pionnière dans une cupule.

Figure 4 – Epikarst morphology. A: Rounded forms partially reshaped. B: Flutes. C and D: Details of fluted micro-reliefs. E: Superficial micro-reliefs on sub-horizontal surface. F: Cupules. G: Pioneer vegetation inside cupules.

alluviale. C'est ainsi que se serait ébauché le méga-lapiaz parcouru par des rues s'élargissant et s'enfonçant progressivement, dans lesquelles les alluvions cristallines ont été peu à peu entraînées. Des restes fossiles de mammifères du Pliocène inférieur, découverts dans le karst (site de Mélias, figure 3), viennent à l'appui de l'hypothèse d'une karstification commencée au moins au Miocène (Bakalowicz 2008 ; Lhomme 2008).

Les formes de surface de l'épikarst sont difficiles, sinon impossibles, à dater. Il existe des lapiaz aux contours arrondis (figure 4 A), formés sous une couverture de sol ou d'alluvions perméables, donc peut-être vers la fin du Miocène. Ces lapiaz arrondis ont été par endroits remodelés par des cannelures, souvent séparées par des arêtes acérées, produites à l'air libre par l'eau de pluie ou de fonte de neige (figure 4 B, C, D). Ce mécanisme a dû

jouer à de multiples reprises en lien avec les cycles climatiques du Pleistocène (Nectoux 2003). Sur les surfaces subhorizontales, finement remodelées (figure 4 E), des cupules se forment (figure 4 F), où s'installent des végétaux pionniers, notamment des mousses, (figure 4 G). Les fractures et trous dans lesquels se constitue un sol par accumulation de débris végétaux continuent de s'approfondir sous l'action des eaux de percolation qui dissolvent le calcaire sous-jacent (Barth 2008). Ces processus jouent en permanence à des échelles spatiales diverses.

À la toute fin du Miocène, lors de la crise messinienne, entre 5,95 et 5,33 Ma, le niveau de la Méditerranée s'est abaissé de plus de 1 000 m (Clauzon 1982). Le Rhône s'est enfoncé de plus de 500 m et l'Ardèche, entre 5,45 Ma et 5,32 Ma, a incisé son canyon (Mocochain *et al.* 2009) ; il est vraisemblable que le Chassezac, la Baume et la Ligne ont creusé les leurs de façon concomitante. La

transgression marine du Pliocène a ensuite entraîné, jusque vers 2 Ma, le relèvement de plus de 400 m du niveau de base du Rhône, qui s'est depuis abaissé d'environ 150 m ; ces variations ont eu des conséquences complexes sur le développement temporaire de rivières souterraines et la formation d'importants systèmes de grottes (Mocochain *et al.* 2009).

La végétation et la faune à la fin du Pleistocène

Au Miocène, la flore comprenait des éléments paléo-tropicaux, qui ont commencé à décliner vers 16-11 Ma ; au début du Pliocène, il persistait sur les côtes de l'Europe méditerranéenne une forêt tropicale humide (Beaulieu *et al.* 2005). De fait, les espèces de mammifères du Pliocène inférieur découvertes dans le site de Mélias, un mastodonte, *Anancus arvernensis* Croizet & Jobert, 1828, un rhinocéros, *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol 1834), et un tapir, *Tapirus arvernensis* Croizet & Jobert, 1828, témoignent d'un contexte forestier chaud et humide (Lhomme 2008). Au Pliocène inférieur (1,5-0,9 Ma), des taxa paléo-tropicaux faisaient encore partie des forêts dans certaines régions, mais le jeu des oscillations climatiques a entraîné leur disparition par endroits déjà vers 0,8 Ma (Beaulieu *et al.* 2005).

Le site de l'Abri des Pêcheurs, découvert en 1973 dans les gorges du Chassezac près de l'éperon de Casteljau (Lhomme 1976) (figure 5), a permis de caractériser l'évolution du paysage végétal local vers la fin du Pleistocène, de 130 000 – 100 000 BP jusque vers 24 000 BP, grâce à l'analyse de nombreux pollens (Kalai 1998). Les niveaux les plus anciens révèlent une flore mêlant des éléments méditerranéens, tempérés et steppiques, vraisemblablement organisés en une mosaïque de milieux ouverts et de chênaies. Après une phase davantage steppique, toujours chaude, une végétation semi-forestière, correspondant à un climat tempéré, se développe avec dominance de *Quercus*, *Corylus*, *Betula*, *Pinus*, et présence de *Vitis*, *Hedera*, *Acer*, *Ulmus*, *Alnus* et *Carpinus*. Cette phase est attribuable à l'interglaciaire Riss-Würm. Il y a ensuite des indices de péjoration climatique et, à partir de 80 000 BP environ, le paysage, de moins en moins boisé, évolue vers un caractère steppique associé à un climat

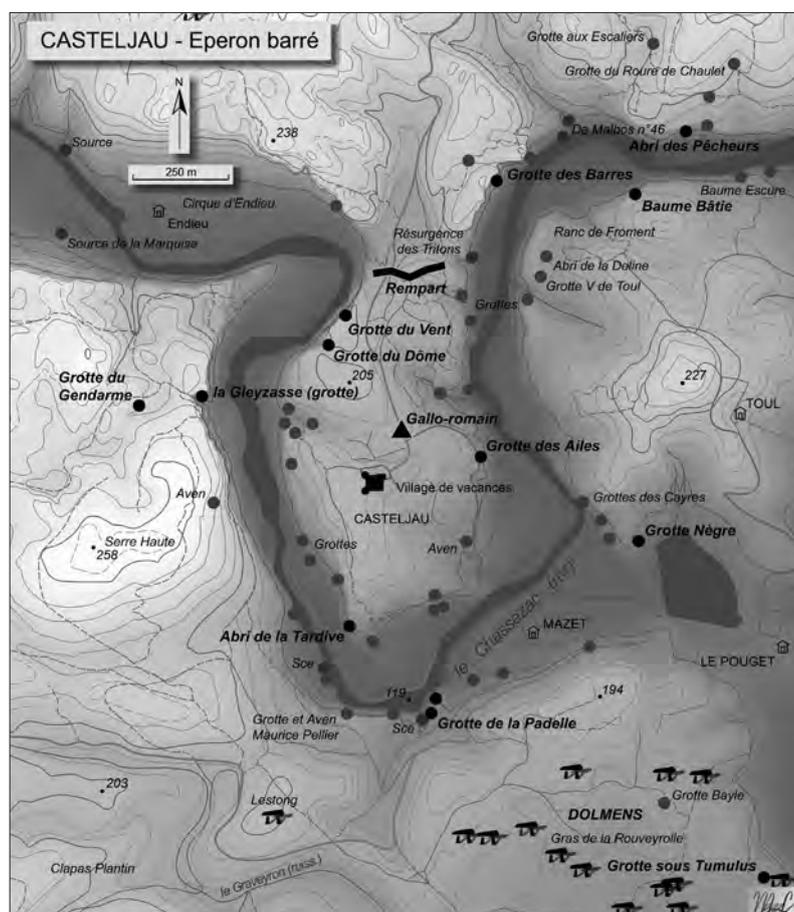


Figure 5 – Sites préhistoriques et protohistoriques dans la zone de l'éperon de Casteljau, dominé aujourd'hui par un village de vacances situé sur un site gallo-romain.

Figure 5 – Prehistoric and protohistoric sites in the area of Casteljau, today dominated by a vacation village located on a gallo-roman site.

froid, avec cependant une amélioration transitoire vers 40 000 – 35 000 BP, époque où des bosquets de *Tilia* et de *Quercus* ponctuaient le paysage et où la présence de taxa méditerranéens était plus marquée. Le climat se refroidit ensuite, ce que confirme la présence de loess, et le caractère steppique du paysage s'accroît.

Les sédiments de l'Abri des Pêcheurs contenaient de nombreux restes d'animaux, mammifères, oiseaux, amphibiens, reptiles et poissons. La présence de ces restes est en partie liée à des activités humaines, l'abri ayant été fréquenté de façon régulière depuis environ 80 000 BP (Lhomme 2003, 2008 ; Moncel 2008). Les restes de mammifères appartiennent au moins à 21 espèces, inégalement présentes dans le temps. Des restes de douze d'entre elles ont été trouvés également dans la grotte Chauvet, tandis que cinq espèces, liées à des périodes froides, sont présentes dans cette grotte uniquement sous forme de représentations pariétales, comme le Rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1807) ou le Mégacéros (*Megaloceros giganteus* Blumenbach 1799) (Philippe & Mosse 2003). Les restes d'oiseaux n'ont été qu'incomplètement étudiés. Toutefois, des restes de Faucon crécerellette (*Falco naumanni* Fleischer, 1818), espèce typiquement méditerranéenne, et de Chouette Harfang (*Bubo scandiacus* [Linnaeus, 1758]), espèce de milieu froid, ont été trouvés associés dans un même niveau du Paléolithique supérieur. Cette coexistence d'espèces liées à des contextes climatiques contrastés, connue également dans des sites de Provence, montre que la région méditerranéenne a servi de refuge à des espèces nordiques lors des périodes climatiques (Quézel & Médail 2003).

Lors du dernier maximum glaciaire (18 000 BP), les chênes étaient cantonnés, avec leurs espèces compagnes, dans des refuges situés dans les péninsules ibérique, italienne et balkanique (Kremer & Petit 2001 ; Brewer *et al.* 2002 ; Petit *et al.* 2002 ; Médail & Diadema 2009). À la fin du Tardiglaciaire (13 000-11 000 BP), la chênaie caducifoliée à *Quercus pubescens* Willd, 1805 s'est étendue vers le nord ; lors d'une période plus froide (11 000-10 000 BP), des refuges secondaires ont subsisté dans diverses régions (Brewer *et al.* 2002).

La présence humaine : évolution et influences sur les milieux naturels

Les grottes et abris paléolithiques et néolithiques sont nombreux, notamment au niveau de l'éperon de Casteljau (figure 5). Il s'y ajoute plus de 600 dolmens (figure 6). Les fouilles menées dans l'Abri des Pêcheurs ont révélé, dans les niveaux inférieurs, des éléments d'industrie moustérienne indiquant une fréquentation récurrente, commencée vers 80 000 BP, par des *Homo neanderthalensis* King, 1864 ; à partir de 32 000 BP, les industries représentées témoignent de la fréquentation répétée de la cavité par des *Homo sapiens* Linnaeus, 1758 (Lhomme 2003).

Dans la moyenne vallée du Rhône, au Tardiglaciaire, le paysage régional était une steppe

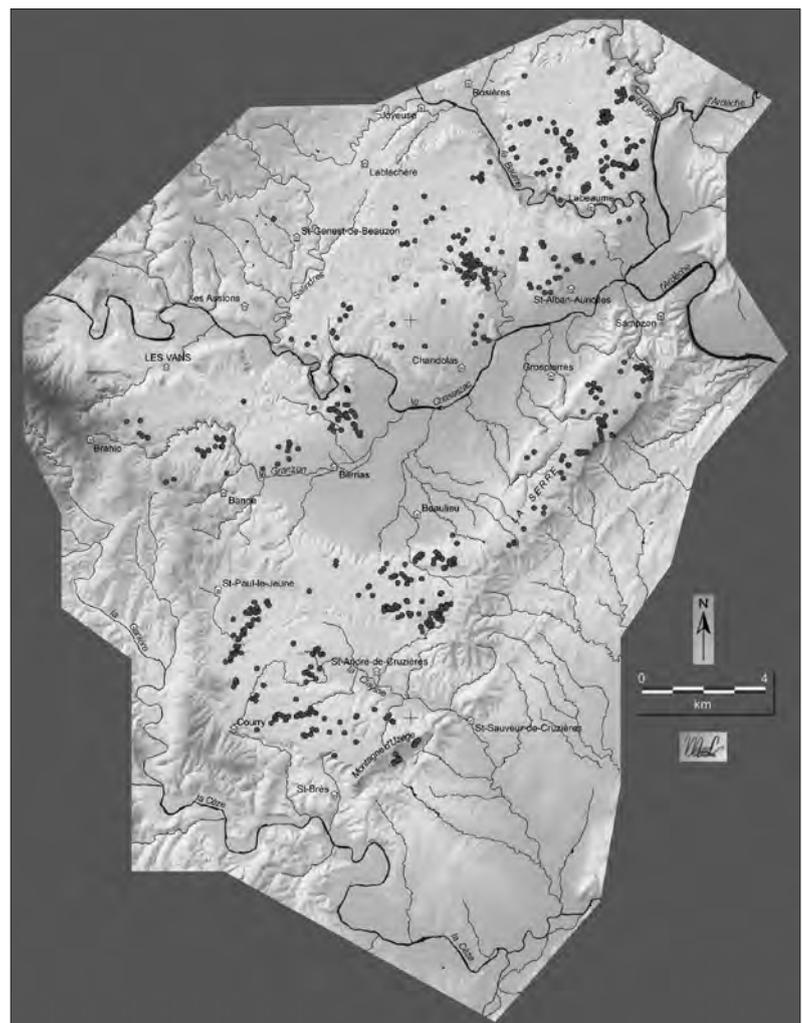


Figure 6 – Répartition des dolmens sur le site de Païolive et à l'est dans la Serre.

Figure 6 – Distribution of dolmens in Païolive, and eastwards in the Serre mountain.

arborée, avec une présence discrète de chênes caducifoliés (Delhon *et al.* 2010). Au début de l'Holocène, le paysage était encore ouvert, avec des *Juniperus* et des *Pinus* abondants ; vers 10 000 BP, la chênaie caducifoliée a commencé à s'étendre, atteignant son optimum entre 8850 et 6800 BP, au cours des périodes Boréale et Atlantique (Vernet 1986 ; Bonin & Romane 1996 ; Beaulieu *et al.* 2005). À partir du Néolithique, le chêne vert *Quercus ilex* L., 1753 s'est répandu aux dépens de *Quercus pubescens*, phénomène attribué aux impacts croissants des populations humaines, auxquels *Quercus ilex* résisterait mieux (Triat-Laval 1978 ; Pons & Quézel 1985 ; Vernet 1986 ; Pons & Thinon 1987). Le site de Païolive se trouvant en contexte subméditerranéen, donc en limite de l'aire de répartition de *Quercus ilex*, cette essence y a peut-être été moins favorisée, en dépit d'une présence humaine devenant significative, mais moins importante qu'en Languedoc.

La succession des cultures néolithiques est bien documentée grâce à de nombreuses fouilles (Lhomme 2003). Éléments de poterie, outils et parures manifestent l'arrivée et l'installation de populations dans la vallée du Chassezac et sur l'ensemble du plateau calcaire, jusqu'à l'âge du fer. Les objets les plus anciens relèvent du Cardial, culture du Néolithique méditerranéen caractérisée par des céramiques décorées d'impressions faites avec des coquillages marins, notamment du genre *Cardium*, et représentée en France continentale à partir d'environ 7600 BP (Camps 1971 ; Coste & Guthertz 1976). À proximité de dolines, les prospections

ont mis en évidence des traces d'habitats sommairement aménagés (fonds de cabanes) et certains sites témoignent d'une occupation continue de l'ordre du millénaire (Lhomme 2003). Des objets trouvés dans des sites de plein air et dans des grottes habitées attestent de pratiques agricoles (cultures, élevages) qui se sont développées véritablement à partir de 5 500 BP (figure 7). Sur un plateau karstique, la gestion de l'eau était évidemment cruciale : de nombreuses cavités ont été aménagées en citernes, et des restes de grandes jarres ont été trouvés sous des écoulements. À partir de la fin du Néolithique et pendant l'âge du cuivre, dans une période allant de 4500 à 3800 BP, des sépultures collectives ont été construites, tel le dolmen sous tumulus des Granges, ou installées dans des grottes naturelles, comme la grotte des Ailes (Lhomme 2003).

La répartition des populations entre la zone ruiniforme et les Gras reste difficile à évaluer, l'ensemble des Gras ayant été profondément bouleversé, surtout au XIX^e siècle, par des dérochements considérables et la construction de murets en pierres sèches. Quoi qu'il en soit, l'ensemble des données montre que des populations de pasteurs-agriculteurs ont longuement occupé le plateau calcaire. Leur influence sur la végétation est difficile à évaluer. Dans un contexte climatique devenu favorable à l'expansion du couvert forestier, il est possible que les activités pastorales et agricoles aient contribué au maintien de milieux ouverts (Lhomme 2003).

De l'Antiquité jusqu'au milieu du XVIII^e siècle, l'histoire de l'utilisation humaine du plateau de Païolive et des vallées qui le traversent peut être parcourue rapidement. En effet, alors que cet espace fut habité au cours du Néolithique, il devient marginal. Les traces d'occupation romaine sont périphériques. Toutefois, le site gallo-romain de l'éperon de Casteljau (figure 5) témoigne d'une occupation du I^{er} siècle av. J.-C. au V^e siècle après J.-C. (Lhomme 2003). La période carolingienne ne laisse guère de traces, si ce n'est un gué sur le Chassezac au niveau de Maisonneuve, attesté dès le VIII^e siècle, sur une voie menant des régions du bas Rhône à celle du Puy (Schnetzler 2003). Un ermitage, dédié à saint Eugène de Tolède, dont le culte est attesté au IX^e siècle à Uzès (dans le département voisin du Gard), témoigne d'une possible présence, dès cette époque, au bord du Chassezac (figure 1) (Esquieu 2003, Holtof 2008). À partir du XII^e siècle au moins, la population périphérique augmente tandis que se mettent en place des structures féodales dont les centres de décision

Figure 7 – A : meule et molette (46 cm de long) provenant d'un habitat de plein air Néolithique. B : couteau à moissonner (grotte de la Capitale). Échelle : 5 cm

Figure 7 – A: Millstone and molette (46cm length) from an open air habitat. B: Blade used to harvest (Capitale cave). Scale: 5cm.

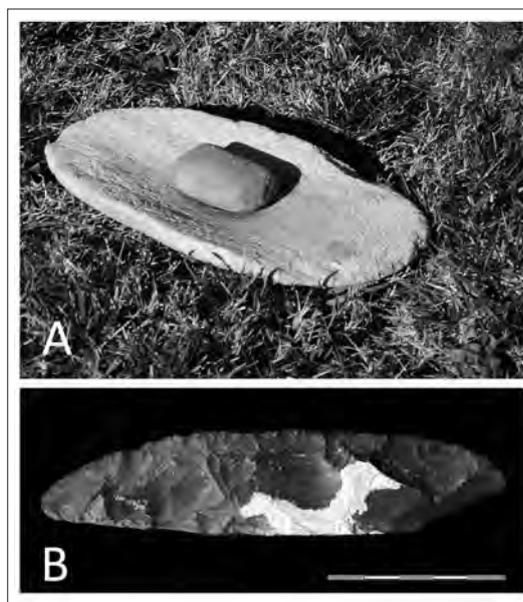




Figure 9 – Dans les Gras, un mas au milieu des bandes de terre cultivées entre des murets de pierres sèches.

Figure 9 – In the Gras, a mas (house of farm) in the middle of cultivated plots separated by dry-stone walls.

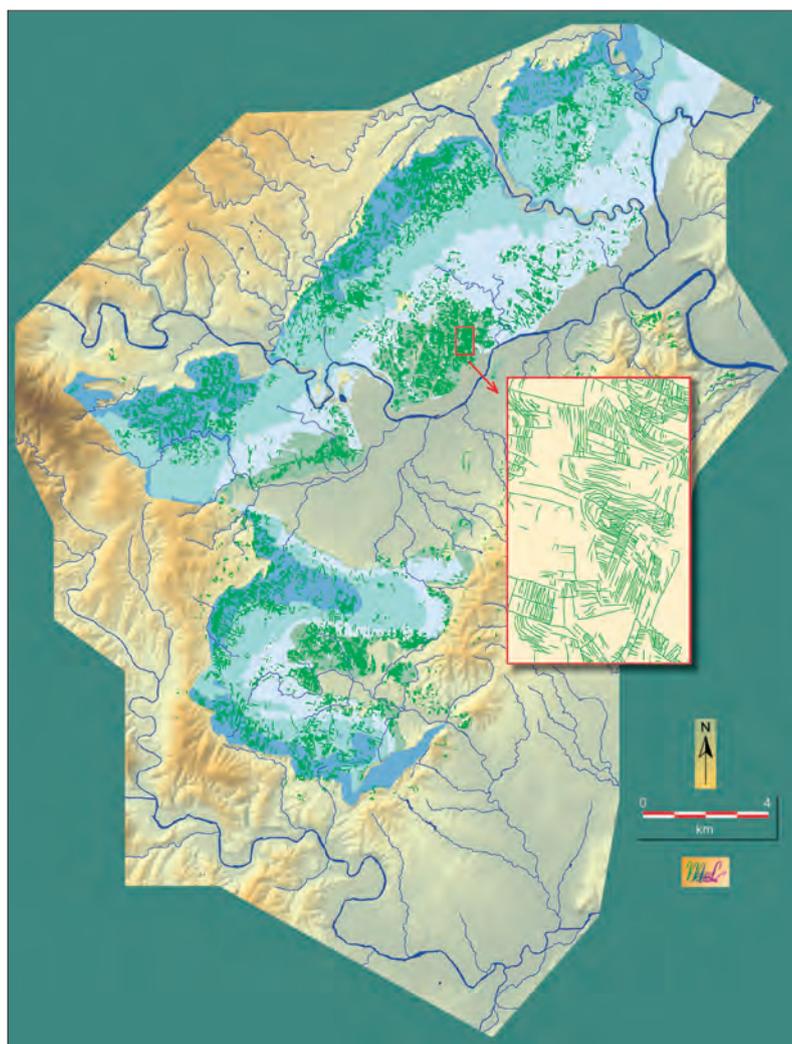


Figure 10 – Répartition des murets de pierres sèches sur l'ensemble du site.
Figure 10 – Distribution of dry-stone walls throughout Païolive.

Loin d'être le témoin d'une nécessité de survie pour une population devenue nombreuse et pauvre, cette colonisation des Gras est au contraire le fait d'une économie florissante, fondée sur la viticulture et la sériciculture, qui disposait de liquidités à investir et bénéficiait, au plan technique, de l'usage de barres en acier et de la poudre. À la suite des crises de la pébrine en 1850 et du phylloxéra en 1870, les grandes propriétés avec nombreux salariés n'étaient plus viables, notamment sur les plateaux calcaires. Elles ont été morcelées et vendues. Localement, de petits propriétaires ont repris des dérochements. Ici et là, des vignes abandonnées ont été remises en état, tandis que les élevages (bovins, caprins, ovins) ont fortement régressé, en raison notamment de l'apparition d'engrais industriels concurrençant l'usage du fumier.

Le xx^e siècle a été marqué par une diminution des populations, d'abord du fait de la Première Guerre mondiale, puis en lien avec la déprise agricole qui a suivi la Seconde Guerre mondiale, sans oublier les effets de la dépression de 1929. Les années 1960-1970 ont été caractérisées par une émigration provoquant une véritable rupture démographique et la propagation d'une psychose d'abandon dans toute l'Ardèche méridionale. Cette évolution a été favorable au redéploiement de la forêt, qui a sans doute été renforcé par l'accroissement de la teneur de l'atmosphère en dioxyde de carbone (Quézel & Médail 2003). Néanmoins, l'extension de la chênaie pubescente se fait de façon très hétérogène, selon que la zone est plus ou moins proche du méga-lapias boisé et que le substrat est plus ou moins favorable (figure 11).

La mosaïque écologique actuelle du site de Païolive est ainsi le résultat d'une histoire influencée par les activités humaines : depuis le Néolithique, elles ont fait varier l'étendue relative des milieux ouverts – naturels, pâturés ou cultivés – et des milieux boisés. La question se pose donc de savoir si certains écosystèmes ont existé de façon continue depuis l'Holocène.

En ce qui concerne les pelouses, la présence de *Gagea lacaitae* A. Terracc., 1904 et *Gagea luberonensis* J.-M. Tison, 1998, témoigneraient d'une continuité effective. La première existe dans quatre stations (Descoings 1986 ; Kessler & Bianchin 2011), la seconde dans une seule (Aurousseau 2008 ; observation en 2006 de J.-L. Rivière In Kessler & Bianchin 2011). Ces stations sont assez proches les unes des autres, dans une zone qui a probablement subi longtemps un fort pâturage. Le

caractère relictuel des deux espèces est vraisemblable, car elles se multiplient uniquement par bulbilles, et ont de ce fait des capacités de dispersion très limitées. En outre l'unique population de *G. luberonensis*, qui occupe une dizaine d'hectares, est représentée par un morphotype propre à Paiolive (J.-M. Tison, communications personnelles).

La chênaie pubescente s'est vraisemblablement maintenue dans le méga-lapiaz (Vallauri & Baret 2008). La superposition de différents droits de propriété jusqu'à la fin de l'Ancien Régime, puis l'établissement du droit de propriété contemporain, ont certainement contribué au maintien du couvert forestier. L'existence de nombreux propriétaires, depuis le XIX^e siècle, n'a pas permis une exploitation coordonnée, mais des coupes ont eu lieu depuis longtemps dans des zones accessibles. L'ancienneté des boisements n'est évidemment pas uniforme. Une étude sur la naturalité des forêts méditerranéennes anciennes, utilisant une batterie complexe de descripteurs, a en effet montré que, dans son étendue actuelle, si le bois comporte des parties anciennes ayant un degré de naturalité particulièrement élevé, d'autres correspondent à des reconquêtes plus ou moins récentes ; c'est par exemple le cas de la zone de Fontgraze, boisée sur la carte de Cassini, déboisée vers 1850, d'après la carte d'État-major de l'époque, et de nouveau boisée aujourd'hui (Rossi *et al.* 2013). Quoiqu'il en soit, le couvert forestier n'a jamais totalement disparu, à la différence de celui des plateaux situés au nord des gorges de la Ligne, où les boisements anciens, qui avaient le statut de bois communaux, ont été exploités en totalité par les villageois.

La présence d'une importante population de la Cétoine bleue *Eupotosia mirifica* (Mulsant 1842), un coléoptère saproxylique (figure 12 A), fournit un argument particulièrement solide en faveur de la continuité du milieu forestier depuis l'Holocène. C'est une espèce sténoèce ultrasensible, bioindicatrice de la chênaie thermophile méditerranéenne et subméditerranéenne avec continuité locale de la forêt depuis des millénaires (Aberlenc 2016). Cette espèce, endémique du hotspot méditerranéen, existe actuellement dans des stations isolées, depuis le Liban et la Syrie à l'est, jusqu'à l'Espagne à l'ouest. Elle s'est éteinte en Italie au cours du dernier tiers du XX^e et des premières années du XXI^e siècle, et il n'y a pas eu à notre connaissance d'observations récentes en Albanie, en Bosnie et en Serbie. En France, une population au nord de Montpellier s'est éteinte au cours de la décennie 1990, et il n'y aucune

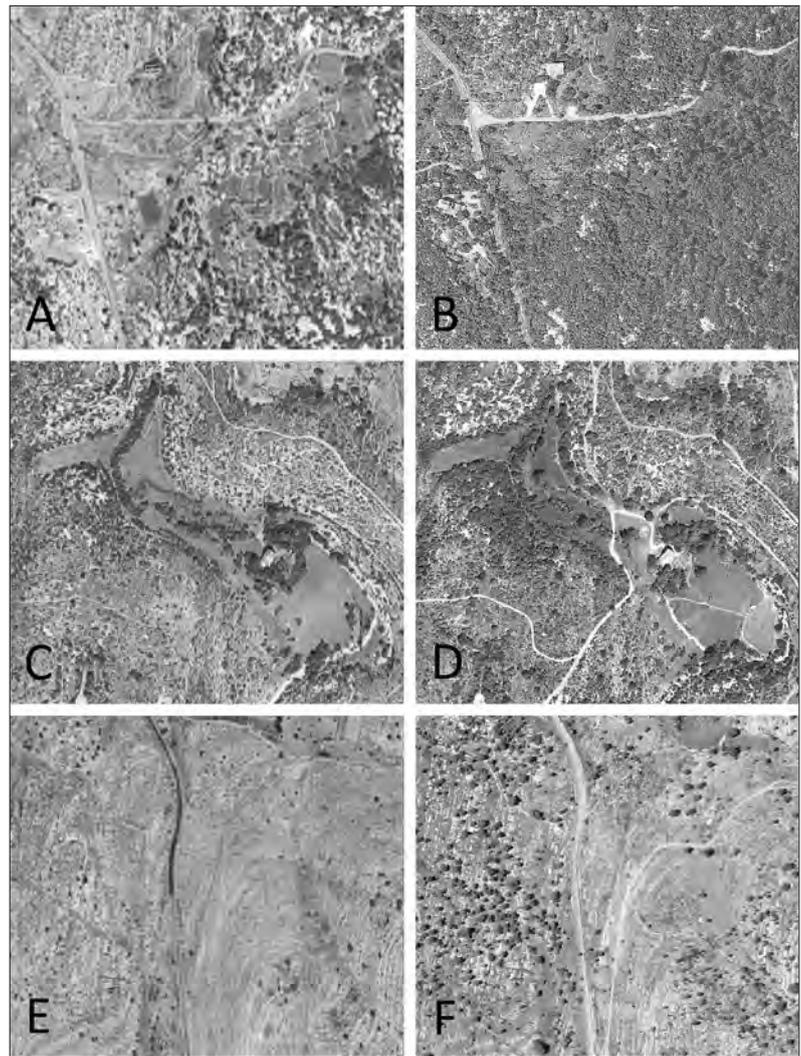


Figure 11 – Dynamique des formations boisées sur les Gras au cours de la deuxième moitié du XX^e siècle.
Photographies aériennes de 1949 (à gauche) et 2002 (à droite).
A-B : zone proche du méga-lapiaz boisé, montrant une extension importante du couvert forestier.
C-D et E-F : faible extension dans des zones plus éloignées et sur des substrats peu favorables.

Figure 11 – Forest dynamics in the Gras since the middle of the 20th Century.
1949 (left) and 2002 (right) air photos.
A-B: Important development of forest near the wooded mega-lapias.
C-D and E-F: Limited development in more distant zones and on unfavorable substratum.

confirmation récente de présence dans l'Aude et dans le Gard (sauf au nord-est, dans la partie gardoise de Paiolive). Cette espèce est donc en régression, en raison principalement de ses exigences écologiques élevées. Contrairement à d'autres cétoines saproxyliques (Aberlenc 2016), elle l'est aussi en raison de sa faible capacité de dispersion à travers les milieux ouverts, les habitats favorables se trouvant de plus en plus isolés et réduits. *Eupotosia mirifica* s'est sans doute maintenue, au cours des périodes glaciaires, dans certains des refuges des chênaies (peut-être en Espagne et au Liban). Elle

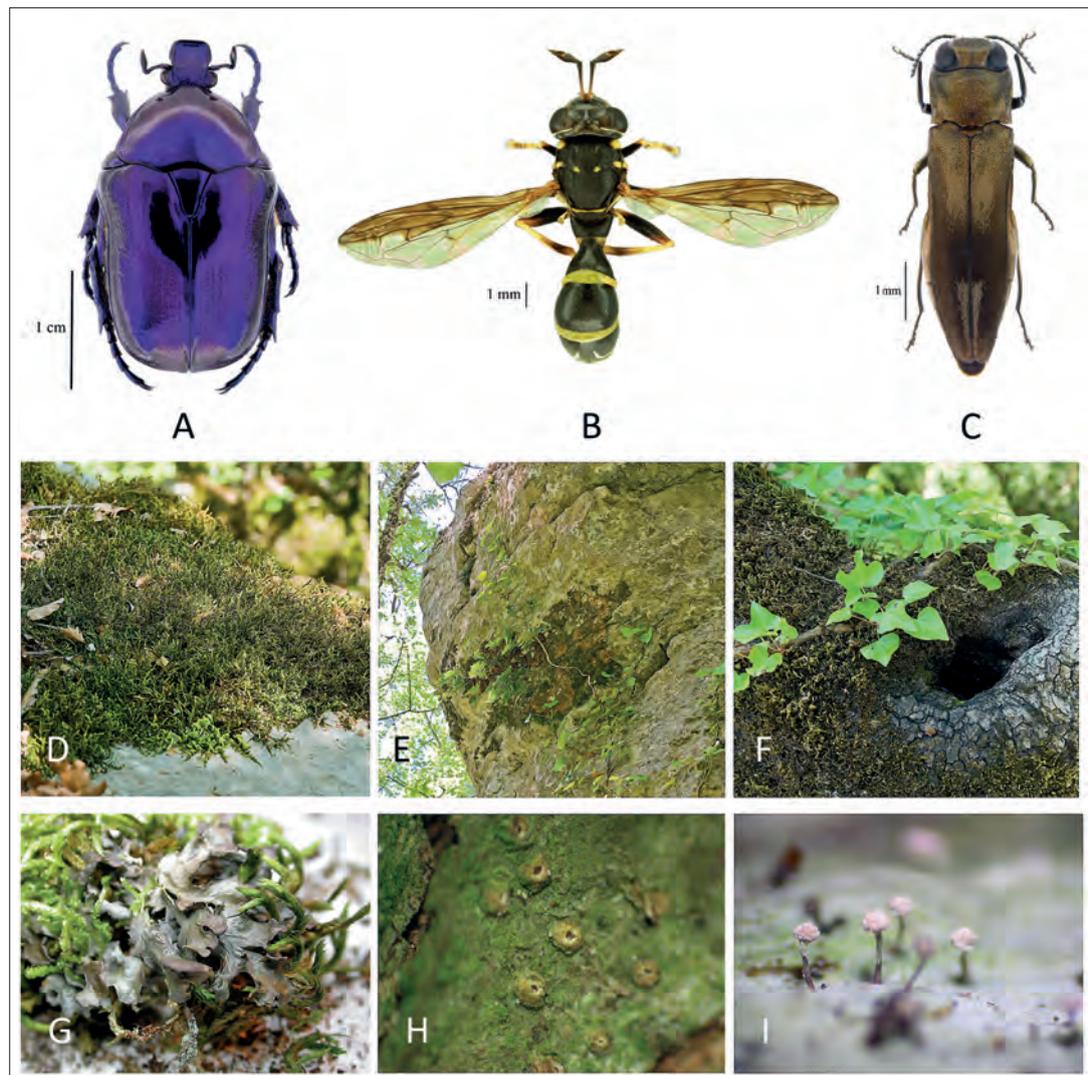


Figure 12 – Espèces indicatrices d’une longue continuité forestière.

Figure 12 – Species indicating a long forest continuity

A : *Eupotosia mirifica*. B : *Sphiximorpha binominata*. C : *Agrilus hastulifer*.
 D : *Antitrichia californica*. E : *Scorpiurium sendtneri*. F : *Zygodon forsteri*.
 G : *Leptogium hibernicum*. H : *Ramonia subsphaeroides* (Tav.) Vězda.
 I : *Sclerophora peronella* (Ach.) Tibell, 1984.

a dû suivre l’extension des boisements après la dernière glaciation. Elle n’a pu ensuite se maintenir que dans des forêts où le cycle sylvogénétique n’a cessé de produire des arbres âgés où peuvent se former des cavités propices à ses larves (Aberlenc *et al.* 2003 ; Tassi *et al.* 2004 ; Aberlenc 2006 ; Montreuil *et al.* 2010). D’autres espèces comme le diptère Sirphidae *Sphiximorpha binominata* (Verrall 1901) ou le coléoptère Buprestidae *Agrilus hastulifer* Ratzeburg, 1839 (figure 12 B, C), témoignent de même de l’ancienneté de l’état boisé, ou du moins de sa maturité, c’est-à-dire d’une longue évolution sans impact humain significatif. La présence de l’araignée probablement corticole *Bassaniana versicolor baudueri* (Simon, 1932), trouvée seulement dans quelques forêts

anciennes du sud-ouest de la France (Déjean & Ledoux 2011), est sans doute aussi l’indice d’une longue continuité de l’état boisé.

Parmi les lichens, 32 espèces qui sont fortement indicatrices de longue continuité forestière (selon Bricaud 2010) ont été trouvées, notamment dans des zones boisées représentées sur la carte de Cassini (Bauvet 2011c). Quatre bryophytes, *Antitrichia californica* Sull. ex Lesq., 1865, *Neckera besseri* (Lobarz.) Jur., 1860, *Scorpiurium sendtneri* (Schimp.) M. Fleisch., 1920, et *Zygodon forsteri* (Dicks.) Mitt., 1851 sont également caractéristiques de forêts à longue continuité, voire de forêts reliques installées sur karst (Hugonnot & Roland 2008). La figure 12 illustre quelques-unes de ces espèces.

La biodiversité actuelle

La diversité écologique à différentes échelles

L'homogénéité apparente du méga-lapiaz résulte de l'association des rochers et d'un peuplement forestier dominé principalement par *Quercus pubescens* et secondairement par *Quercus ilex* en contexte xérophile (figure 13). Le sous-étage est composé principalement d'arbustes méditerranéens : *Buxus sempervirens* L., 1753, *Rhamnus alaternus* L., 1753, *Phillyrea latifolia* L., 1753, *Pistacia terebinthus* L., 1753 et *Acer monspessulanum* L., 1753. Cette uniformité est rompue de place en place par des dolines où la strate herbacée est nettement plus riche en espèces que le sous-bois. Dans les zones de rochers, une forte hétérogénéité écologique s'exprime sur de très courtes distances. À une première échelle, les surfaces sommitales dénudées (figure 13 C) s'opposent en effet aux rues profondes (figure 13 D, E). À une seconde échelle, du sommet à la base des rochers, les différentes surfaces, en fonction de leur inclinaison et de leur orientation, créent une mosaïque de micro-habitats extrêmement contrastés, notamment du point de vue de l'éclaircement et de l'écoulement des eaux de pluie. Les éboulis non stabilisés constituent également un environnement très particulier, rare à Païolive. À chaque micro-habitat correspondent des assemblages spécialisés de lichens et de bryophytes. Les diaclases, en fonction de leur ouverture, de leur profondeur et de leur remplissage en matières organiques, offrent aussi des micro-habitats diversifiés.

Les chênes, souvent curieusement tortueux, s'imbriquent dans les rochers et parfois s'y soudent par des calcs (figure 14). Selon leur âge, leur architecture, leur localisation vis-à-vis de la lumière, ils offrent une grande diversité de micro-habitats, occupés par des groupements lichéniques et bryophytiques spécialisés (Bauvet 2008 ; Hugonnot & Roland 2008). Les cavités qui se forment naturellement dans les troncs, à la suite de blessures ou du creusement de nids par des pics, constituent des micro-habitats d'une importance majeure pour nombre d'espèces saproxyliques, comme la Cétoine bleue *Eupostasia mirifica* ou le Pique-prune *Osmoderma eremita* (Scopoli 1763) (figure 15 A, B, C). Un phénomène résultant de l'imbrication intime des chênes avec les rochers contribue

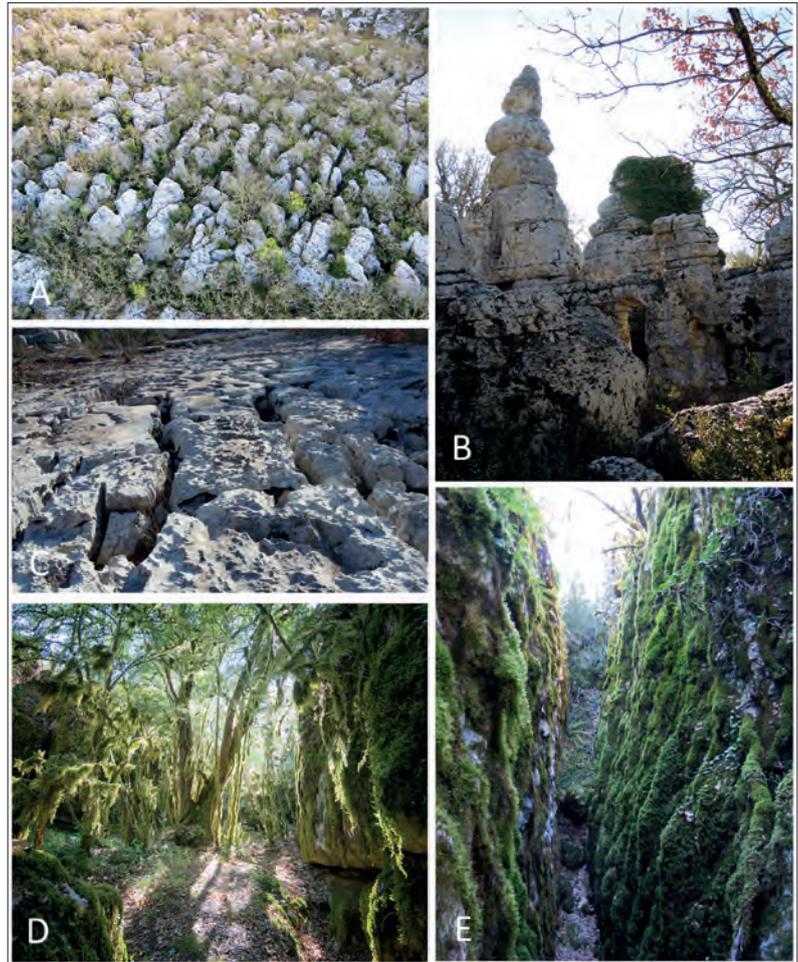


Figure 13 – Le méga-lapiaz. A : vue aérienne. B : rochers ruiniformes. C : surface sommitale. D et E : rues.

Figure 13 – The mega-lapias. A: Air view. B: Ruiniform rocks. C: Upper surface. D and E: Streets.



Figure 14 – Chênes dans le méga-lapiaz. A : imbrication dans les rochers. B : coalescence entre chêne et rocher. C : port tortueux.

Figure 14 – Oaks in the mega-lapias. A : imbrication of trees and rocks. B : coalescence between an oak and a rock. C : tortuous form.

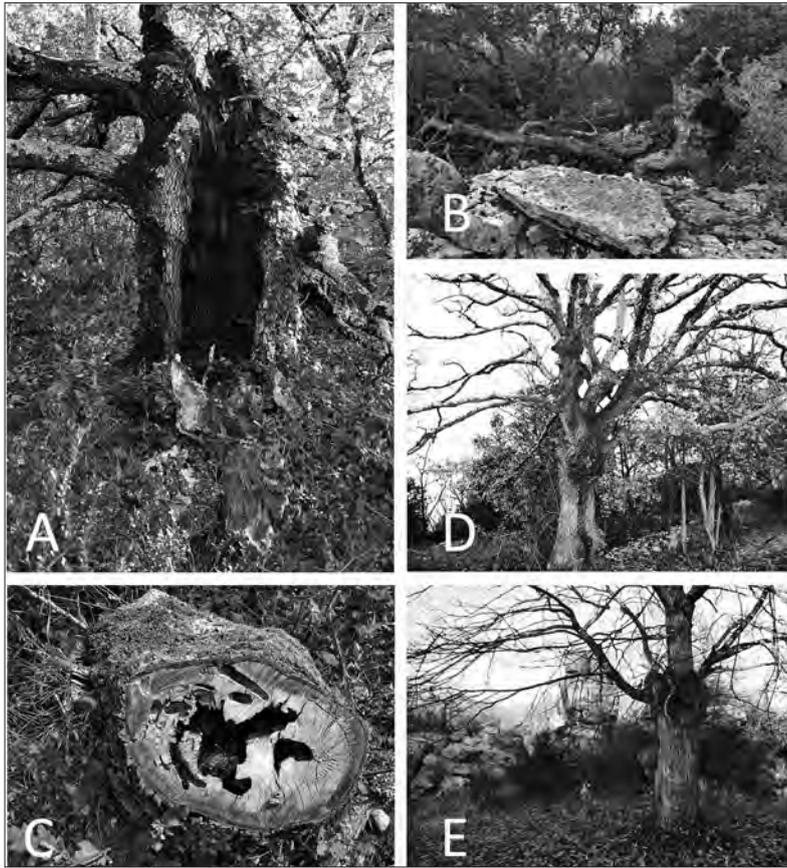


Figure 15 – Arbres à cavités propices aux espèces saproxyliques.
A : grande cavité ouverte dans un chêne.
B : chêne écroulé où ont été observés en 2015 des signes de présence du Pique-Prune *Osmoderma eremita*.
C : petite cavité à très discrète ouverture sur l'extérieur.
D : vieux chêne têtard. **E :** châtaignier sur sol acide.

Figure 15 – Trees with cavities favorable for saproxylic species.
A: Large, opened cavity in an oak.
B: Crumbled oak were presence indices of *Osmoderma eremita* were observed in 2015.
C: Small cavity with an hardly detectable opening.
D: Old oak of which branches were regularly cut (Chêne têtard).
E: Chestnut tree on acid soil.

au maintien de certaines espèces : de fortes quantités de litière peuvent en effet s'accumuler dans des diaclases au point de permettre le développement des larves de quelques cétoines, dont *Eupotosia mirifica*. Des cavités se sont également formées dans des chênes qui étaient traités en « têtards » : la coupe de la partie supérieure du tronc provoquait la formation de nombreux rameaux qui étaient périodiquement coupés, avec leurs feuilles, pour la nourriture du bétail (figure 15 D). Ce traitement, en rendant les arbres plus sensibles à des blessures, a contribué au maintien des populations de diverses espèces saproxyliques. Autres témoins d'activités rurales, des châtaigniers, qui peuvent héberger des espèces différentes de celles qu'accueillent les chênes, ont été plantés sur des sols décalcifiés ou formés sur des restes d'alluvions cristallines (figure 15 E).

Les Gras sont parcourus par les talwegs d'un réseau hydrographique formé de cours d'eau en grande partie intermittents (figure 16 A). Des milieux aquatiques peuvent subsister, alimentés par le ruissellement et les résurgences du système karstique (figure 16 B) ; ils jouent un rôle essentiel dans le maintien de nombreuses espèces végétales et animales, notamment des amphibiens. Le ruisseau de Bourbouillet, par exemple, est l'un des rares cours d'eau intermittents méditerranéens en France dans le lit mineur duquel se reproduit *Pelobates cultripes* (Cuvier 1829), espèce en régression en Europe, dont la présence dans le site de Païolive a été confirmée assez récemment (Cocâtre 2008). C'est en même temps le seul site connu dans l'ensemble de son aire de

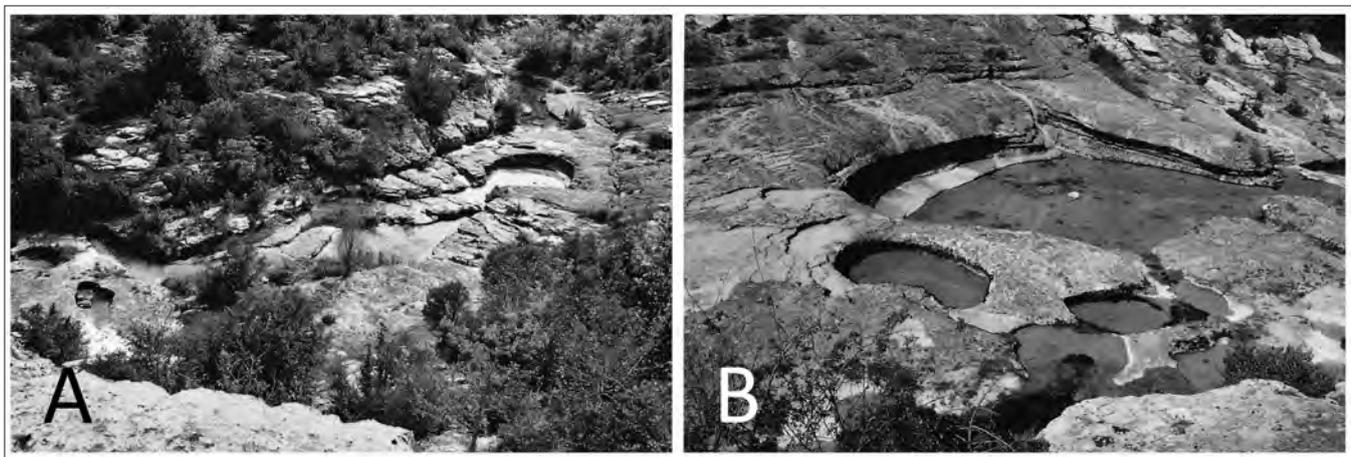


Figure 16 – A : vallée d'un cours d'eau temporaire. **B :** mares subsistant dans des « marmites ».
Figure 16 – A: Valley of a temporary stream. **B:** Long-lasting pools, in marmites.

répartition ibéro-française où ont été signalés une reproduction et un développement larvaire de type trimodal : automne – printemps – été (Duguet, en préparation).

Les Gras constituent une mosaïque écologique particulièrement complexe, avec des dalles dénudées, des pelouses, des garrigues et des formations préforestières (figure 17). La distribution spatiale de ces végétations et leurs dynamiques dépendent à la fois du substrat géologique, en particulier selon qu'il s'agit de calcaire dur ou de calcaire marneux, et des usages passés, pâturage ou déforestation. Certains espaces, notamment des dolines, sont encore utilisés aujourd'hui pour le pâturage et pour des cultures, principalement de céréales et d'oliviers.

Sur calcaire dur à forte karstification, les chênes s'insinuent dans les diaclases et forment rapidement une canopée limitant le développement de pelouses pionnières et d'ourlets. En revanche, les pelouses vivaces sont assez répandues sur les dalles calcaires ; elles appartiennent au *Sedion micrantho-sediformis* Rivas-Martínez, Sánchez-Gómez & Alcaraz in Sánchez-Gómez & Alcaraz, 1993, alliance caractérisée par la présence de *Sedum ochroleucum* Chaix, 1785 et *S. sediforme* (Jacq.) Pau, 1909. De plus rares groupements, avec *Vulpia ciliata* Dumort., 1824, *Medicago monspeliaca* (L.) Trautv., 1841 et *Bombycilaena erecta* (L.) Smolian., 1955, font partie du *Trachynion distachyae* Rivas-Martínez ex Rivas-Martínez, Fern.-Gonz. & Loidi, 1999 ; ils forment souvent de fines mosaïques. Sous une faible pression de pâturage, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., 1812, et *Bromopsis erecta* (Huds.) Fourr., 1869, composantes du *Phlomidio lychnitidis-Brachypodium retusi* G.Mateo, 1983, deviennent dominantes. Sur des sols squelettiques argileux, les garrigues ouvertes (*Rosmarinion officinalis* Braun.-Blanq. ex Molinier 1934), dominées par des pieds de *Thymus vulgaris* L., 1753, laissent une proportion considérable de sol nu ou pierreux entre les buissons. Elles hébergent une grande diversité de plantes méditerranéennes et de groupements terricoles de lichens et de bryophytes. Dans ces formations ouvertes, des trouées peuvent être créées soit par des sécheresses exceptionnelles avec mort des vivaces, soit par l'action de sangliers ou de lapins ; des communautés de plantes annuelles s'y installent alors.

Dans les parties temporairement submergées des cours d'eau temporaires, il existe une

grande diversité de communautés végétales. Par endroits, on rencontre une communauté qui supporte une période prolongée de submersion, caractérisée par la présence de *Veronica anagalloides* Guss., 1826, *Sisymbrella aspera* (L.) Spach, 1838 et *Lythrum hyssopifolia* L., 1753. Plus loin, sur des substrats moins longuement inondés, s'étend une végétation permanente à *Deschampsia media* (Gouan) Roem. & Schult., 1817, accompagnée de tondures annuelles hygrophiles à *Juncus bufonius* L., 1753 et *Juncus capitatus* Weigel, 1772.

Dans les canyons (figure 18), les biotopes associés aux falaises varient en fonction de l'éclairement et de la morphologie du substrat (surplombs, replats, fentes...), avec des contraintes environnementales fortes, en particulier une



Figure 17 – Les Gras.

A : paysage ouvert associant différents stades dynamiques. B : pelouse pionnière. C : ourlet à *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. & Schult., 1817 et *Bromopsis erecta* (Huds.) Fourr., 1869, sur sol profond, dernier stade herbacé avant le développement de la chênaie pubescente. D : garrigue ouverte à *Thymus vulgaris* L., 1753, sur sol squelettique argileux. E : vallée du Granzon.

Figure 17 – Les Gras.

A : Open landscape with various dynamic stages. B : Pioneer grassland. C : Ultimate stage before the development of *Quercus pubescens* woods, with *Brachypodium rupestre* and *Bromopsis erecta*. D : Scrubland with *Thymus vulgaris*. E : Valley of the Granzon river.



Figure 18 – Les canyons.

- A : méandre avec ripisylves et plages. B : falaise.
 C : zone de sable, fortement piétinée.
 D : langue de galets dans un secteur à cours rapide.

Figure 18 – Canyons.

- A: Meander with riparian woodlands and beaches. B: Cliff.
 C: Sand area, heavily trampled. D: Pebbles in a rapid flow zone.

sécheresse extrême sur les parois les plus éclairées. Les bryophytes y forment des groupements d'espèces xérothermophiles, telles que *Schistidium helveticum* (Schkuhr) Deguchi, 1979 ou *Grimmia tergestina* Tomm. ex Bruch & Schimp., 1845. La flore vasculaire comprend des espèces thermophiles, dont certaines sont très rares, comme *Brachypodium stacei* Catalán, Joch. Müll., L.A.J. Mur & T. Langdon, 2012 ou *Allosorus acrosticus* (Balb.) Christenh., 2012. À la base des parois, dans des habitats moyennement humides, faiblement éclairés, avec des écarts thermiques réduits, conditions qui limitent le développement des peuplements bryophytiques, on rencontre certains lichens sciaphiles comme *Encephalographa elisae* A. Massal, 1855 et *Lithothelium tri-septatum* (Nyl.) Aptroot, 1991.

Les biotopes associés aux rivières changent depuis le lit majeur jusqu'aux dépôts sédimentaires les plus distants et les plus élevés. Leur présence, leur répartition et leur importance relative varient d'un cours d'eau à l'autre : les vallées du Granzon, du Chassezac, de la Baume, de la Ligne et de l'Ardèche dans les Défilés de Ruoms sont toutes différentes. Parmi les forêts alluviales, trois formations peuvent être distinguées : 1) des groupements relictuels, sur alluvions régulièrement inondées, à *Salix alba* L., 1753 et à *Carex acutiformis* Ehrh., 1789 (*Salicion albae* Soó, 1930) ; 2) des restes de forêts à *Populus alba* L., 1753 dans certaines parties de la vallée du Chassezac périodiquement inondées et à nappe phréatique proche ; 3) sur les plus hautes terrasses, des boisements à *Populus nigra* L., 1753 et à *Buxus sempervirens*, où *Lilium martagon* L., 1753 révèle un phénomène de descente depuis les montagnes de l'amont. Sur les substrats instables à sables et graviers, le groupement méditerranéen à *Saponaria officinalis* L., 1753 et à *Scrophularia canina* L., 1753 (*Glaucion flavi* Braun.-Blanq. ex Tchou, 1948) est bien représenté le long du Chassezac. Les alluvions contiennent par endroits des galets siliceux provenant des versants cévenols ; des groupements bryophytiques strictement acidiphiles y sont associés et côtoient des groupements basophiles présents sur les galets calcaires (Hugonnot & Roland, 2008). Les communautés de mousses édifiatrices de tuf sont diverses. À la base des falaises calcaires, dans les zones à suintement, l'association *Eucladietum verticillati* Allorge, 1921, accompagnée de la fougère *Adiantum capillus-veneris* L., 1753, est assez fréquente. En revanche, l'association dominée par *Palustricola commutata* (Hedw.) Ochyra 1989 (*Pellion endiviifoliae* Bardat in Bardat et al. 2004 prov.), liée aux emplacements où l'eau arrive en quantité assez importante de façon permanente, est très rare le long du Chassezac. Les alluvions, en fonction de leur composition, et la base des falaises hébergent aussi des groupements spécialisés de lichens.

L'endokarst, qui a fait l'objet d'un inventaire spéléologique détaillé (Chabaud 2016), présente une large palette de biotopes (Aberlenc 2016). Les eaux souterraines, libres ou interstitielles, hébergent des espèces stygobies (figure 19 A). Les biotopes terrestres s'échelonnent depuis l'entrée des grottes, lumineuses, ventilées et souvent assez sèches (figure 19 B), jusqu'aux zones obscures, humides et sans courants d'air (figure 19 C).

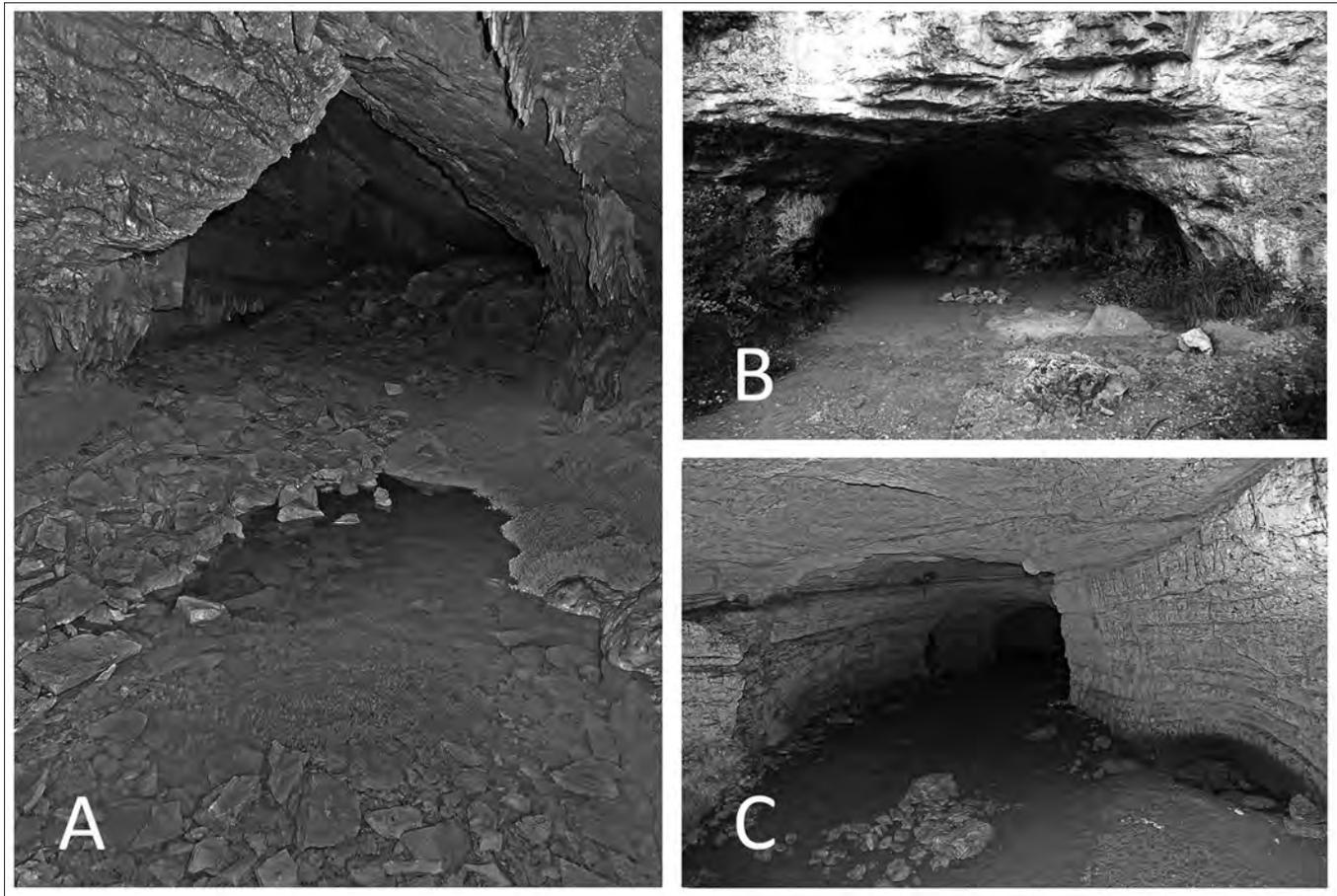


Figure 19 – Habitats souterrains.

A : biotope aquatique où l'on peut trouver des Crustacés stygobies du genre *Niphargus* (grotte du Pêcher).

B : entrée de grotte fréquentée par des chauves-souris (grotte de Baume-Grenas).

C : intérieur de la grotte de Baume-Grenas, qui est d'une richesse exceptionnelle en arthropodes cavernicoles.

Figure 19 – Subterranean habitats.

A: Pools where stygobiont species can be found, as *Niphargus* Crustaceans (Pêcher cave).

B: Entrance of a cave where bats can be observed (Baume-Grenas cave).

C: In the deep interior of the Baume-Grenas cave, there is an exceptionally rich community of cave-dwelling arthropods.

Les milieux souterrains *sensu stricto* abritent des espèces guanophiles (dans le guano des rares grottes où subsistent des colonies importantes de chauves-souris), des espèces troglaxènes (dont une partie du cycle vital se déroule obligatoirement à l'extérieur), des espèces troglaphiles (dont le cycle vital peut se dérouler soit entièrement dans le milieu souterrain soit entièrement à l'extérieur) et des espèces troglobies (strictement inféodées au milieu souterrain, aveugles et dépigmentées). Des mouvements de faune, s'effectuant notamment en fonction des variations d'humidité, établissent des relations complexes entre le milieu souterrain profond, le milieu souterrain superficiel et les sols qui abritent une riche faune émiédaphique et euédaphique (espèces endogées aveugles et dépigmentées) (Aberlenc 2016).

La diversité spécifique : état d'avancement de l'inventaire

Le tableau 1 présente l'état d'avancement de l'inventaire taxonomique général au 30 novembre 2016. Plus de 4 500 taxa ont été actuellement identifiés, le plus souvent à l'espèce, parfois seulement au niveau du genre. Cependant, plusieurs groupes n'ont pu encore être pris en considération, comme les nématodes, les tardigrades ou les annélides. Pour d'autres taxa, les données acquises ne constituent encore qu'un embryon d'inventaire. La richesse en micro-algues est vraisemblablement nettement plus élevée que ne l'indiquent les premiers résultats, obtenus lors de prospections de courte durée (Couté & Perrette, résultats non publiés). Chez les champignons, les données acquises ne concernent que les macromycètes au sens strict, les corticiés, notamment, n'ayant

pas été prises en compte dans les premières prospections. Or il s'agit d'un groupe particulièrement diversifié dans les chênaies méditerranéennes (Richard *et al.* 2005, 2011) ; de fait, des données de séquençage de l'ADN dans des sols de Païolive indiquent d'ores et déjà que deux groupes de corticiés, les Thelephoraceae (avec 20 espèces moléculaires pour le seul genre *Tomentella*) et les Sebacinaceae, seraient dominantes en abondance et en diversité (Vogt-Schilb 2014). Chez les insectes (dont les échantillons obtenus depuis 2004, notamment avec des pièges Malaise, sont loin d'être entièrement exploités), les données sont préliminaires pour la plupart des ordres (Aberlenc & Lentenois 2003, Aberlenc 2008, 2011). Chez les diptères, par exemple, on peut s'attendre à trouver de 2 000 à 3 000 espèces. Même pour certains groupes qui ont fait l'objet d'un effort d'échantillonnage particulièrement intense, comme les lichens ou les bryophytes, l'inventaire ne peut être considéré comme achevé (Bauvet 2011c ; Hugonnot *et al.* 2012). D'ores et déjà, chez les lichens, les bryophytes et les insectes, d'assez nombreuses espèces rares en France ont été découvertes,

comme les lichens *Gyalecta crozalsii* B. de Lesd., 1909, *Caloplaca lucifuga* G. Thor, 1988 et *Leptogium coralloideum* (Meyen et Flot.) Vain., 1921, la mousse *Zygodon forsteri*, bien représentée à Païolive, alors qu'elle est en grande raréfaction à l'échelle de l'Europe de l'ouest (Adams 1984), ou la cigale *Dimissalna dimissa* (Hagen, 1856), connue antérieurement depuis la rive occidentale de la mer Caspienne jusqu'en Slovénie, et découverte en 1985 à Païolive et près de Vallon-Pont-d'Arc, puis dans le Var (Gurcel 2011 ; Puissant & Sueur 2011 ; Puissant 2012) et le Gard. La mousse *Mannia californica* (Gottsche) L.C. Wheeler 1934 est même nouvelle pour l'Europe, car elle n'était connue que d'Amérique du nord. Des prospections récentes en milieu souterrain (2015) ont permis de trouver pour la première fois en France *Dinotrema cavernicola* Perris-Felipo, 2014 (Hymenoptera, Braconidae), probablement parasitoïde de Phoridae et d'Heleomyzidae (Diptera) troglodytes (Peris-Felipo & Aberlenc 2016). D'autres espèces d'insectes nouvelles pour la science ont été découvertes, parmi les hyménoptères et les diptères, dont plusieurs sont en cours de description.

Tableau 1 – Inventaire taxonomique général du site de Païolive.

* : commencé ; ** : avancé ; *** : quasiment achevé. N : nombre de taxa identifiés.

Table 1 – Païolive all taxa inventory. *: started; **: on-going; *: almost finished. N: number of identified taxa.**

Groupe taxonomique	N	Groupe taxonomique	N	Groupe taxonomique	N
Cyanophyta*	23	Diplura*	1	Hymenoptera Symphyta*	1
Rhodophyta*	3	Ephemeroptera*	2	Hymenoptera Parasitica*	50
Chlorophyta*	54	Odonata**	47	Hymenoptera Aculeata*	68
Euglenophyta*	3	Phasmida**	1	Trichoptera*	1
Heterokontophyta*	25	Orthoptera**	54	Lepidoptera Hesperoidea & Papilionoidea***	112
Dinophyta*	4	Dictyoptera Blattodea*	5	Lepidoptera Geometridae**	175
Charophyta*	1	Dictyoptera Mantodea**	4	Lepidoptera Noctuidae**	197
Fungi*	172	Dermaptera*	3	Lepidoptera, autres familles*	246
Lichens**	402	Hemiptera Sternorhyncha*	4	Diptera*	92
Bryophyta** & Marchantiophyta**	304	Hemiptera Clypeorhyncha*	6	Agnatha***	1
Tracheophyta**	1224	Hemiptera Heteroptera*	12	Teleostei***	25
Mollusca*	84	Psocoptera*	1	Amphibia***	10
Arachnida Opiliones*	2	Coleoptera Adephaga*	92	Reptilia***	15
Arachnida Pseudoscorpiones*	6	Coleoptera Polyphaga Staphylinidae*	89	Aves***	165
Arachnida Scorpiones*	1	Coleoptera Polyphaga Scarabeidae**	19	Carnivora***	9
Arachnida Araneae**	207	Coleoptera Polyphaga Cetoniidae***	16	Artiodactyla***	3
Arachnida Acari*	4	Coleoptera Polyphaga Buprestidae**	42	Chiroptera***	25
Diplopoda**	19	Coleoptera Polyphaga Chrysomelidae**	48	Erinaceomorpha***	1
Chilopoda**	20	Coleoptera Polyphaga Cerambycidae**	70	Lagomorpha***	2
Crustacea*	12	Coleoptera Polyphaga, autres familles*	237	Rodentia***	19
Collembola*	46	Neuroptera*	4	Soricomorpha***	4
Protura*	1				

Païolive, un carrefour biogéographique

Du point de vue chorologique, les espèces méditerranéennes et sud-européennes dominent dans la flore vasculaire (39,8 % du total). Cependant, les eurasiatiques (31,1 %) et les européennes (8,5 %) forment un ensemble numériquement équivalent : Païolive se situe clairement entre les domaines méditerranéen et eurasiatique. La présence d'orophytes (27 taxa), de quelques espèces atlantiques (16 taxa) et boréales *sensu lato* (21 taxa) accentue le caractère de carrefour biogéographique du site. Il y a en outre d'assez nombreuses espèces cosmopolites ou à très vaste répartition (94 au total).

La composante méditerranéenne de la flore vasculaire résulte notamment de dispersions post-glaciaires à partir des régions liguro-provençale et ibérique. Des espèces ibériques – que l'on trouve également en Afrique du Nord – atteignent en effet la basse vallée du Rhône, comme le Genêt scorpion (*Genista scorpius* [L.] DC, 1805) (figure 20 A), tandis que des espèces présentes en région provençale (y compris le cas échéant les Alpes méridionales) trouvent leur limite occidentale de répartition à Païolive, telles que *Crocus versicolor* Ker Gawl., 1808,

un orophyte alpin méridional (figure 20 B), ou *Viola jordanii* Hanry, 1853, une espèce européenne méridionale (figure 20 C). Ces deux espèces, relativement abondantes dans le bloc liguro-(delphino)-provençal, ont en France des aires de répartition quasi superposables, bien qu'elles occupent des biotopes distincts. Leur présence à Païolive témoigne donc vraisemblablement d'une histoire biogéographique commune, avec une dispersion vers l'ouest qui s'essouffle en Ardèche méridionale.

Scutellaria alpina L., 1753 (figure 20 D) illustre le cas d'espèces montagnardes, voire subalpines, dont la présence témoigne de conditions climatiques plus froides qui leur furent favorables dans le passé. *Scutellaria alpina* fait partie d'un groupe de taxa pré-alpins observés dans des secteurs voisins de Païolive, qui se maintiennent dans des habitats offrant des conditions microclimatiques favorables (Lagarde 2007). Cette espèce est connue dans les Pyrénées et dans les Alpes ; à l'est du Rhône, la localité la plus proche de l'Ardèche méridionale est le mont Ventoux (Girerd & Roux 2011). Sa présence a été signalée dans la région de Païolive dès le XIX^e siècle, puis au XX^e siècle (Flandin 1880 ; Tallon 1954). D'après les données actuellement disponibles, les populations ardéchoises

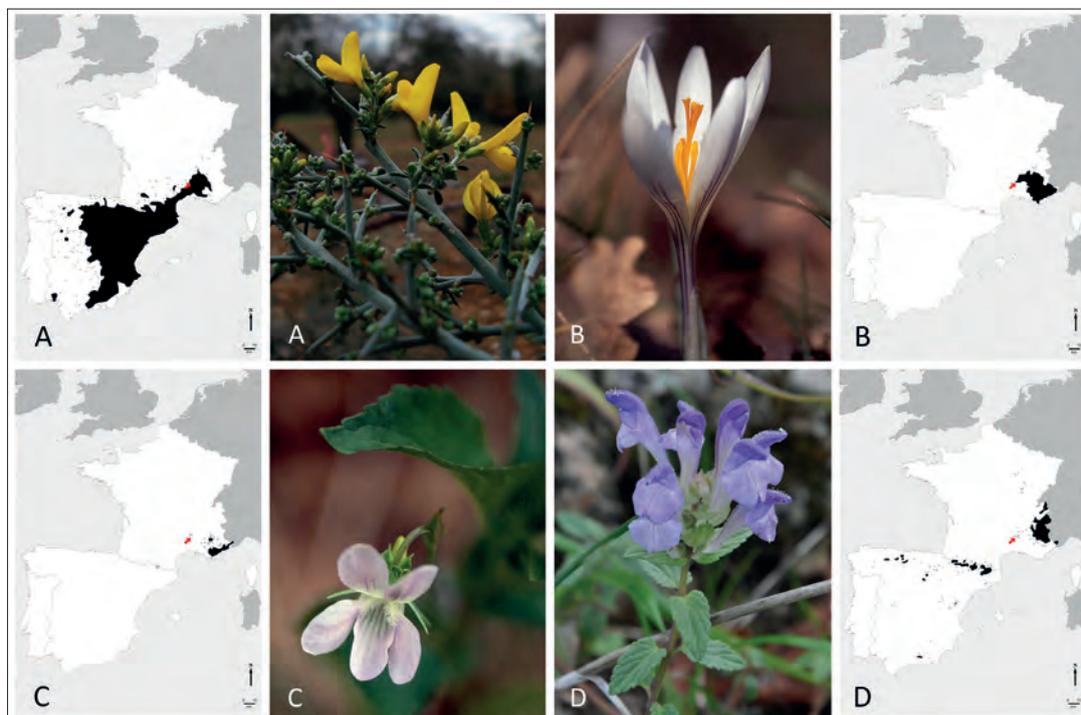


Figure 20 – Distribution en France de *Genista scorpius* (A), de *Crocus versicolor* (B), de *Viola jordanii* (C), de *Scutellaria alpina* (D). Les flèches rouges indiquent la localisation de Païolive.

Figure 20 – Distribution in France of *Genista scorpius* (A), *Crocus versicolor* (B), *Viola jordanii* (C), *Scutellaria alpina* (D). Red arrows indicate the location of Païolive.

se répartissent entre 100 et 600 m d'altitude. Dans le Bois de Païolive, l'espèce vit au milieu d'éboulis en partie stabilisés sur la pente orientée au nord qui domine le Chassezac (N. Blanchin et F. Lagarde, données non publiées). Les conditions climatiques de l'Ardèche méridionale, avec notamment une période de sécheresse estivale marquée, sont différentes de celles des stations pyrénéennes et alpines de l'espèce. On ne peut donc exclure l'hypothèse d'une divergence génétique des populations ardéchoises vis-à-vis des populations montagnardes.

Tandis que des espèces comme *Scutellaria alpina* ont un caractère relictuel et sont particulièrement vulnérables, d'autres sont en cours d'expansion dans la région, comme *Vicia melanops* Sm., 1813, qui atteint actuellement sa limite occidentale dans la zone de Païolive (Munoz 2004). Cette espèce de chorologie méditerranéenne centrale, connue principalement à l'est du Rhône, fut mentionnée en Ardèche méridionale pour les premières fois il y a plus de 40 ans (Breistroffer *et al.* 1974). Un suivi effectué sur le plateau de Païolive montre qu'elle s'est considérablement étendue au fil des années, en dépit d'importantes variations interannuelles d'abondance. L'un des facteurs favorisant son expansion, outre l'abandon de terres cultivées ou pâturées, pourrait être l'augmentation des effets de lisière, à laquelle contribue l'entretien des bordures d'axes routiers : il n'est pas rare d'y observer une dispersion des populations de *Vicia melanops*. À l'image de celle-ci, deux autres espèces sont venues depuis peu enrichir la flore locale : *Chaerophyllum nodosum* (L.) Crantz, 1767 (observation d'Y. Chaignon in Kessler & Bianchin 2011) et *Vicia johannis* Tamamsch., 1954 (J.-H. Leprince, donnée inédite).

La composition spécifique de la plupart des autres groupes, chez les végétaux et les animaux, démontre aussi la complexité chorologique du site. Chez les bryophytes, par exemple, les espèces circumboréales sont nettement plus nombreuses parmi les hépatiques (e.g. *Trilophozia quinquedentata* [Huds.] Bakalin, 2005, *Lejeunea cavifolia* [Ehrh.] Lindb., 1871, *Plagiochila porelloides* [Torr. ex Nees] Lindenb., 1840), tandis que les bryophytes au sens strict manifestent un caractère nettement plus méditerranéen, en particulier chez les espèces xérophiles des pelouses semi-arides et des garrigues, comme *Aschisma carniolicum* (F. Weber & D. Mohr) Lindb., 1878, *Cheilothela chloropus* (Brid.) Broth., 1901 ou *Crossidium squamiferum*

(Viv.) Jur., 1882. Des espèces à affinités atlantiques, boréales et centro-européennes se trouvent à la marge de leur distribution à Païolive ; par exemple, *Mannia triandra* (Scop.) Grolle, 1975 est une espèce centro-européenne en limite d'aire vers le sud-ouest, tandis que *Porella obtusata* (Taylor) Trecis., 1877 est une espèce océanique sud-tempérée qui ne se rencontre pas au-delà de Païolive vers le nord-est. Par ailleurs, les taxa à affinités montagnardes, avec plus de 50 espèces, sont étonnamment bien représentés d'une part dans les boisements du méga-lapiaz, d'autre part sur les pans de hautes falaises exposées au nord. (e.g. *Plagiopus oederianus* [Sw.] H.A. Crum & L.E. Anderson, 1981 et *Neckera beseri* [Lobartz.] Jur., 1860).

La flore lichénique, outre des espèces à très large distribution, comprend des espèces méditerranéennes (e.g. *Paracollemma italicum* [B. de Lesd.] Otálora, P. M. Jørg. & Wedin, 2014, *Leptogium coralloideum* [Meyen et Flot.] Vain., 1915, *Strigula ziziphi* [A. Massal.] Cl. Roux & Sérus., 2004), et des espèces méditerranéo-atlantiques (e.g. *Catapyrenium psoromoides* [Borrer] R. Sant., 1980, *Leptogium hibernicum* M. E. Mitch. ex P. M. Jørg., 1973). Les lichens comprennent aussi des espèces à tendance montagnarde (e.g. *Chaenotheca brunneola* [Ach.] Müll. Arg., 1862, *Parmeliella triptophylla* [Ach.] Müll. Arg., 1862, *Parmeliopsis hyperopta* [Ach.] Arnold, 1880). Leur présence illustre le phénomène de « descente altitudinale », rendu possible grâce à l'existence, à certains endroits, de conditions microclimatiques suffisamment froides, et qui s'explique vraisemblablement, à Païolive, par la proximité des massifs montagneux des Cévennes. Parmi les champignons, *Hericium erinaceum* (Bull.) Pers., 1797, taxon à affinité montagnarde, plutôt lié au hêtre, se trouve aussi à Païolive en position abyssale.

Chez les arthropodes, beaucoup d'espèces méditerranéennes atteignent leur limite septentrionale en Ardèche méridionale, à Païolive ou parfois un peu plus au nord. Parmi les araignées, des espèces connues du département des Pyrénées-Orientales ont été identifiées à Païolive, comme *Oxyopes nigripalpis* Kulczyński, 1891, *Philodromus longipalpis* Simon, 1870, ou *Oxyptila pauxilla* (Simon, 1870), connue des Pyrénées-Orientales et de Corse. Chez les insectes, plusieurs exemples remarquables se rencontrent chez les coléoptères (figure 21), parmi lesquels *Merohister ariasi* (Marseul, 1864), un rarissime Histeridae prédateur vivant dans les cavités de

chênes, connu de Corse et de quelques localités riveraines de la Méditerranée en France continentale (Calmont, 2011), *Acmaeodera prunneri* Gené, 1839, un rare Buprestidae connu en Sardaigne, en Corse et en France méridionale, et *Amorphocephala coronata* (Germar, 1817), un myrmécophile qui vit dans les nids de *Camponotus* en vieilles forêts de chênes, connu seulement des Alpes-de-Haute-Provence, des Alpes-Maritimes, du Var et des Pyrénées-Orientales avant sa découverte en Ardèche (Sautière *et al.* 2012) ; c'est le seul représentant en France de la famille majoritairement tropicale des Brentidae. Un autre coléoptère, *Leichenum pulchellum* Lucas, 1849 (Tenebrionidae), espèce ripicole et psammophile qui vit enterrée au pied des plantes dans le sable des dunes littorales ou au bord de certains cours d'eau, présente en France dans les départements riverains de la Méditerranée, a été trouvée dans les sédiments du cirque de Gens (vallée de l'Ardèche), site qui marque la limite nord de sa répartition. Au sein de la faune souterraine, l'Opilion troglobie *Peltonychia clavigera* (Simon, 1872), connu depuis l'Espagne jusqu'au sud du Massif central, trouve à Païolive sa limite de distribution à la fois vers l'est et vers le nord.

Chez les amphibiens, la Grenouille agile *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1838, espèce européenne moyenne et méridionale orientale (Duguet *et al.* 2003), se trouve en bordure de son aire de répartition dans l'Ardèche méridionale et dans le nord-est du Gard (Geniez & Cheylan 2012), tandis que le Pélobate cultripède *Pelobates cultripedes*, un ibéro-français méridional (Duguet *et al.* 2003), atteint dans l'entité de Païolive sa limite nord de répartition en rive droite du Rhône (Duguet *et al.* à paraître).

Un endémisme limité

Chez les vertébrés, il n'existe aucune espèce endémique. Les seules espèces strictement endémiques du site de Païolive, souvent connues d'une seule station, sont des cavernicoles, principalement des arthropodes ; les diplopodes *Galiocookia fagei* Ribaut, 1955 et *Orthochordeumella leclerci* Mauriès, 1985 ; le crustacé aquatique *Vejdovskybathynella balazuci* Serban & Leclerc, 1984 ; les collemboles *Bonetogastrura balazuci* (Delamare, 1951) et *Neanura anophtalma* Massoud & Thibaud, 1968, et le coléoptère *Diaprysius fagei* Jeannel, 1914 (figure 22 A). Il existe en

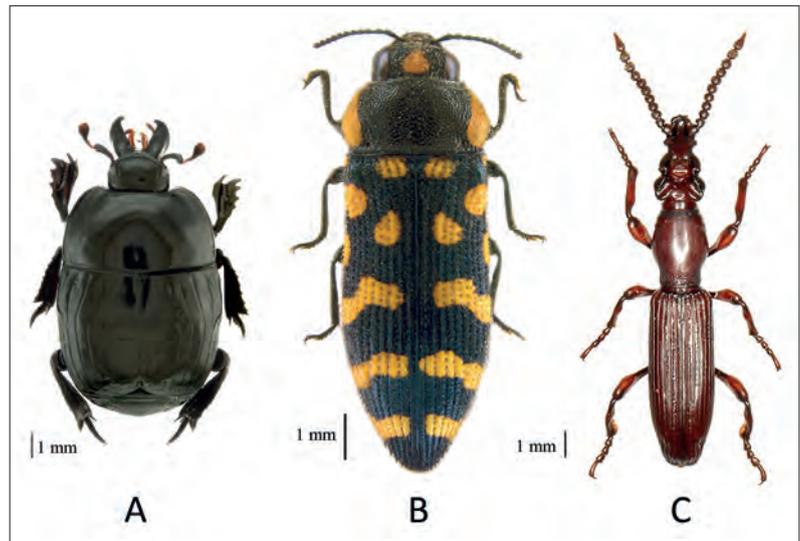


Figure 21 – Coléoptères méditerranéens atteignant la limite septentrionale de leur distribution en Ardèche méridionale.

A : *Merohister ariasi*. B : *Acmaeodera prunneri*.
C : *Amorphocephala coronata*.

Figure 21 – Mediterranean Coleoptera reaching their northern limit in southern Ardèche.

A : *Merohister ariasi*. B : *Acmaeodera prunneri*.
C : *Amorphocephala coronata*.

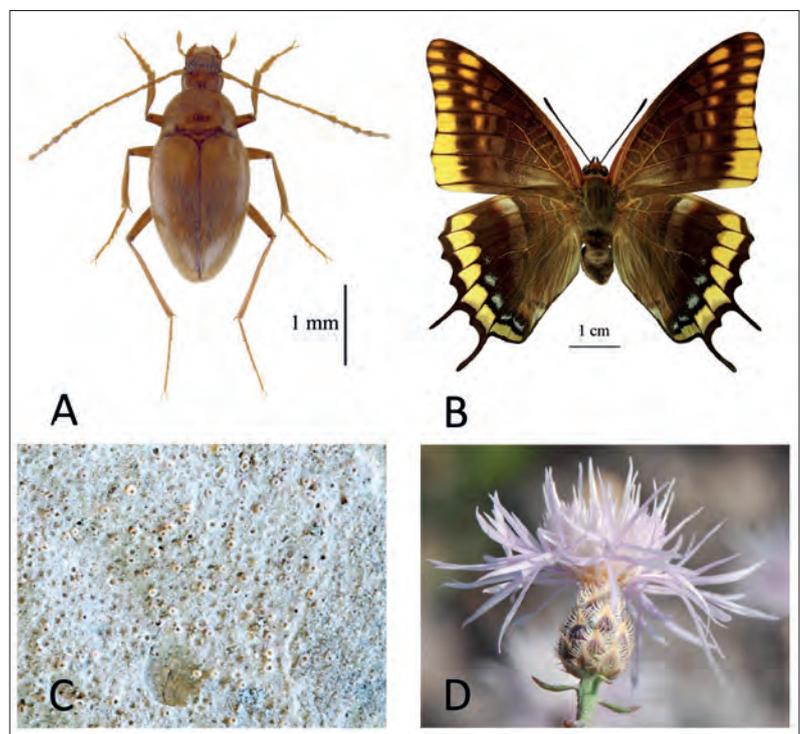


Figure 22 – L'endémisme à Païolive.

A : *Diaprysius fagei*, endémique locale ;
B : *Charaxes jasius*, endémique méditerranéenne ;
C : *Gyalecta crozalsii*, endémique régionale ;
D : *Centaurea maculosa* subsp. *subalbida*, endémique locale.

Figure 22 – Examples of endemic taxa.

A : *Diaprysius fagei*, local cave-dwelling endemic ;
B : *Charaxes jasius*, Mediterranean endemic ;
C : *Gyalecta crozalsii*, endemic of the south of France ;
D : *Centaurea maculosa* subsp. *subalbida*, Païolive endemic.

outre des espèces cavernicoles, endémiques régionales, dont la répartition déborde plus ou moins le site, parmi lesquelles le diplopode *Galiocookia leclerci* Mauriès, 1983 et les pseudoscorpions *Chthonius balazuci* Vachon, 1963 et *Roncobisium leclerci* Heurtault, 1978, connus aussi du Gard. De même, chez les quelques gastéropodes stygobies, les répartitions s'étendent en majorité au-delà du site, où l'on connaît toutefois une endémique strictement limitée à la partie sud du karst, *Palacanthilliopsis margritae* Boeters & Falkner, 2003 (Wiéni 2008, 2016).

Chez les insectes, on pourrait multiplier les exemples d'endémiques méditerranéennes à très large distribution présentes à Païolive, tel le lépidoptère *Charaxes jasius* (Linnaeus, 1767) (figure 22 B) ou la cigale *Dimissalna dimissa*. Dans la flore vasculaire, sauf à considérer les espèces endémiques méditerranéennes au sens large, les seuls éléments endémiques sont inféodés à une aire relativement vaste, par exemple *Centranthus lecoquii* Jord., 1852, qui est connue de la péninsule ibérique et du sud de la France, ou *Hormathophylla macrocarpa* (DC.) P. Küpfer, 1974, endémique du sud de la France. De même, chez les lichens, *Gyalecta crozalsii* est une espèce endémique du sud de la France connue seulement dans trois départements : l'Ardèche, l'Aveyron et l'Hérault (Roux *et al.* 2014) (figure 22 C). Il existe toutefois une sous-espèce de phanérogame strictement endémique du site, *Centaurea maculosa* subsp. *subalbida* (Jord.) Dostál, 1976 (figure 22 D). Cette sous-espèce semble être issue d'une dérive récente à partir de l'espèce mère, encore largement représentée sur les marges du Massif central (basaltes du Coiron, granites du sud de l'Ardèche) (Beltrame 2007). Il y a vraisemblablement différenciation en cours d'un taxon par isolement dans un milieu écologiquement contraignant et peu représenté, les pelouses écorchées.

Une richesse spécifique élevée

Même si l'inventaire des espèces est loin d'être achevé, les informations recueillies révèlent une remarquable richesse floristique et faunistique. Elle résulte à la fois de la diversité écologique du site, de la continuité de certains milieux ouverts et de la chèneaie pubescente depuis la dernière glaciation, et enfin de la position géographique de Païolive, à la marge du domaine méditerranéen, position qui se reflète dans un assemblage

d'espèces aux affinités biogéographiques variées. La faune souterraine paraît riche, avec 116 espèces d'arthropodes répertoriées, suite à un recensement proche de l'exhaustivité, sauf en ce qui concerne les espèces euédaphiques (Aberlenc 2016) ; cependant, aucun autre site du pourtour méditerranéen n'a fait l'objet d'un travail de ce type, ce qui interdit toute étude d'ensemble (J. Orousset, L. Deharveng, communications personnelles). Une comparaison serait intéressante avec les karsts des monts dinariques (Slovénie et Croatie), qui doivent constituer un important pic de biodiversité souterraine (J.-J. Geoffroy, communications personnelles).

Pour quelques groupes dont l'inventaire est suffisamment avancé, voire terminé, les résultats mettent en évidence un niveau de richesse élevé, quand on compare le nombre d'espèces détectées à leur richesse spécifique à l'échelle du territoire français. Le cas le plus remarquable est sans doute celui des chiroptères : 25 des 34 espèces répertoriées en France métropolitaine ont été inventoriées, ce qui s'explique par la diversité des zones de chasse, par une mosaïque paysagère offrant de nombreuses lisières et structures favorables aux déplacements, et par la diversité des gîtes qu'offrent les vieux arbres, les anfractuosités de l'épikartz et les grottes (Cockle-Bétian *et al.* 2016). Le cas des amphibiens est également remarquable car, avec 10 espèces, le site de Païolive accueille la majeure partie des 17 taxa présents en région méditerranéenne française (hors Corse) (Lescure & de Massary 2012). À l'échelle de la région méditerranéenne de l'Europe, Païolive se positionne ainsi parmi les entités naturelles les plus riches en amphibiens, le maximum semblant se situer autour de 8-10 espèces par site (e.g. Geniez & Cheylan 2012 ; Díaz-Paniagua *et al.* 2014).

La diversité écologique du site se traduit par un fonds floristique qui représente environ le cinquième de la flore de la France. Il comprend en effet 1 224 espèces de plantes vasculaires (dont 1 142 espèces indigènes certaines ou vraisemblables, et 82 espèces exogènes). À titre de comparaison, le massif forestier de Fontainebleau, qui couvre environ 25 000 ha, compte 1 502 plantes vasculaires (J.-P. Sibley, communications personnelles). La richesse élevée de Païolive est liée tout spécialement à la variété des milieux ouverts (pelouses, garrigues, prairies, cultures), auxquels sont associées 831 espèces, dont plus de 300 sont directement liées à des influences humaines. En revanche, seulement 151 espèces sont

inféodées aux milieux fermés (chênaies, maquis), 14 aux parois rocheuses, 96 aux zones humides et 27 à des biotopes sur substrat acide.

La figure 23 illustre des espèces représentatives de milieux ouverts, dont certains sont particulièrement fragiles. *Blackstonia perfoliata* (L.) Hudson, 1762 et *Polygala exilis* DC., 1813 sont des espèces menacées, inféodées aux tonsures humides oligotrophes. *Brachypodium stacei* est une espèce thermophile qui vit sur des balcons rocheux exposés au sud, tout en s'établissant au sein de poches argileuses humides. *Gagea lacaitae* et *Gagea luberonensis* sont des témoins très localisés d'une longue continuité des pelouses. *Hormathophylla macrocarpa* est caractéristique des groupements saxicoles exposés au nord.

La figure 24 représente quelques plantes vasculaires des milieux fermés. *Mercurialis perennis* L., 1753 et *Vicia sepium* L., 1753 sont des espèces de forêt tempérée vivant en situation confinée dans le méga-lapiaz, grâce à l'humidité et à la fraîcheur remontant du karst et retenues par la canopée de la chênaie pubescente. *Pistacia terebinthus* L., 1753 et *Smilax aspera* L., 1753 font partie des espèces des fourrés méditerranéens qui abondent dans la chênaie verte xérophile. *Populus nigra* est l'essence dominante dans les ripisylves, en compagnie de *Fraxinus angustifolia* Vahl, 1804. *Lilium martagon*, avec d'autres espèces descendues des montagnes siliceuses, se rencontre dans les ripisylves du Chassezac.

À une échelle souvent plus grande que les plantes vasculaires, les bryophytes illustrent aussi l'importance de la diversité écologique, avec 33 groupements identifiés (Hugonnot & Roland 2008). Les nombreux micro-habitats liés au modelé karstique déterminent une forte diversité de groupements saxicoles, tandis que les secteurs forestiers jeunes abritent des espèces et des groupements corticoles différents de ceux des secteurs anciens. Les groupements terricoles sont particulièrement remarquables dans les milieux ouverts. Enfin, le fonctionnement des cours d'eau temporaires, très complexe, se reflète dans la composition de groupements différents de ceux qui sont associés aux lits des rivières. Au total, 304 taxa ont été identifiés, dont 59 hépatiques et 245 bryophytes au sens strict, soit approximativement 24 % de la flore bryophytique française (Hugonnot 2010 ; Hugonnot *et al.* 2012). De façon similaire, la diversité des groupements lichéniques reflète celle des



Figure 23 – Plantes vasculaires, rares et parfois menacées, représentatives des milieux ouverts.

A : *Blackstonia perfoliata*. B : *Polygala exilis*.
C : *Brachypodium stacei*. D : *Gagea lacaitae*.
E : *Gagea luberonensis*. F : *Hormathophylla macrocarpa*.

Figure 23 – Rare and sometimes threatened Tracheophytes living in open habitats.

A : *Blackstonia perfoliata*. B : *Polygala exilis*.
C : *Brachypodium stacei*. D : *Gagea lacaitae*.
E : *Gagea luberonensis*. F : *Hormathophylla macrocarpa*.

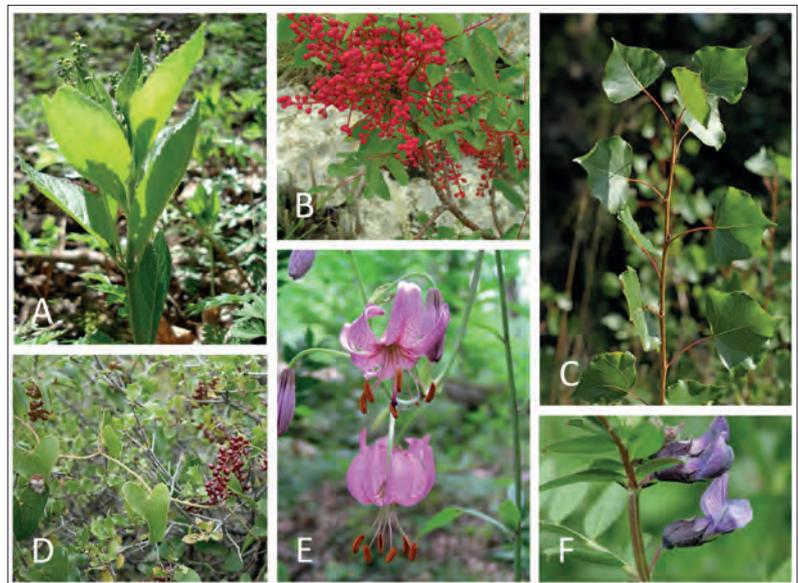


Figure 24 – Plantes vasculaires représentatives des milieux fermés.

A : *Mercurialis perennis*. B : *Pistacia terebinthus*. C : *Populus nigra*.
D : *Smilax aspera*. E : *Lilium martagon*. F : *Vicia sepium*.

Figure 24 – Tracheophytes living in forest ecosystems.

A : *Mercurialis perennis* (humid areas in the mega-lapies).
B : *Pistacia terebinthus* (xerophyllous *Quercus ilex* stands).
C : *Populus nigra* (riparian woodlands).
D : *Smilax aspera* (xerophyllous *Quercus ilex* stands).
E : *Lilium martagon* (riparian woodlands).
F : *Vicia sepium* (humid areas in the mega-lapies).



Figure 25 – Exemples de groupements bryophytiques.

- A : groupement corticole à *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. 1816 sur *Quercus ilex*.
 B : groupement des fissures de tables calcaires à *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi, 1818, *Mannia californica* et *Lunularia cruciata* (L.) Dumort. ex Lindb., 1868.
 C : groupement à pottiacées xérothermophiles des pelouses écorchées.
 D : groupement tuficole à *Eucladium verticillatum* (With.) Bruch & Schimp., 1846.
 E : groupement à *Plagiopus oederianus* (Sw.) H.A ; Crum & L.E. Anderson, 1981 sur falaise.
 F : groupement à *Philonotis marchica* (Hedw.) Brid., 1827 du lit mineur des ruisseaux temporaires.

Figure 25 – Examples of bryophyte associations.

- A: Corticolous association with *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. 1816 on *Quercus ilex*.
 B: Association of cracks in limestone slabs, with *Reboulia hemisphaerica* (L.) Raddi, 1818, *Mannia californica* and *Lunularia cruciata* (L.) Dumort. ex Lindb., 1868.
 C: Association with xerothermophilous Pottiaceae in open, rocky grasslands.
 D: *Eucladium verticillatum* (With.) Bruch & Schimp., 1846 encrusted community on humid lime deposits.
 E: Association with *Plagiopus oederianus* (Sw.) H.A ; Crum & L.E. Anderson, 1981 on cliff.
 F: Association with *Philonotis marchica* (Hedw.) Brid., 1827 in the mean water channel of temporary streams.

micro-habitats : 39 groupements ont déjà été identifiés (Bauvet 2008), et 402 lichens ont été inventoriés jusqu'à présent, soit environ 13 % de la flore lichénique française (Bauvet 2011c). Les figures 25 et 26 illustrent quelques représentants des groupements les plus remarquables de bryophytes et de lichens. À une autre échelle encore, la diversité des micro-habitats liée aux arbres sénescents et morts permet l'existence d'un cortège de coléoptères saproxyliques exceptionnellement riche : 362 espèces ont été inventoriées (Calmont & Brustel 2011), soit près de 20 % du nombre estimé (1900) de ces espèces en France métropolitaine (Brustel 2004).

Une approche comparative de la richesse spécifique de Païolive avec d'autres sites du territoire métropolitain et d'autres pays du pourtour méditerranéen n'est envisageable que pour des groupes taxonomiques ayant fait l'objet d'efforts d'inventaire équivalents. Nous nous limitons donc à quelques exemples. En ce qui concerne les bryophytes, Païolive, avec 304 espèces, est plus riche que les sites prospectés en France méditerranéenne (réserve naturelle de la Massane : 165 espèces ; massif du Luberon : 135 espèces ; Provence occidentale : 209 espèces ; références dans Hugonnot & Roland 2008). Sachant que le massif forestier de Fontainebleau héberge de l'ordre de 300 espèces de bryophytes (Doignon 1947), il est probable que Païolive se situe au maximum de richesse spécifique, pour des sites comparables en France, et sans doute même à l'échelle du continent européen (Hugonnot & Roland 2008).

La richesse en lichens (402 espèces) approche aussi celle du massif de Fontainebleau (440 espèces) (Bauvet 2011c), et dépasse celle de la Réserve naturelle de la Massane (344 espèces, Réserve naturelle de la Massane 2012). Païolive est moins riche que le massif du Luberon, où 554 espèces ont été inventoriées, mais dans une gamme d'altitudes beaucoup plus large, entre 125 et 1 100 m (Bricaud & Bauvet 2006). Le massif provençal de la Sainte-Baume, qui s'étage de 500 à plus de 1 100 m, ne compterait que 395 espèces (Roux & Gueidan 2002), mais il a été moins bien prospecté que le Luberon. Compte tenu de son étendue et de son altitude, Païolive a donc une flore lichénique remarquablement riche.

Chez les coléoptères saproxyliques, parmi les 362 espèces répertoriées à Païolive, 89 (soit 24,6 %) font partie des 300 espèces bioindicatrices sélectionnées à l'échelle de

la France par Brustel (2004) pour évaluer la qualité des forêts. Le site de Païolive est plus riche que la réserve naturelle des gorges de l'Ardèche, où 63 bioindicatrices ont été trouvées à la suite d'un effort de prospection équivalent. Sur les 89 espèces, 46 font partie des bioindicatrices propres aux forêts de la

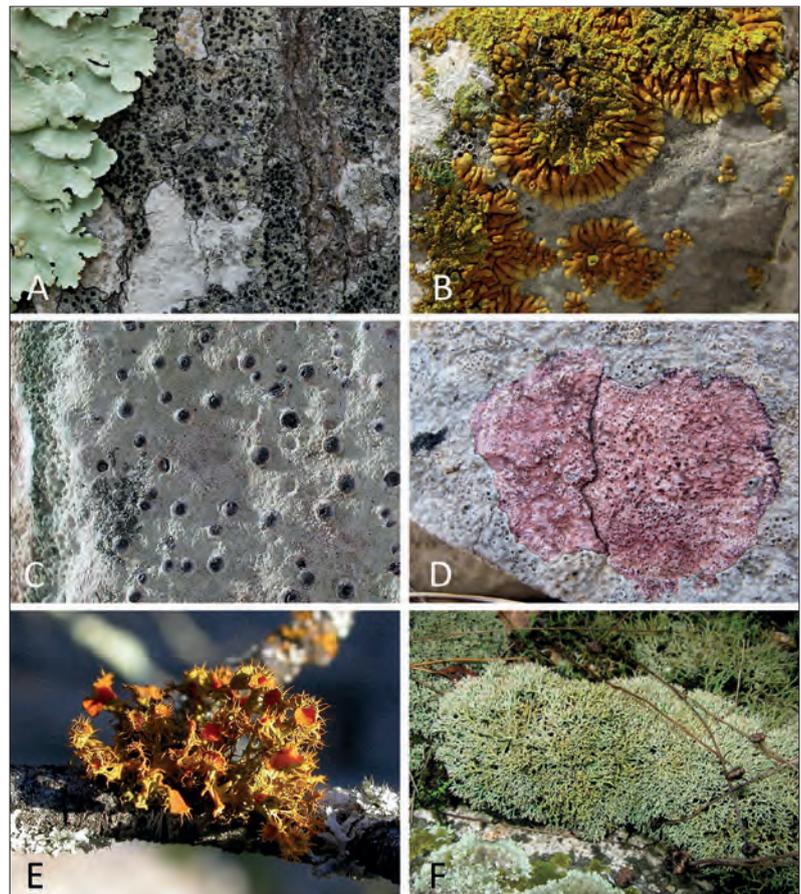


Figure 26 – Lichens représentatifs de divers micro-habitats.

- A : espèce à thalle foliacé (*Flavoparmelia caperata* [L.] Hale, 1986) et espèces à thalles crustacés (*Lecidella elaeochroma* [Ach.] M. Choisy, 1950 et *Lecanora* spp.) en mosaïque sur écorce.
 B : *Caloplaca cirrochroa* (Ach.) Th. Fr., 1871, sur parois calcaires plus ou moins verticales soumises à de très brefs écoulements d'eau.
 C : *Lithothelium triseptatum* (Nyl.) Aptroot, 1991, espèce fortement sciaphile, sur surfaces supraverticales, ou protégées par un encorbellement, de roches calcaires très cohérentes.
 D : *Bagliettoa marmorea* (Scop.) Gueidan et Cl. Roux, sur roches calcaires compactes.
 E : *Teloschistes chrysophthalmus* (L.) Th. Fr., 1860, sur branchettes de feuillus, plus ou moins nitrophile.
 F : *Cladonia rangiformis* var. *pungens* (Ach.) Vain., espèce terricole, calcicole, xérophile et héliophile.

Figure 26 – Lichens representing various micro-habitats.

- A: Mosaic on bark with *Flavoparmelia caperata*, *Lecidella elaeochroma* and *Lecanora* spp.
 B: *Caloplaca cirrochroa*, a more or less vertical limestone faces with very brief water flows.
 C: *Lithothelium triseptatum*, a frankly sciaphilic species on shaded, supraverticial surfaces of limestone rocks.
 D: *Bagliettoa marmorea*, on compact limestone rocks.
 E: *Teloschistes chrysophthalmus*, a more or less nitrophilous species on twigs of broad-leaved trees.
 F: *Cladonia rangiformis* var. *pungens*, a terricolous, xerophilous et heliophilous species on calcareous soils.

France méridionale ; Païolive vient ainsi au deuxième rang des forêts méditerranéennes prospectées (tableau 2), immédiatement après celles de la Massane et des Albères orientales, qui toutefois s'étendent le long d'un gradient altitudinal important (Brustel 2004 ; Calmont & Brustel 2011).

Parmi les vertébrés, les chiroptères sont particulièrement bien représentés. Dans l'état actuel des connaissances, Païolive est plus riche que les autres sites de France méridionale pour lesquels des informations sont disponibles, y compris les sites proches des gorges de l'Ardèche et des gorges de la Cèze (tableau 3). Ulrich *et al.* (2007) ont publié les richesses spécifiques des pays européens, mais il n'existe que peu de données accessibles concernant des sites tels que Païolive. À titre d'exemple, ce dernier est plus riche que

le Parc national des Abruzzes, en Italie (Issartel 2001), mais un peu moins que les karsts dinariques en Slovénie, où 26 espèces ont été répertoriées, toutefois dans une région bien plus vaste (plus de 6 800 km²) et s'étageant en altitude de moins de 100 à plus de 1 700 m (Kryštufek 2007).

Païolive, un écosystème à haute valeur patrimoniale

Caractérisation et délimitation de l'écosystème

La répartition actuelle des écosystèmes de Païolive et la composition des flores et des faunes résultent d'une histoire géologique et

Tableau 2 – Nombre (N) d'espèces de coléoptères saproxyliques indicatrices de la qualité des forêts méditerranéennes françaises dans différents sites recensés par Brustel (2004) (In Calmont & Brustel, 2011).

Table 2 – Number (N) of saproxylic coleoptera species that are bioindicators of the quality of mediterranean forests in France, recorded in various sites by Brustel (2004) (In Calmont & Brustel, 2011).

Sites	Région géographique	N
Massane et Albères orientales	Pyrénées orientales	48
Bois de Païolive	Ardèche méridionale	46
Massif de la Sainte-Baume	Provence	40
Gorges du Verdon	Provence	40
Massif des Maures	Provence	40
Réserve naturelle des gorges de l'Ardèche	Ardèche méridionale	35
Forêt du Luberon	Alpes méridionales	30
Massifs autour de Lure	Alpes méridionales	27
Massifs autour des Monges	Alpes méridionales	26

Tableau 3 – Nombre (N) d'espèces de chiroptères dans quelques sites de France méridionale et d'Europe.

* : données tirées de documents destinés à l'information du public.

Table 3 – Number (N) of chiroptera species recorded in some sites in southern France and Europe.

* : data from documents available to the general public.

Sites	Région géographique en France, ou pays	Sources	N
Karsts dinariques du nord	Slovénie	Kryštufek, 2007	26
Païolive	Ardèche méridionale	Cockle-Bétian <i>et al.</i> 2016	25
Parc naturel régional du Verdon	Alpes méridionales	Parc naturel régional du Verdon	24*
Réserve naturelle des gorges de l'Ardèche	Ardèche méridionale	Syndicat de gestion	24*
Site Natura 2000 de la Cèze et ses gorges	Nord du Gard	Bassi & Favre, 2008	23
Parc national des Abruzzes	Italie	Issartel, 2001	22
Ensemble des karsts de Moravie	République tchèque	Gaisler <i>et al.</i> 2011	22
Réserve naturelle des gorges du Gardon	Sud-est du Massif central	Groupe Chiroptères de Midi-Pyrénées	21*
Gorges de l'Aveyron	Sud-ouest du Massif central	Groupe Chiroptères de Midi-Pyrénées	19*
Plateau de Caille	Alpes méridionales	Arrêté préfectoral n°2015-248, Préfecture des Alpes-Maritimes	18
Réserve naturelle de la Massane	Pyrénées-Orientales	Puis, 2010	16

entre nature remarquable et nature ordinaire (Blandin 1986), transposée aujourd'hui en une opposition entre espèces menacées et « biodiversité ordinaire » (Couvét & Vandevelde 2014), risque aussi d'ouvrir la voie à des politiques de conservation différenciées, alors même que l'existence des espèces rares, par exemple, dépend étroitement du fonctionnement d'écosystèmes constitués pour l'essentiel d'espèces communes. La désignation de taxa patrimoniaux est donc un moyen d'attirer l'attention sur des sites où, pour assurer la conservation de ces taxa, il faut assurer le fonctionnement des écosystèmes, donc maintenir la biodiversité ordinaire.

Pour qu'il y ait patrimonialisation d'une entité, c'est-à-dire un processus d'intégration dans un ensemble considéré comme patrimoine par un « titulaire », il faut que celui-ci fixe les critères selon lesquels il définit et délimite son patrimoine. Ceci suppose que la notion de patrimoine soit elle-même claire. À la suite de Brustel (2004), nous nous référons à la définition proposée par Barthod & Ollagnon (1993) : un patrimoine est « l'ensemble des éléments matériels et immatériels qui, pour un titulaire, concourent à maintenir et à développer son identité et son autonomie par adaptation, dans le temps et dans l'espace, à un univers évolutif ». Dans le cas du patrimoine naturel, et plus particulièrement dans celui des espèces et des communautés d'espèces, il y aurait donc une analyse complexe à faire pour définir les critères de patrimonialisation pertinents selon le titulaire considéré, d'une personne particulière à l'humanité entière, en passant par tous les niveaux intermédiaires d'organisation des sociétés. La Fondation pour la biodiversité a proposé une définition de la valeur patrimoniale de la biodiversité qui ouvre des pistes intéressantes : « valeur culturelle, identitaire, historique de la biodiversité qui fait de celle-ci, ou de certains de ses éléments ou processus, un patrimoine à conserver, pour le présent et les générations futures » (Fondation pour la biodiversité 2013).

À partir du moment où des espèces ont été inscrites dans des listes de taxa légalement protégés, au niveau international, national ou local, sur la base de propositions argumentées émanant d'experts naturalistes, nous admettons que ceux-ci ont fait valoir au minimum des caractéristiques biogéographiques et/ou biologiques conférant à ces espèces un intérêt scientifique, donc une valeur culturelle. Nous considérons ainsi comme patrimoniales les espèces prises en compte au niveau

international (conventions de Berne, de Bonn, de Washington ; directives européennes), celles qui le sont uniquement au niveau national et enfin celles qui le sont uniquement au niveau local. Nous y ajoutons les espèces ne faisant pas l'objet de protections légales mais qui ont été inscrites dans des listes rouges.

Le tableau 4 donne les nombres de ces différentes catégories d'espèces par groupe taxonomique. Nous ne détaillons pas les statuts précis donnés dans les listes rouges, mais il est important de souligner que Païolive héberge de nombreuses espèces menacées : à titre d'exemple, sur 65 espèces de lichens considérées comme patrimoniales, 7 sont en danger critique d'extinction en France, 11 sont en danger et 9 sont vulnérables.

Chez les vertébrés, comme partout en France, la majorité des espèces est protégée au niveau national et une forte proportion l'est également au niveau international (conventions de Bonn et de Berne, directive européenne 92/43/CEE) (Faugier 2003 ; Ladet 2008). Parmi les espèces les plus remarquables, citons le Barbeau méridional *Barbus meridionalis* Risso, 1827, l'Apron *Aspro zingel* (Linnaeus, 1758), le Toxostome *Parachondrostoma toxostoma* (Vallot, 1837), la Grenouille agile *Rana dalmatina*, le Pélobate cultripède *Pelobates cultripipes*, le Lézard ocellé *Timon lepidus* Daudin, 1802, le Lézard catalan des Cévennes *Podarcis liolepis cebennensis* Guillaume & Geniez in Fretey, 1986, la Vipère aspic dite forme des garrigues *Vipera aspis* (Linnaeus, 1758), le Circaète Jean-le-Blanc *Circaetus gallicus* (Gmelin, 1788), le Faucon pèlerin *Falco peregrinus* Tunstall, 1771, le Bruant ortolan *Emberiza hortulana* Linnaeus, 1758, la Pie-grièche à tête rousse *Lanius senator* Linnaeus, 1758, le Monticole bleu *Monticola solitarius* (Linnaeus, 1758), le Castor *Castor fiber* Linnaeus, 1758, la Loutre *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758), la Genette *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758).

Les milieux aquatiques abritent quelques espèces d'invertébrés à haute valeur patrimoniale. Dans le Granzon, en dépit d'une qualité des eaux médiocre, vit l'écrevisse à pattes blanches *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858), qui se raréfie. Plusieurs espèces d'odonates sont protégées au niveau européen, notamment *Coenagrion mercuriale* (Charpentin, 1840), *Gomphus graslinii* Rambur, 1842, *Macromia splendens* (Pictet, 1843) et *Oxygastra curtisii* (Dale, 1834).

Tableau 4 – Nombre d'espèces légalement protégées, ou sinon inscrites dans des listes rouges, présentes dans l'écocomplexe de Païolive.

Table 4 – Number of species living in the Païolive ecocomplex that are legally protected or, at least, that are placed on red lists.

Groupe taxonomique	Espèces inscrites dans des listes de protection réglementaires			Autres espèces, inscrites dans des listes rouges internationales, nationales ou locales	Total
	Protection internationale	Protection uniquement nationale	Protection uniquement locale		
Fonges	-	-	-	1	1
Lichens	-	-	-	65	65
Bryophyta	2	-	-	6	8
Tracheophyta	38	5	11	80	134
Mollusca	-	3	-	-	3
Crustacea	1	-	-	5	6
Odonata	4	-	-	9	13
Orthoptera	1	-	-	10	11
Coleoptera	4	-	-	3	7
Lepidoptera	4	2	-	10	16
Agnatha	1	-	-	-	1
Osteichthyes	6	1	-	-	7
Amphibia	5	4	-	-	9
Reptilia	2	14	-	-	16
Aves	32	95	-	-	127
Chiroptera	25	-	-	-	25
Autres Mammalia	6	2	-	22	30
TOTAUX	131	126	11	211	479

Parmi les insectes terrestres, peu d'espèces bénéficient de protections réglementaires. C'est le cas de *Saga pedo* (Pallas, 1771), remarquable orthoptère méditerranéen vivant principalement dans des friches et des garrigues, inscrit dans l'annexe IV de la directive européenne 92/43/CEE (Morin & Dayde-Fonda 2010). Le coléoptère saproxylique *Osmoderma eremita*, espèce inscrite en annexe II de la convention de Berne et en annexe II de la directive 92/43/CEE, présente dans une large partie de l'Europe, mais en forte régression, subsiste encore à Païolive, d'après quelques observations récentes. Plusieurs lépidoptères sont protégés au titre de la directive 92/43/CEE, comme la Diane *Zerynthia polyxena* (Denis & Schiffermüller, 1775) et le Damier de la succise *Euphydryas aurinia provincialis* (Boisduval, 1828), la Laineuse du prunellier *Eriogaster catax* (Linnaeus, 1758) et le Sphinx de l'épilobe *Proserpinus proserpina* (Pallas, 1772) (Aberlenc & Lentenois 2003).

Les espèces inventoriées jusqu'à présent chez les macromycètes relèvent d'une diversité ordinaire, à l'exception d'*Hericium erinaceum*, taxon pris en compte dans une liste rouge ; il est sensible au bon état de

conservation des écosystèmes forestiers et à la présence de bois mort de grande dimension. En ce qui concerne la flore vasculaire, sur 134 taxa patrimoniaux (dont 36 espèces protégées au titre de l'annexe B de la CITES), seuls 5 sont associés au milieu forestier (*Cynoglossum germanicum* Jacq., 1767 ; *Doronicum plantagineum* L., 1753 ; *Epipactis microphylla* [Ehrh.] Sw., 1800 ; *Carex depauperata* Curtis ex With., 1787 ; *Viola jordanii*), alors que 52 sont associés aux dalles et aux parois rocheuses, aux éboulis, aux pelouses et aux garrigues sur calcaire, 34 aux prairies (e.g. *Polycnemon majus* A. Braun, 1841 ou *Thymelaea passerina* [L.] Coss. & Germ., 1861), 12 aux milieux humides (e.g. *Anacamptis laxiflora* [Lam.] R.M. Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997 ou *Polygala exilis*) et trois aux pelouses sur sols acides (e.g. *Psilurus incurvus* [Gouan] Schinz & Thell., 1913). Ceci démontre l'importance des milieux ouverts dans la valeur patrimoniale du site. Parmi les biotopes les plus exceptionnels – et particulièrement fragiles – il convient de signaler les tonsures humides, présentes sur les Gras en marge de mares temporaires ou sur des alluvions fines. Ces biotopes abritent

des espèces à forte valeur patrimoniale à l'échelle régionale, comme *Polygala exilis*, *Blackstonia imperfoliata* et *Myosotis sicula* Guss., 1843 (Aurousseau & Mandin 2007 ; Bianchin 2008), espèces qui, les meilleures années, sont représentées chacune par moins d'une cinquantaine d'individus sur quelques mètres carrés.

Chez les bryophytes, outre deux espèces protégées au niveau international (*Mannia triandra*, *Pyramidula tetragona* [Brid.] Brid. 1819), six autres espèces sont inscrites dans le *Red Data Book of European Bryophytes*, avec le statut UICN d'espèces rares ou vulnérables (Hodgetts, 2015). Les unes sont des espèces corticales très spécialisées (*Orthotrichum philibertii* Venturi, 1878, *Orthotrichum sprucei* Mont., 1845, *Zygodon forsteri*), les autres des espèces de pelouses semi-arides (*Ephemerum recurvifolium* [Dicks.] Boulay, 1872, *Riccia crustata* [Trab. ex Grolle, 1975], et *Aschisma carniolicum* [F. Weber & D. Mohr] Lindb., 1878). Cette dernière espèce, récemment découverte à Païolive, est une minuscule mousse colonisant les trouées dans les pelouses écorchées sur substrat décalcifié.

Au-delà des espèces légalement protégées ou au moins inscrites dans des listes rouges, nous attribuons une valeur particulière à de nombreuses espèces présentes dans l'écocomplexe, soit pour des raisons biogéographiques

(rareté à l'échelle internationale, nationale ou régionale ; espèces en limite d'aire ; espèces relictuelles ; espèces endémiques), soit pour des raisons biologiques (espèces ayant des modes de vie rares ; espèces inféodées à des biotopes originaux et fragiles), soit encore parce qu'elles sont menacées au moins localement.

De ce point de vue, la faune souterraine présente évidemment une haute valeur patrimoniale du fait de l'existence de plusieurs endémiques de la bordure calcaire du sud-est du Massif central et d'endémiques locales, tels le coléoptère *Diaprysius fagei*, le diplopode *Galliocookia fagei* ou le collembole *Bonetogastrura balazuci*, connu d'une seule grotte (figure 28).

Dans les milieux épigés, de nombreuses espèces de lichens et de bryophytes sont aussi à prendre en compte en raison de leur rareté, comme *Scorpiurium sendtneri*, une très rare bryophyte méditerranéenne connue en France uniquement à Païolive (figure 12 E), ou *Mannia californica*, autre bryophyte qui était inconnue en Europe et qui a été régulièrement trouvée à Païolive sur des entablements calcaires à la base des falaises (Hugonnot & Schill 2006).

Chez les arthropodes épigés, on peut citer par exemple les araignées *Gnaphosa corticola* Simon, 1914, connue seulement en Ardèche, *Nurscia sequerai* (Simon 1893), connue en Ardèche et dans le Gard, *Trichoncus helveticus* Denis, 1965, espèce méditerranéenne répertoriée uniquement dans le Vaucluse et en Ardèche, ou encore *Bassaniana versicolor baudueri*, espèce relictuelle inféodée à de vieilles forêts de feuillus. Quelques lépidoptères ont aussi une valeur patrimoniale élevée, notamment *Stygia australis* Latreille, 1804 (Cossidae), très rare espèce méditerranéenne dont on ne connaît que quelques individus trouvés en France (deux localités en Ardèche, une dans l'Hérault), *Hyles nicaea* (Prunner, 1798) (Sphingidae), espèce rarement observée et à distribution géographique encore mal cernée, *Neoharpyia verbasci* (Fabricius, 1798) (Notodontidae), espèce connue du Portugal, d'Espagne, et en France dans quelques rares localités réparties des Pyrénées-Orientales à l'Ardèche, ou encore *Eucharhia festiva* (Hufnagel, 1766) (Arctiidae), espèce qui se raréfie mais qui subsiste dans quelques stations du sud de la France.

L'ancienneté et la naturalité de la chênaie imbriquée dans le méga-lapiaz permettent

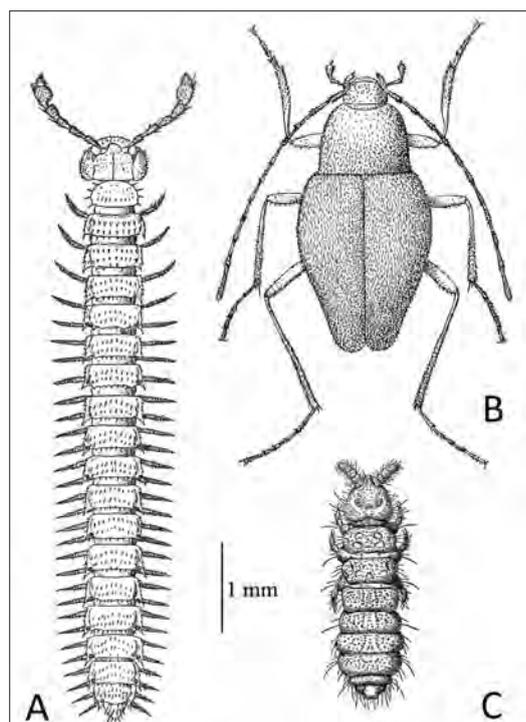


Figure 28 – Trois arthropodes troglobies endémiques à haute valeur patrimoniale. A : *Galliocookia fagei*. B : *Diaprysius fagei*. C : *Bonetogastrura balazuci*.

Figure 28 – Three endemic troglodyte arthropods having high heritage value. A: *Galliocookia fagei*. B: *Diaprysius fagei*. C: *Bonetogastrura balazuci*.

l'existence d'espèces sténoèces auxquelles nous accordons une haute valeur patrimoniale. C'est le cas de lichens (e.g. *Agonimia allobata* [Stizenb.] P. James, 1992 ; *Leptogium hibernicum* ; *Sclerophora pallida* [Pers.] Y. J. Yao & Spooner, 1999) et de bryophytes (e.g. *Orthotrichum scanicum* Grönvall 1885 et *Fabronia pusilla* Raddi 1808). De très vieux et très gros chênes, souvent remarquables d'un point de vue esthétique, jouent un rôle essentiel vis-à-vis du cortège des espèces saproxyliques. Calmont & Brustel (2011) ont utilisé une méthode standardisée pour quantifier la valeur patrimoniale des coléoptères saproxyliques. Quatre espèces, notamment, atteignent des valeurs maximales : *Eupotosia mirifica*, *Merohister ariasi*, *Podeonius acuticornis*

(Germar, 1824) et *Ectamenogonus montandoni* (Buysson, 1881). Calmont & Brustel (2011) concluent de l'ensemble de l'analyse que la chênaie ancienne de Païolive a, pour les coléoptères saproxyliques, un intérêt qui dépasse le cadre national. De fait, cas unique en Europe occidentale, il existe à Païolive, outre *Eupotosia mirifica*, cinq autres espèces de cétoines (figure 29), dont quatre ont une valeur patrimoniale particulièrement élevée : *Cetonischema speciosissima* (Scopoli, 1786), espèce inféodée à des vieilles futaies en zones méditerranéenne et non méditerranéenne (Tauzin 2005) ; *Liocola lugubris* (Herbst, 1770), espèce d'Europe tempérée et continentale, rare et localisée, qui atteint à Païolive sa limite de répartition vers la région

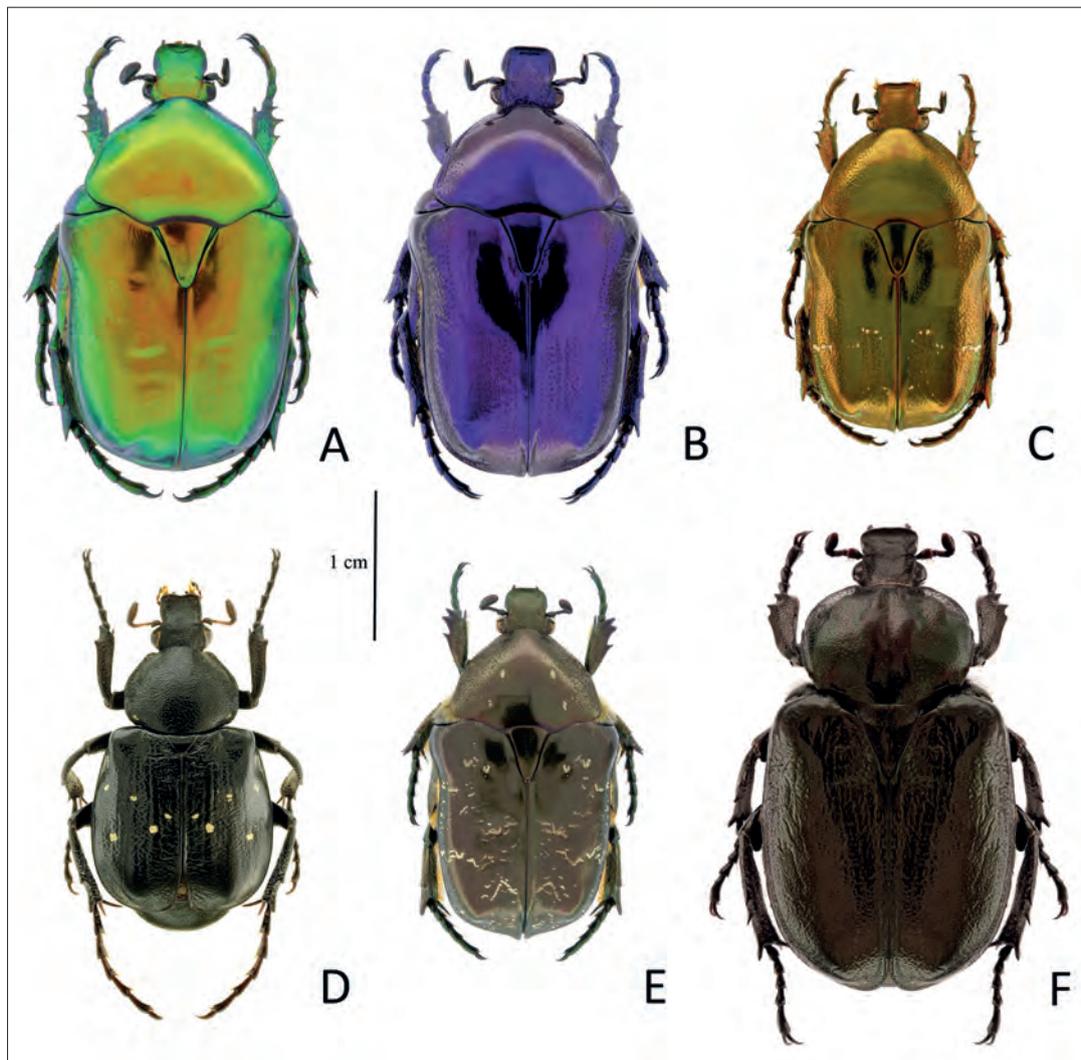


Figure 29 – Un assemblage de coléoptères Cetoniidae unique en Europe occidentale.
 A : *Cetonischema speciosissima*. B : *Eupotosia mirifica*. C : *Potosia fieberi*.
 D : *Gnorimus variabilis*. E : *Liocola lugubris*. F : *Osmoderna eremita*.

Figure 29 – A Cetoniidae (coleoptera) assemblage unique in Western Europe.
 A: *Cetonischema speciosissima*. B: *Eupotosia mirifica*. C: *Potosia fieberi*.
 D: *Gnorimus variabilis*. E: *Liocola lugubris*. F: *Osmoderna eremita*.

méditerranéenne (Tauzin 2006) ; *Osmoderma eremita*, espèce localement en risque d'extinction. Les deux autres cétoines sont *Potosia fieberi* (Kraatz, 1880), espèce peu commune inféodée à de vieilles futaies de feuillus, présente dans une grande partie de la France, notamment en région méditerranéenne (Tauzin 2007), et *Gnorimus variabilis* (Linnaeus, 1758), espèce à large répartition européenne, trouvée à Païolive non seulement dans des chênes, mais aussi dans des châtaigniers.

Une composante du patrimoine culturel régional

L'écocomplexe de Païolive comporte des éléments de patrimoine culturel qui prennent tout leur sens dans le contexte de l'Ardèche méridionale, où les activités et installations humaines ont été et sont toujours conditionnées par la juxtaposition des plateaux karstiques et des monts cévenols.

En quelque sorte complémentaire du site exceptionnel de la grotte Chauvet, inscrit au patrimoine mondial par l'UNESCO, le patrimoine préhistorique de Païolive est d'intérêt majeur, avec en particulier l'Abri des Pêcheurs, témoin de la présence humaine (*Homo neanderthalensis* puis *Homo sapiens*) depuis environ 80 000 ans, et avec une densité exceptionnelle de dolmens.

Alors que les vallées cévenoles voisines sont striées de terrasses construites, cultivées et entretenues pendant des siècles, autour de villages et de hameaux aux maisons resserrées, Païolive, en dehors de rares restes médiévaux, ne possède comme constructions que des mas dispersés dans un immense réseau de murets, jalonné d'abris bâtis en pierre sèche appelés «capitelles». Ce réseau, auquel il faut associer les systèmes d'utilisation de l'eau dans la vallée du Granzon (Rouvière 2008), témoins d'adaptations ingénieuses au contexte karstique, est le résultat d'une colonisation rapide mais éphémère, rendue possible par une situation économique transitoirement florissante. Il compose un paysage vernaculaire, au sens de Jackson (1984), dont des vues aériennes permettent d'apprécier la démesure (figure 9). Il constitue ainsi un élément du patrimoine culturel régional, mais un paysage fossile, selon la classification de la convention du patrimoine mondial (Mitchell *et al.* 2011), puisque les activités qui l'ont créé et animé sont éteintes, sauf en de rares endroits.

Menaces sur la biodiversité

Païolive est soumis à des pollutions d'origines diverses : pollution atmosphérique en provenance de la vallée du Rhône et de Fos-sur-Mer, agriculture intensive à proximité de l'écocomplexe, urbanisation sur le karst susceptible de polluer les eaux d'infiltration si l'assainissement n'est pas maîtrisé. Par ailleurs, le site n'est pas à l'abri des incendies, qui causeraient de graves dommages par eux-mêmes et seraient des occasions de pollutions dues aux additifs des eaux larguées par les moyens aériens de lutte contre le feu (ce qui menacerait aussi la faune souterraine). En outre, la situation actuelle de Païolive est caractérisée par deux processus générateurs de menaces directes. Le premier résulte de la régression, engagée depuis longtemps, des activités pastorales et agricoles. Le second est lié au développement du tourisme, et en particulier du tourisme de nature.

Les milieux ouverts, notamment les pelouses xérothermiques, qui comprennent un grand nombre d'espèces à haute valeur patrimoniale, des lichens aux oiseaux en passant par les insectes et les amphibiens, sont menacés par le reboisement spontané. Plusieurs espèces de lépidoptères, par exemple, sont en cours de raréfaction, voire même peut-être éteintes, comme *Chazara briseis* (Linnaeus, 1764), l'un des papillons connaissant la plus forte diminution en France, du fait de la régression de l'élevage ovin extensif (Ladet & Bauvet 2013). De même, les coléoptères coprophages sont gravement menacés à court terme par les médicaments vermifuges administrés aux bovins et aux chevaux et, à plus long terme, par le déclin du pâturage : *Pachylister inaequalis* (Olivier, 1789) et *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758) sont en forte régression, *Scarabaeus laticollis* Linnaeus, 1767 a quasiment disparu, et *Gymnopleurus sturmi* (Mac Leay, 1821) est localement éteint.

Depuis les années 1960, le sud du département de l'Ardèche a connu un développement considérable de la fréquentation estivale, en particulier avec l'accroissement du nombre des résidences secondaires et de celui des campings. Cependant, la densité de l'habitat demeure faible dans l'écocomplexe ; sa configuration n'est pas favorable à l'augmentation des habitations, mais les risques pour certaines zones ne sont pas négligeables (Leprince & Guary 2014). Parallèlement, la qualité des eaux de surface se détériore. L'eutrophisation des eaux du Granzon est ainsi devenue un

phénomène préoccupant : elle provoque des explosions d'algues, suivies par une diminution de la concentration en oxygène nocive pour la riche flore de bryophytes aquatiques, et la population d'écrevisses à pieds blancs est en forte régression.

Des menaces particulièrement préoccupantes sont liées à la fréquentation touristique. Elle présente des modalités variées, depuis la promenade, dans les sentiers ou le long des berges des rivières, et la baignade, jusqu'à la pratique de sports de nature spécialisés (escalade, sports de rivière, spéléologie) et celle de sports motorisés. Quelques routes étroites traversent l'écocomplexe et donnent accès à des sites fortement attractifs. La topographie complexe du karst limite fortement les possibilités de circulation, mais des parkings et des sentiers de découverte ont été aménagés dans quelques zones. Une enquête menée pendant six mois en 2008, d'avril à septembre, a permis d'évaluer à 600 000 visites la fréquentation des parties les plus spectaculaires du méga-lapiaz (résultats non publiés). La concentration des visiteurs pourrait y provoquer des dérangements pour certaines espèces animales, tandis que le piétinement peut compacter ou éroder les sols, selon la topographie, et avoir un impact négatif sur la faune du sol et sur la reproduction de bryophytes au printemps. À cela s'ajoutent les impacts du vélo tout-terrain et des sports motorisés, qui multiplient les sentiers de façon anarchique (Baret 2003).

Les gorges du Chassezac et de la Baume sont en certains points très fréquentées pour la baignade. Les parcours en canoë-kayak se sont développés. Le piétinement et le frottement des coques peuvent avoir de graves conséquences sur les bryophytes aquatiques et amphibiens, et plus généralement sur les peuplements végétaux et animaux ripicoles. Par ailleurs, trois barrages ont modifié la dynamique du Chassezac qui tend, de ce fait, à fonctionner comme un lac dans certaines zones. En conséquence, les conditions d'existence des peuplements aquatiques sont profondément modifiées. Ainsi, les communautés de mousses rhéophiles (correspondant à l'association *Cinclidotetum danubici* Empain, 1973) ont pratiquement disparu, tandis qu'elles sont largement répandues dans l'Ardèche, dont le régime n'a pas été sensiblement modifié. À l'inverse, l'association *Octodiceratetum juliani* v. Krus. ex v. Hübschm., 1953, typiquement associée aux rivières lentes et perturbées, est devenue très

commune dans le Chassezac alors qu'elle est rare dans l'Ardèche (Celle & Hugonnot 2012). Les communautés de bryophytes productrices de travertins sont de même particulièrement sensibles aux changements de régime hydrique. Les variations fréquentes et rapides du niveau de l'eau dues aux lâchers des barrages contribuent à la forte régression de la faune des coléoptères ripicoles, qui ont fait l'objet d'observations depuis plusieurs décennies ; mais ce sont surtout la pollution des eaux et le piétinement massif des berges qui est nuisible à cette faune très spécialisée.

Un phénomène préoccupant est la multiplication, presque sans aucune régulation, des voies d'escalade : il en existe actuellement de l'ordre de 800 dans les seules gorges du Chassezac et il y a un nombre équivalent de parcours sur blocs dans le méga-lapiaz. L'escalade menace fortement l'abondance et la diversité des lichens et des bryophytes inféodés aux microhabitats de la base des falaises et des parois, tandis qu'elle favorise le développement d'espèces rudérales invasives (Thiel & Spribille 2007 ; Moyle Studlara *et al.* 2015). Elle menace aussi des phanérogames rares, ainsi que les conditions d'existence des oiseaux nicheurs et des chauves-souris des falaises (Baret 2003).

Actuellement, les populations de la plupart des troglobies terrestres sont encore florissantes. Cependant, le développement de la spéléologie comme loisir commercialisé est susceptible d'avoir des conséquences négatives sur la faune souterraine (Aberlenc 2016). En effet, la situation de certaines espèces, parmi celles qui ne sont connues que d'une ou de quelques localités, est fragile ; ainsi, le collembole troglobie *Deutonura anophthalma* Massoud & Thibaud, 1968, espèce endémique de Païolive découverte en 1966, n'a pas été retrouvé malgré d'intenses prospections en 2015 et en 2016. Par ailleurs, les espèces guanophiles et guanobies sont clairement menacées. En effet, les grandes colonies de chiroptères ont fortement régressé, du fait des dérangements, et les stocks de guano de nombreuses grottes ont disparu. Dans l'ensemble du site, seules deux grottes ont encore une production de guano relativement importante. Quant aux espèces stygophiles et stygobies, elles pourraient être menacées par la pollution des eaux d'infiltration à partir de dépôts d'ordures ou de gravats, ou du fait d'un assainissement mal assuré au niveau d'habitations dispersées et de campings (Baret 2003 ; Aberlenc 2016).

Conclusion

L'écocomplexe de Païolive forme une entité géographique caractérisée par une biodiversité importante à l'échelle de la France méditerranéenne. Non seulement il est riche d'espèces protégées légalement, ou au moins inscrites dans des listes rouges, mais il l'est bien plus encore de nombreuses espèces étroitement spécialisées, liées à des micro-habitats très particuliers dans les milieux ouverts, dans le mégalapias et sa forêt ancienne, dans les canyons et l'endokarst. À ce titre, il constitue un élément remarquable du *hotspot* méditerranéen.

Païolive se situe partiellement dans la zone périphérique du parc national des Cévennes, et partiellement dans le parc naturel régional des monts d'Ardèche. Diverses parties de l'écocomplexe ont été désignées soit comme Espace naturel sensible, au titre de la politique du département de l'Ardèche, soit comme sites Natura 2000, au titre de la mise en œuvre par la France de la directive européenne 92/43/CEE. Il y a donc une reconnaissance à la fois locale, nationale et internationale de l'importance du patrimoine naturel de Païolive. Cependant, les périmètres des espaces ainsi désignés ne sont pas concordants, ne recouvrent qu'une partie de l'écocomplexe, et ne peuvent donc en l'état assurer une protection satisfaisante. Or l'écocomplexe forme un ensemble écologique cohérent, délimité sur la base de critères objectifs. Il serait donc logique que la politique de conservation porte sur la totalité de son étendue. Une première étape pourrait être l'établissement d'une unique zone Natura 2000 dont le périmètre coïnciderait avec les limites de l'écocomplexe.

La biodiversité actuelle de Païolive résulte de multiples trajectoires évolutives, profondément marquées par les changements climatiques du Pleistocène, et conditionnées, à des degrés divers selon les milieux et les espèces, par les usages (ou absences d'usage) qui se sont succédé depuis la dernière glaciation. Le remarquable patrimoine biologique des écosystèmes forestiers s'est perpétué du fait de leur longue continuité au moins dans certaines zones et du fait d'une exploitation très faible, voire nulle. Les espèces, souvent très particulières, associées aux dalles et aux parois rocheuses ont sans doute aussi bénéficié de la continuité de ces habitats. En revanche, de nombreuses espèces patrimoniales de milieux ouverts ne sont maintenues que sous l'effet d'usages ruraux qui ont longuement perduré,

en dépit de fortes variations dans leur intensité et leur étendue. La conservation de l'écocomplexe doit donc prendre en compte le caractère composite de son patrimoine naturel, et envisager sa trajectoire future en termes de préservation d'une mosaïque d'écosystèmes assurant le maintien de son exceptionnelle biodiversité.

Les menaces liées à la fréquentation touristique nécessitent à très court terme une régulation efficace portant aussi bien sur les flux de visiteurs et leur répartition spatiale que sur les sports de nature. Les transformations résultant de la forte (et ancienne) régression des usages ruraux et de la dynamique de reboisement qui s'ensuit, appellent une réflexion prospective envisageant le moyen et le long terme. Cette réflexion doit s'appuyer sur une compréhension des relations des écosystèmes et des hommes dans l'espace méditerranéen. Or deux visions s'opposent (Blondel & Médail 2009). Tandis que certains auteurs conçoivent l'état initial de cet espace comme un couvert forestier continu qui a été dégradé par la déforestation et le surpâturage (e.g. Attenborough 1987), d'autres pensent que les humains ont contribué à maintenir la diversité des paysages tels qu'ils se constituèrent spontanément au sortir de la dernière période glaciaire (e.g. Grove & Rackham 2001). En vérité, il est clair que les écosystèmes méditerranéens ont avec les humains une longue histoire commune au cours de laquelle, depuis 8 000 ans dans l'ouest du bassin méditerranéen, ils ont été maintes fois modifiés (e.g. Pons & Quézel 1985). Le façonnage d'une grande diversité de paysages, constituant des mosaïques de forêts, de prairies pâturées, de matorrals et d'espaces cultivés, a largement contribué à la mise en place de biodiversités locales élevées (Blondel & Médail 2009). C'est pourquoi l'abandon de modalités soutenables d'utilisation des terres peut constituer aujourd'hui une menace majeure pour la biodiversité de l'espace méditerranéen (Sirami *et al.* 2010).

La trajectoire passée de l'écocomplexe de Païolive, telle que nous avons pu en établir les grandes lignes, illustre une longue interaction des hommes et de la nature, fortement contrainte par la topographie et le fonctionnement hydrologique du milieu karstique. Imaginer sa trajectoire future doit en tenir compte. Il est légitime de souhaiter que la forêt de Païolive, forêt ancienne à haute valeur patrimoniale, non seulement se maintienne, mais s'étende et fonctionne librement là où c'est possible, afin d'assurer au mieux la conservation de toutes ses composantes (Schnitzler

2008). Cependant, désirer que l'ensemble de l'écocomplexe soit recouvert d'une forêt continue reviendrait à nier la réalité méditerranéenne, à oublier que les milieux ouverts ont, comme les forêts, une longue histoire évolutive et que la biodiversité qui leur est associée n'est pas moins naturelle. Cela reviendrait aussi à oublier que le couvert forestier méditerranéen ne fut sans doute jamais aussi dense et uniforme que certains l'imaginent, mais que les paysages furent plus vraisemblablement assez ouverts et hétérogènes, ainsi que le suggèrent les recherches paléoécologiques (Beaulieu *et al.* 2005), d'où la grande richesse de la région méditerranéenne en taxa endémiques propres aux milieux ouverts. Toutefois, certains scénarios d'évolution des écosystèmes méditerranéens sous l'influence du changement climatique envisagent la régression des écosystèmes forestiers, en particulier ceux qui constituent des isolats, et suggèrent la mise en place de politiques actives de reforestation (Resco de Dios *et al.* 2007). Le maintien de la biodiversité forestière pourrait donc nécessiter l'intervention humaine.

Nous avons montré que l'écocomplexe de Païolive non seulement constitue un pic de biodiversité, mais qu'il comprend aussi un patrimoine culturel important. Sa trajectoire future ne peut donc être envisagée sous le seul angle de la conservation de la biodiversité. La reconnaissance internationale de la catégorie de paysage culturel en 1992, par le Comité du patrimoine mondial, a ouvert de nouvelles perspectives, et l'Union internationale pour la conservation de la nature a adopté la catégorie de « paysage protégé » (catégorie V), qui désigne une aire protégée où l'interaction des humains et de la nature a produit un espace se distinguant par sa valeur esthétique, écologique et culturelle, et qui souvent héberge une biodiversité élevée (Mitchell & Buggey 2000). L'Europe est riche de tels espaces (Plieninger *et al.* 2006). Leur conservation nécessite une stratégie fondée sur un partenariat avec les populations concernées, et une gérance menée en accord avec les propriétaires des terres, de façon à assurer à long terme la meilleure conservation possible de la diversité des milieux et des espèces (Beresford & Philips 2000). Dans des espaces soumis à une forte pression touristique, comme Païolive, des interactions complexes, souvent conflictuelles, jouent entre les intérêts économiques, les touristes aux demandes différentes et les contraintes qu'impose la conservation des patrimoines naturels et culturels (e.g. Bell *et al.* 2007). L'adhésion des parties prenantes à

tout projet visant à délimiter un espace dédié à la conservation est de fait un enjeu majeur, comme l'a montré un récent bilan de la politique des zones Natura 2000 en France (Allag Dhuisme *et al.* 2015). Le devenir de l'écocomplexe de Païolive, qu'il soit couvert ou non par une zone Natura 2000 cohérente, doit donc être envisagé dans le cadre d'un projet de territoire qui mobilise l'ensemble des acteurs concernés, afin d'en orienter la trajectoire dans une direction collectivement assumée. En raison de son exceptionnelle biodiversité, qui justifie qu'il soit ajouté aux mini-hotspots identifiés par Médail & Quézel (1997), en raison de ses patrimoines préhistorique et vernaculaire, son devenir devrait donc être envisagé dans le cadre d'une réflexion large sur le territoire exceptionnel de l'Ardèche méridionale, dont il constitue une composante majeure.

Remerciements

L'association Païolive remercie pour leur soutien et leurs financements le parc national des Cévennes, la région Rhône-Alpes, le département de l'Ardèche, l'agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse, le Conservatoire botanique national du Massif central, le WWF-France et la FRAPNA-Ardèche.

De très nombreux naturalistes amateurs et professionnels ont contribué soit à des recherches sur le terrain, soit à l'étude systématique et à la détermination d'échantillons, et nous ont procuré de multiples renseignements, soit directement, soit par le biais d'associations (Société botanique de l'Ardèche, LPO Ardèche, FRAPNA-Ardèche). Nous remercions tout particulièrement :

Cédric Alonso, Judicaël Arnaud, Robin Arpad, Pierre Arousseau (*in memoriam*), Jean Balazuc (*in memoriam*), Marie-Hélène Balazuc, Jérôme Barbut, Jean Barou, Philippe Barth, Luc Bellemère, Sergueï Belokobylskij, Christophe Bernier, Alain Bertrand, Michel Bertrand, Nicolas Borel, Stéphane Bouchet, Christophe Bouquet, Philippe Bruneau de Miré, Benjamin Calmont, Emmanuel Castella, Paul Chalivet, Jean-Marc Champanhet, Jacques Chassain, Hubert Cleu (*in memoriam*), Gilbert Cochet, Jérôme Cortet, Thomas Croze, Gianfranco Curletti, Stéphanie Daydé-Fonda, Marc Debreuil, Bernard Defaut, Louis Deharveng, Sylvain Déjean, Gérard Delvare, Thierry Deuve, Henry Disney, Alain Drumont, Jean

Férole, Günther Fleck, Jean-François Flot, Antoine Foucart, Sébastien Franchini, Jean-Jacques Geoffroy, Jean-François Germain, Christian Gibeaux, François-Marie Gibon, Jean-Paul Haenni, Cyrille d'Haese, Étienne Irio, Gérard Issartel, Lucie Jarentowski, Paul Jourdan, Serge Kreiter, Harold Labrique, Pascal Leblanc, Jean-Claude Ledoux (*in memoriam*), Vincent Lefebvre, Guy Lempérière, Philippe Lentenois, Patrice Leraut, Françoise Lescher-Moutoué, Gilbert Liskenne (*in memoriam*), Jean-Pierre Lumaret, Jean-Michel Maldès, Michel Martinez, André Masseur, Bruno Michel, Joël Minet, Karine Mongouachon, Camille Montaigu, Jean-Paul Mauriès, Jean-François Noblet, Jean Orousset, Ionut Pavel, Francisco Javier Peris-Felipo, Roger Per-rayon, Laurent Péru, Olivier Peyronel, Olivier Plantard, Jean-Yves Rasplus, Pierre Réveillet (*in memoriam*), René Richet, Claude Rigollot (*in memoriam*), Élodie Rosinski, Walter Rossi, Eric Sardet, Véronique & Jean-Pierre Sarthou, Christophe Sautière, Isabelle Sauvage, Jacques Schnetzler, Julia Shrubovych, Jean-Philippe Siblet, J. van der Smissen, Martin C.D. Speight, Fabio Stoch, Jean-Claude Streito, Pierre Tausin, Bernard Teyssier, Jean-Marc Thibaud, Michel Tingaud, Jean-Marc Tison, Marc Tronquet, Raymond Wahis, Michel Wienin, Théo Zeegers.

Les photographies ou dessins sont dus à Henri-Pierre Aberlenc (1 A, B ; 12 A, B, C ; 13 A ; 15 A, B, C ; 19 A, B, C ; 21 A, B ; 22 A, B ; 29 A, B, C, D, E, F), Pierre Arousseau (23 E), Jean Balazuc (28 A, B), Corinne Bauvet (12 G, H, I ; 22 C ; 26 A, B, C, D, E, F), Nicolas Bianchin (17 A, B ; 18 A ; 22 D ; 23 C, D, F ; 24 B, E), Patrick Blandin (4 A, E, G ; 13 B, C, E ; 14 C ; 15 E ; 17 E), Marc Debreuil (21 C), Arnaud Descheemacker (24 C, D, F), Jean Donnet (9), Bruno Gravelat – CBNMC (20 B), Jean-François Holtof (7 A ; 13 D ; 14 A, B ; 15 D ; 17C ; 18B, C, D), Vincent Hugonnot (12 D, E, F ; 17D ; 20 C ; 25 A, B, C, D, E, F), Francis Lagarde (20 D), Patrick Lenoble (4 C, D), Maurice Lhomme (4 B, F ; 16 A, B), Sylvain Nicolas – CBNMC (20 A ; 24A), Jacques-Henri Leprince (23 A), Emeric Sulmont (23 B), Jean-Marc Thibaud (28 C). La figure 7 B nous a été aimablement fournie par le musée d'Ornac. La figure 11 a été établie à partir de photographies aériennes fournies par l'Institut géographique national. Les cartes des figures 2, 3, 5, 6, 10 et 27 ont été réalisées par Maurice Lhomme, celles de la figure 20 par Nicolas Bianchin.

Bibliographie

- Aberlenc H.P., 1987. Coléoptères de l'Ardèche. Premier supplément à l'inventaire de J. Balazuc (1984). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 56 (10): 320-349.
- Aberlenc H.P., 1996. Coléoptères de l'Ardèche. Deuxième supplément à l'inventaire de J. Balazuc (1984). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 65 (4): 113-152.
- Aberlenc H.P., 2006. La grande Cétoine bleue, Graal du patrimoine naturel de Païolive. *La Viste* 19: 42-48.
- Aberlenc H.P., 2008. Les insectes du bois de Païolive : premier supplément à l'inventaire. *Cahiers de Païolive* 1: 155-167 ; pl. 17-18.
- Aberlenc H.P., 2011. *Première contribution à la connaissance des coléoptères de la réserve naturelle régionale des Grads de Naves (bois de Païolive, Ardèche)*. Association Païolive/ Région Rhône-Alpes, Lablachère/Lyon, 10 p.
- Aberlenc H.P., 2016. Les arthropodes souterrains de l'éco-complexe de Païolive et des Gras. *Cahiers de Païolive* 2: 19-62.
- Aberlenc H.P. & Lentenois P., 2003. Les insectes du bois de Païolive. In: Holtof J.F. & Schnetzler J. (eds.), *De Saint-Eugène en Païolive*. La Fontaine de Siloé, Montmélian: 55-72.
- Aberlenc H.P., Curletti G., Dutto M. & Tassi F., 2003. *Eupotosia mirifica*, joyau menacé du patrimoine naturel européen (Coleoptera, Cetoniidae). In: Mason F., Nardi G. & Tisato M. (eds.), *Proceedings of the international symposium "Dead wood: a key to biodiversity"*, Mantova, May 29th-31st 2003. Sherwood 95, Suppl. 2: 69-72.
- Adams K.J., 1984. *Zygodon forsteri* (With.) Mitt. in Epping Forest. *Bulletin of the British bryological society* 43: 26-27.
- Allag Dhuisme F., Barthod C., Domallain D., Jour-dier G., Reichert P. & Velluet R., 2015. *Analyse du dispositif Natura 2000 en France*. Rapport CGEDD n° 009538-01, CGAAER n° 15029. Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, Paris, 139 p.
- Anonyme 1988. *Le pays des Vans à travers les âges*, T.I, *Notes d'histoire*. D'azur au soleil d'or, Les Vans, 351 p.
- Anonyme 1991. *Le pays des Vans à travers les âges*, T.II, *Notes et documents d'histoire*. D'azur au soleil d'or, Les Vans, 396 p.
- Anonyme 1995. *Le pays des Vans à travers les âges*, T.III, *Patrimoine médiéval du pays des Vans*. D'azur au soleil d'or, Les Vans, 217 p.
- Attenborough D., 1987. *The first eden. The Mediterranean world and man*. Collins/BBC Books, London, 240 p.
- Arousseau P., 2008. Nouvelles espèces de plantes vasculaires découvertes à Païolive. *Cahiers de Païolive* 1: 139-149.
- Arousseau P. & Mandin J.-P., 2007. Sortie du dimanche 24 juin 2007 : Granzon, Naves (Ardèche). *Bulletin de la Société botanique de l'Ardèche* 52: 65-67.
- Bakalowicz M., 2008. Réflexion sur la genèse du karst du bois de Païolive. *Cahiers de Païolive* 1: 87-92.
- Balazuc J., 1956. *Spéléologie du département de l'Ardèche*. *Rassegna speleologica italiana e Societa speleologica italiana, Memoria II*. Cosmo, 158 p., 62 pl., 1 carte.

- Balazuc J., 1984. Coléoptères de l'Ardèche. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, supplément, 53: 1-334.
- Balazuc J., 1986. *Spéléologie du département de l'Ardèche* (2^e édition revue et augmentée). Les éditions de la bouquinerie ardéchoise, Grospierres, 189 p., 62 pl., 1 carte.
- Baret J. 2003. Conclusion. In: Holtorf J.F. & Schnetzler J. (eds.), *De Saint-Eugène en Païolive*. La Fontaine de Siloé, Montmélian: 87-88.
- Barth P., 2008. Les formes du karst. *Cahiers de Païolive* 1: 93-94.
- Barth P. & Wiénin M., 2016. Brève histoire géologique de l'Ardèche méridionale. *Cahiers de Païolive* 2: 10-18.
- Barthod C. & Ollagnon H., 1993. Vers une gestion patrimoniale de la protection et de la qualité biologique des forêts. *Revue forestière française* 45: 159-163.
- Bassi, I. & Favre, P., 2008. *Inventaire des chiroptères sur le site Natura 2000 « La Cèze et ses gorges » (Gard) – FR 91 01399 – État des lieux, analyse et propositions de gestion*. Office national des forêts, Montpellier, 48 p.
- Bauvet C., 2005. Les lichens du département de l'Ardèche. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence* 56: 161-200.
- Bauvet C., 2006. Inventaire préliminaire des lichens sur la réserve naturelle régionale des Gras de Naves dans le département de l'Ardèche. *Bulletin d'information de l'association française de lichénologie* 31: 41-50.
- Bauvet C., 2007. Les lichens du département de l'Ardèche – Complément (août 2005-avril 2007) et corrections. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence* 58: 79-101.
- Bauvet C., 2008. Première présentation des lichens de Païolive. *Cahiers de Païolive* 1: 121-138.
- Bauvet C., 2009. Les lichens du département de l'Ardèche – Compléments 2 (mai 2007-mai 2009). *Bulletin de la Société linnéenne de Provence* 60: 100-113.
- Bauvet C., 2011a. *Les lichens de la réserve naturelle des Gras de Naves (commune des Vans, Ardèche), inventaire 2010*. Région Rhône-Alpes/FRAPNA-07, Largentière, 19 p.
- Bauvet C., 2011b. *Les lichens de la réserve naturelle des Gras de Naves (commune des Vans, Ardèche), inventaire 2011*. Région Rhône-Alpes/FRAPNA-07, Largentière. 22 p.
- Bauvet C., 2011c. *Complément d'inventaire des lichens corticoles de Païolive*. Association Païolive/WWF/Parc national des Cévennes/FRAPNA-07, Largentière, 82 p.
- Bauvet C., 2012. *Les lichens de la réserve naturelle des Gras de Naves (commune des Vans, Ardèche), inventaire 2012 et synthèse des connaissances*. Région Rhône-Alpes/FRAPNA-07, Largentière, 32 p.
- Bauvet C., 2014. *Les lichens de la réserve naturelle des Gras de Naves (commune des Vans, Ardèche), inventaire 2013*. Région Rhône-Alpes/FRAPNA-07, Largentière, 19 p.
- Beaulieu J. L. de, Miras Y., Andrieu-Ponel V. & Guiter F., 2005. Vegetation dynamics in north-western Mediterranean regions : Instability of the Mediterranean bioclimate. *Plant Biosystems* 139(2): 114-126.
- Bell S., Tyrväinen L., Sievänen T., Pröbstl U. & Simpson M., 2007. Outdoor recreation and nature tourism: A European perspective. *Living Rev. Landscape Res.* 1, (2007), 2. <http://dx.doi.org/10.12942/lrlr-2007-2>.
- Beltrame C., 2007. *Problèmes posés par le concept d'espèce en biologie de la conservation. Exemple des centaurees de la section Maculosae dans les régions méditerranéenne et alpine de l'Europe occidentale*. Thèse de doctorat en écologie de l'université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 101 p.
- Beresford M. & Phillips A., 2000. Protected landscapes: A conservation model for the 21st century. *The George Wright Forum* 17(1): 15-26.
- Berger G., Elmi S., Brouder P., Gras H., Arène J., Bigot M., Frère I., Spy-Anderson F.L., Alabouvette B., Brière M., Debrand-Passard S., Boltenhagen C., Ternet Y. & Ménéillet F., 1988. *Carte géologique de la France (1/50 000), feuille Bessèges (888)*. Bureau des recherches géologiques et minières, Orléans.
- Bianchin N., 2008. Bilan sur la flore patrimoniale et remarquable de Païolive. *Cahiers de Païolive* 1: 143-149.
- Blanchemanche P., 1986. *Bâtisseurs de paysages : terrassement, épierrement et petite hydraulique agricole en Europe du XVII^e au XIX^e siècle*. Maison des sciences de l'homme, Paris, 329 p.
- Blandin P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bulletin d'écologie* 17(4): 215-307.
- Blandin P. & Lamotte M., 1984. Écologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. In: Lamotte M. (éd.), *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*. Masson, Paris: 139-162.
- Blandin P. & Lamotte M., 1988. Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'écologie* 19(4): 547-555.
- Blondel J. & Médail F., 2009. Biodiversity and Conservation. In: Woodward J.C. (ed.), *The physical geography of the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford: 615-650.
- Bonin G. & Romane F., 1996. Chêne vert et chêne pubescent. Histoire, principaux groupements, situation actuelle. *Forêt méditerranéenne* 17(3): 119-128.
- Bozon P., 1961. *La vie rurale en Vivarais. Étude géographique*. Imprimeries réunies, Valence-sur-Rhône, 641 p.
- Breistroffer M., Bernard C. & Farille M., 1974. Compte rendu sommaire de la 102^e session extraordinaire de la Société : Montélimar, 1-7 juin 1973. *Bulletin de la Société botanique de France* 121: 49-72.
- Brewer S., Cheddadi R., Beaulieu J.L. de, Reille M., Data contributors, 2002. The spread of deciduous Quercus throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management* 156: 27-48.
- Bricaud O., 2010. *Les lichens des forêts de la région méditerranéenne française et leur relation avec la continuité écologique des boisements*. WWF, Marseille, 118 p.
- Bricaud O., Bauvet C., 2006. *Aperçu de la végétation lichénique du bois de Païolive (Ardèche)*. Association française de lichénologie/Association Païolive, Lablachère, 35 p. + annexes.
- Brustel H., 2004. *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises*. Office National des Forêts, coll. « dossiers forestiers » n° 13, 297 p.
- Cachat S., Duval M. & Gauchon C., 2012. Ici, là ou ailleurs ? Les enjeux liés à la localisation d'un grand équipement, l'espace de restitution de la grotte Chauvet. *Monde du Tourisme*, 5: 13-30.

- Calmont B., 2011. Présence de l'Histeridae *Merohister ariasi* (Marseul, 1864) dans le département de l'Ardèche. *Rutilans*, 14: 16-18.
- Calmont B. & Brustel H. 2011. *Inventaire des coléoptères saproxyliques du site Natura 2000 du bois de Païolive (07)*. Rapport final octobre 2011. Société d'histoire naturelle Alcide-d'Orbigny/École d'ingénieurs de Purpan, Aubière/Toulouse, 282 p.
- Camps G., 1971. À propos du Néolithique ancien de la Méditerranée occidentale. *Bulletin de la Société préhistorique française* 68: 48-50.
- Celle J. & Hugonnot V., 2012. Les communautés bryophytiques du lit mineur des gorges de l'Ardèche comme témoins de sa richesse écosystémique. *Ecologia mediterranea* 38: 29-41.
- Chabaud M. (dir.), 2016. *Païolive souterrain*. *Cahiers de Païolive* 2, 352 p.
- Charrié P. & Sterckeman C., 2003. *Hélène Champanhet, journal d'une dame du Vivarais*. Éditions et régions, Valence, 94 p.
- Chauvet L., 1966. La végétation du bois de Païolive et de ses abords. *Cévennes et Mont Lozère* 13: 11-15.
- Clauzon G., 1982. Le canyon messinien du Rhône : une preuve décisive du « *Dessicated deep-bassin model* » (Hsu, Cita, Ryan, 1973). *Bulletin de la Société géologique de France* 24: 597-610.
- Cocâtre D., 2008. Premier cas connu de reproduction du Pélobate cultripède (*Pelobates cultripedes*) en basse Ardèche, un crapaud rare et méditerranéen. *Cahiers de Païolive* 1: 173-174.
- Cockle-Bétian A., Issartel G. & Schwaab F., 2016. Les chiropères de Païolive. *Cahiers de Païolive* 2: 65-77.
- Coste A. & Gutherz X., 1976. Découverte de la phase récente de la culture cardiale dans les garrigues de Nîmes (Gard). *Bulletin de la Société préhistorique française* 73: 246-250.
- Coûteaux M., 1974. Essai de cartographie écologique du Bas-Vivarais : feuilles de Bessèges et de Bourg-Saint-Andéol. *Documents de cartographie écologique* 13: 49-68.
- Coûteaux M., 1975. Recherches écologiques en Ardèche. Essai de cartographie de la flore et de la végétation. *Comptes-rendus du 98^e congrès national des sociétés savantes, Saint-Étienne (1973)*: 219-235.
- Couvet D. & Vandeveld J.C., 2014. Biodiversité ordinaire : des enjeux écologiques au consensus social. In: Casetta E. & Delord J. (eds.), *La biodiversité en question. Enjeux philosophiques, éthiques et scientifiques*. Éditions matériologiques, Paris: 183-208.
- Déjean S. & Ledoux J.C., 2011. De araneis Galliae, III, 4. *Bassaniana versicolor baudueri* (Simon, 1932). *Revue arachnologique* 17: 88-92.
- Delhon C., Thiébault S., Brochier J.L. & Berger J.F., 2010. Dynamiques de végétation au Tardiglaciaire et à l'Holocène ancien en moyenne vallée du Rhône d'après les données anthracologiques. *Quaternaire* 21: 281-293.
- Descoings B. M., 1986. Quelques plantes nouvelles pour le département de l'Ardèche. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 55: 351-357.
- Díaz-Paniagua C., Florencio M., Gómez-Rodríguez C., Fernández-Zamudio R., Sousa A., García Murillo P., Siljestrom P., Serrano L., 2014. Las lagunas de Doñana siguen estando en peligro. *Quercus* 340: 37-44.
- Doignon P., 1947. *Flore du massif de Fontainebleau, bryophytes : catalogue des muscinées observées en forêt de Fontainebleau, dans la basse vallée du Loing et les zones circonvoisines*. Centre régional de recherches naturalistes, Fontainebleau, 80 p.
- Duguet R., Ladet A., Peyronel O. & Dallard, R., à paraître. Mise au point sur la répartition présente et passée du Pélobate cultripède, *Pelobates cultripedes* (Cuvier, 1829) (Anura : Pelobatidae) dans le département de l'Ardèche (07). *Bulletin de la Société herpétologique de France*.
- Duguet R., Arnaboldi F., Boistel R., Cheylan M., Delaugerre M., Dubois A., Engel E., Fouquet A., Geniez M., Joly P., Lemoine G., Melki F., Percsy C., Ribéron A., Rufray V., Salvidio S., Thirion J.-M. & Vacher, J.-P., 2003. *Les Amphibiens de France, Belgique et Luxembourg*. Biotope, Mèze, 480 p.
- Elmi S., Brouder P., Berger G., Gras H., Busnardo R., Bérard P. & Vautrelle, C., 1989. *Notice explicative, Carte géologique de la France (1/50 000), feuille Bessèges (888)*. Bureau des recherches géologiques et minières, Orléans, 115 p.
- Esquieu Y., 2003. L'ermitage de Saint-Eugène : étude archéologique. In: Holtof, J.F. & Schnetzler, J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian: 155-160.
- Farcis D., 1973. *Étude sur le Bas-Vivarais d'après les estimations de 1464*. Thèse de l'École nationale des Chartes, Paris, 250 p.
- Faugier C., 2003. Aperçu sur la faune spécifique du bois : les vertébrés. In: Holtof, J.F. & Schnetzler, J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian: 73-86.
- Flandin I., 1880. Indications de trois plantes nouvelles pour la Flore du Gard et désignation de nouveaux habitats pour quelques espèces rares de ce département. *Bulletin de la Société d'étude des sciences naturelles de Nîmes* 8: 71-76.
- Fondation pour la recherche sur la biodiversité, 2013. Les valeurs de la biodiversité, reflet des relations multiples des hommes à la nature. *Des clés pour comprendre la biodiversité*, Fiche-clé n° 3, 6 p.
- Gaisler J., Kovařík M. & Štefka L., 2011. Two unusual records of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in the Moravian karst (Czech Republic). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 22(1): 73-79.
- Geniez P. & Cheylan M., 2012. *Les amphibiens et les reptiles du Languedoc-Roussillon et régions limitrophes. Atlas biogéographique*. Biotope/ Muséum national d'histoire naturelle, Mèze/Paris, 448 p.
- Girerd B. & Roux J.-P., 2011. *Flore du Vaucluse, troisième inventaire, descriptif, écologique et chorologique*. Biotope, Mèze, 1 024 p.
- Grove A.T. & Rackham O., 2001. *The nature of Mediterranean Europe. An ecological history*. Yale University Press, New Haven, 384 p.
- Gurcel K., 2011. *Dimissalna dimissa* (Hagen, 1856), dernière espèce de cigale découverte en France, observée dans le département du Var (Hemiptera Cicadidae). *L'Entomologiste* 67: 105-108.
- Hodgetts N.G., 2015. *Checklist and country status of European bryophytes – towards a new red list for Europe*. Irish Wildlife Manuals, 84, National Parks and Wildlife Service, Department of Arts, Heritage and the Gaeltacht, Dublin, 125 p.
- Holtof J.F., 2003. Saint Eugène de Tolède et son culte. In: Holtof J.F. & Schnetzler J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian, 257-286.
- Holtof J.F., 2008. Étude des cadastres anciens. *Cahiers de Païolive* 1: 205-209.

- Holtof J.F. & Schnetzler J., 2003. *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian, 319 p.
- Hugonnot V. & Schill D., 2006. *Mannia californica* (Gottsche ex Underw.) L.C.Wheeler (Aytoniaceae, Marchantiales) in Ardèche (France), new to Europe. *Cryptogamie, Bryologie* 27: 181-189.
- Hugonnot V., 2010. Mousses et hépatiques de Païolive (Ardèche et Gard, France). *Bulletin de la société botanique du Centre-Ouest*, numéro spécial 34: 1-293.
- Hugonnot V., Celle J. & Sulmont E., 2012. Compléments à l'inventaire des mousses et des hépatiques de Païolive. *Bulletin de la société botanique du Centre-Ouest*, numéro spécial 43: 679-683.
- Hugonnot V. & Roland M., 2008. Païolive, un site d'intérêt européen pour les mousses. *Cahiers de Païolive* 1: 103-120.
- Issartel G., 2001. Inventaire des chiroptères du parc national des Abruzzes (Italie). *Le Rhinolophe* 15: 141-156.
- Jackson J.B., 1984. *Discovering the Vernacular Landscape*. Yale University Press, New Haven, 165 p.
- Janzen D.H. & Hallwachs W., 1994. *All taxa biodiversity inventory (ATBI) of terrestrial systems. A generic protocol for preparing wildland biodiversity for non-damaging use*. The national science foundation, Arlington, 132 p.
- Kalai C., 1998. *Reconstitution du paléoenvironnement végétal et du paléoclimat de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur d'après les analyses polliniques de la baume Moula-Guercy, du site de Payre et de l'abri des Pêcheurs (Ardèche, France)*. Thèse de doctorat du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 189 p.
- Kessler F. & Bianchin N., 2011. Plantes nouvelles ou intéressantes pour le département de l'Ardèche. *Journal de botanique de la Société botanique de France* 49: 13-31.
- Kremer A. & Petit R., 2001. L'épopée des chênes européens. *La Recherche* 342: 40-43.
- Kryštufek B., 2007. Bat hibernacula in a cave-rich landscape of the northern dinaric karst, Slovenia. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 18: 195-204.
- Ladet A., 2008. Les oiseaux de Païolive. Actualisation de l'inventaire. *Cahiers de Païolive* 1: 175-186.
- Ladet A. & Bauvet C., 2013. *Inventaire des papillons diurnes des milieux ouverts des Gras de Païolive (site Natura 2000 B4 et Espace naturel sensible). Synthèse des connaissances et prospections de l'année 2012*. FRAPNA-07, Largentière, 126 p.
- Ladet A., Bauvet C., Juliand P. & Juliand C., 2006. *Inventaire 2006 des odonates du site ENS « Gorges du Chassezac et Bois de Païolive »*. FRAPNA-07/GRPLS, Saint-Étienne-de-Fontbellon/Montalieu, 83 p.
- Laffont P.Y., 2003. Le castrum de Cornillon : histoire et archéologie d'un habitat médiéval déserté. Des origines au début de la guerre de Cent Ans. In : Holtof, J.F. & Schnetzler, J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian: 119-126.
- Laffont P.Y., 2009. *Châteaux du Vivarais : pouvoirs et peuplements en France méridionale du haut Moyen Âge au XIII^e siècle*. Presse universitaire de Rennes, Rennes, 340 p.
- Lagarde F., 2007. Compte rendu de la mini-session dans le Gard des 29, 30 avril et 1^{er} mai 2006. *Journal de botanique de la Société botanique de France* 38: 49-72.
- Leclerc P., 1979. *Les phénomènes de spéciation chez les pseudoscorpions cavernicoles des karsts de la bordure orientale des Cévennes*. Rapport de DEA de biologie évolutive de l'université de Paris VI, 77 p., 18 pl., 3 cartes.
- Leclerc P., 1984. *Étude biométrique de populations de faible effectif ; le cas des pseudoscorpions cavernicoles du sous-genre Chthonius (Arachnida ; Chthoniidae)*. Thèse de doctorat de troisième cycle, spécialité biométrie, de l'université Claude Bernard de Lyon I, 146 p.
- Lentenois P., 1997. Inventaire des lépidoptères du bois de Païolive (Ardèche). *Revue de l'association roussillonnaise d'entomologie* 7: 46-64.
- Leprince J.H. & Guary C., 2014. *Cartographie des habitats et diagnostic de l'occupation du sol du site Natura 2000. Bois de Païolive et basse vallée du Chassezac*. FR 8201656. FRAPNA-07, Largentière, 264 p.
- Lescure J. & de Massary J.-C., 2012. *Atlas des amphibiens et reptiles de France*. Biotope/Muséum national d'histoire naturelle, Mèze/Paris, 272 p.
- Lhomme G., 1969. Dolmen sous tumulus de Granges (Ardèche), fouilles 1969. *Bulletin de l'association de paléontologie et de préhistoire, amis du muséum de Lyon*: 39-43.
- Lhomme G., 1973. Recherches 1973 sur la préhistoire récente du Vivarais. *Bulletin des amis du muséum de Lyon*: 52-58.
- Lhomme G., 1976. L'Abri des Pêcheurs à Casteljau (Ardèche). *Études préhistoriques* 13: 1-8.
- Lhomme G., 1983. Un nouveau gisement paléolithique dans la moyenne vallée du Rhône : l'Abri des Pêcheurs à Casteljau (Ardèche). In: *Congrès préhistorique de France, Montauban-Cahors, 1979*, Société préhistorique française, Paris: 182-188.
- Lhomme G., 2003. Archéologie et occupations humaines du dernier âge glaciaire à l'époque romaine. In: Holtof J.F. & Schnetzler J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian: 91-114.
- Lhomme G., 2008. Faunes, flores et climats à Païolive au Pliocène et au Pléistocène. *Cahiers de Païolive* 1: 23-66.
- Lhomme M. & Lhomme G., 1988. Inventaire des dolmens du canton des Vans. *Revue du Vivarais* 42: 257-272.
- Mandin J.P., 1990. *Essai de chorologie écologique sur la flore vasculaire du Vivarais méridional*. Thèse de doctorat d'écologie végétale de l'université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 229 p. + Annexes, 262 p.
- Massaoudi H., Falgueres C., Bahain J.J., Yokoyama Y. & Lhomme G., 1994. Datation d'ossements et de planchers stalagmitiques provenant de l'Abri des Pêcheurs (Ardèche) par la méthode des déséquilibres des familles de l'uranium (U-Th). *Quaternaire* 5: 79-83.
- Mauriès J.-P., 1983. Le genre *Galliocookia* Ribaut, 1954. Deux espèces nouvelles des grottes de l'Ardèche et du Gard (Myriapoda, Diplopoda, Polydesmida). *Bulletin de la société d'histoire naturelle de Toulouse* 119: 103-110.
- Mauriès J.-P., 1985. Polydesmide et craspedosomides cavernicoles nouveaux de France et du Maroc. *International Journal of Speleology* vol. 1984-1985: 51-62.
- Médail F., 2016. Biodiversité. In: Albera D., Crivello M. & Tozy M. (eds.), *Dictionnaire de la Méditerranée*.

- Actes Sud/Maison méditerranéenne des sciences de l'homme, Marseille: 172-180, pl. IV-V.
- Médail F. & Diadema K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333-1345.
- Médail F. & Myers N., 2004. Mediterranean Basin. In: Mittermeier A., Robles Gil P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoreaux J. & da Fonseca G.A.B. (eds.), *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX, Monterrey, Conservation International, Washington and Agrupación Sierra Madre, Mexico: 144-147.
- Médail F. & Quézel P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112-127.
- Médail F. & Quézel P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin : Setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13: 1510-1513.
- Mitchell N. & Buggey S., 2000. Protected landscapes and cultural landscapes: Taking advantage of diverse approaches. *The George Wright Forum* 17: 35-46.
- Mitchell N., Rössler M. & Tricaud P.M., 2011. *Paysages culturels du patrimoine mondial. Guide pratique de conservation et de gestion*. UNESCO, Paris, coll. « Cahiers du patrimoine mondial » n° 26, 136 p.
- Mittermeier R.A., Robles-Gil P. & Mittermeier C.G. (eds.), 1997. *Megadiversity. Earth's biologically wealthiest nations*. CEMEX/Agrupación Sierra Madre, Mexico, 501 p.
- Mittermeier R.A., Robles-Gil P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoreaux J. & da Fonseca G.A.B. (eds.), 2004. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX, Monterrey, Conservation International, Washington, and Agrupación Sierra Madre, Mexico City, 391 p.
- Mocochain L., Audra P., Clauzon G., Bellier O., Bigot J.Y., Parize O. & Monteil P., 2009. The effect of river dynamics induced by the Messinian Salinity Crisis on karst landscape and caves : Example of the Lower Ardèche river (mid Rhône valley). *Geomorphology* 106: 46-61.
- Molinier A., 1985. *Stagnations et croissance : Le Vivarais aux XVII^e-XVIII^e siècles*. Éditions de l'École des hautes études en sciences sociales, Paris, 499 p.
- Moncel M.H., 2008. Le point des recherches sur l'Abri des Pêcheurs (Ardèche). Des occupations néanderthaliennes dans un « fossé ». *Cahiers de Païolive* 1: 189-197.
- Montreuil O., Indary S. & Azar D., 2010. *Eupotosia mirifica koenigi* (Reitter, 1894), sous-espèce réhabilitée au Liban (Coleoptera, Cetoniidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 115: 393-395.
- Morin D. & Dayde-Fonda S., 2010. *Inventaire des insectes orthoptéroïdes du bois de Païolive et de ses environs (France : Ardèche, Gard) (Orthoptera, Ensifera, Caelifera, Dermaptera, Dictyoptera, Phasmoptera)*. Wwf France/Association Païolive, Lablachère, 21 p.
- Munoz F., 2004. *Vicia melanops* Sibth. Et Sm., adventice éphémère des gorges de Malleval (Loire, France). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 73: 205-208.
- Myers N., 1990. The biodiversity challenge: Expanded Hot-Spots analysis. *The Environmentalist* 10: 243-256.
- Naud G. & Reboulet S., 2008. Le stratotype de Berrias (Ardèche, France) : référence internationale de l'étage Berriasien. *Cahiers de Païolive* 1: 71-85.
- Nectoux D. 2003. Analyse géologique du site. In: Holtof J.F. & Schnetzler J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian: 23-33.
- Peris-Felipo F.J. & Aberlenc H.P., 2016. The genus *Dinotrema* Foerster, 1863, in the Païolive ecomplex caves (Southern France) (Hymenoptera, Bracnidae, Alysiniinae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 121(3): 309-312.
- Perroud L., 1884. Quelques herborisations dans l'Ardèche, la Drôme et les Bauges. *Annales de la Société botanique de Lyon* 11(1883): 95-132.
- Petit R. J., Brewer S., Bordács S., Burg K., Cheddadi R., Coart E., Cottrell J., Csaikl U. M., van Dam B., Deans J. D., Espinel S., Fineschi S., Finkeldey R., Glaz I., Goicoechea P.G., Jensen J. S., König A. O., Lowe A. J., Madsen S. F., Mátyás G., Munro R. C., Popescu F., Slade D., Tabbener H., de Vries S. G. M., Ziegenhagen B., de Beaulieu J.-L. & Kremer A., 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49-74.
- Philippe M. & Mosse P., 2003. La faune de la grotte Chauvet (Vallon-Pont-d'Arc, Ardèche) : présentation préliminaire paléontologique et taphonomique. *Paleo* 15: 123-140.
- Plieninger T., Höchtl F. & Spek T., 2006. Traditional land-use and nature conservation in European rural landscapes. *Environmental Science & Policy* 9: 317-321.
- Pons A. & Quézel P., 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. In: Gomez-Campo C. (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr W. Junk publishers, Dordrecht: 25-43.
- Pons A. & Thinin M. 1987. The role of fire from palaeoecological data. *Ecologia mediterranea* 13: 1-11.
- Puis H., 2010. *Étude des chiroptères de la Massane. Réserve naturelle de la Massane. Travaux 90*. Laboratoire Arago, Banyuls-sur-mer, 35 p. + 9 annexes.
- Puissant S., 2012. *Les cigales du bois de Païolive (Ardèche). Liste des espèces et données éco-éthologiques*. Wwf/EcoMed, Marseille, 38 p.
- Puissant S. & Sueur J., 2011. *Dimissalna*, a cicada genus that remained unnoticed in France (Insecta, Hemiptera, Cicadidae). *Annales de la Société entomologique de France* 47: 519-523.
- Quezel P. & Médail F., 2003. Que faut-il entendre par « forêts méditerranéennes » ? *Forêt méditerranéenne* 24: 11-31.
- Resco de Dios V., Fischer C. & Colinas C., 2007. Climate change effects on mediterranean forests and preventive measures. *New Forests* 33: 29-40.
- Réserve naturelle de la Massane, 2012. *La Massane, tour d'horizon 2012. Activités 2012 – Projets 2013*. Réserves naturelles catalanes, Prades, 14 p.
- Richard F., Millot S., Gardes M., & Selosse M.A., 2005. Diversity and specificity of ectomycorrhizal fungi retrieved from an old-growth Mediterranean forest dominated by *Quercus ilex*. *New Phytologist* 166: 1011-1023.
- Richard F., Roy M., Shahin O., Sthultz C., Duchemin M., Joffre R., & Selosse M.A., 2011. Ectomycorrhizal communities in a Mediterranean forest ecosystem dominated by *Quercus ilex* : seasonal dynamics

- and response to drought in the surface organic horizon. *Annals of Forest Science* 68: 57-68.
- Rossi M., Bardin P., Cateau E. & Vallauri D. 2013. *Forêts anciennes de Méditerranée et des montagnes limitrophes. Références pour la naturalité régionale*. Wwf-France, Marseille, 144 p.
- Rouvière M., 2008. La pierre sèche et la domestication de l'eau dans le Granzon. *Cahiers de Païolive* 1: 211-214.
- Roux C. & Gueidan C., 2002. Flore et végétation des lichens et champignon lichénicoles non lichénisés du massif de la Sainte-Baume. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence* 53: 123-150.
- Roux C. et al. 2014. *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine*. Association française de lichénologie/Éditions Henry des Abbayes, Fougères, 1525 p.
- Sautière C., Calmont B. & Coache A., 2012. *Amorcephala coronata* (Germar, 1817) : sa découverte en Ardèche et le point sur sa répartition en France (Coleoptera Brentidae). *L'Entomologiste* 68: 103-108.
- Schnetzler J. 2003. Cornillon et son mandement du XIV^e siècle à la Révolution française. In: Holtof J.F. & Schnetzler J. (eds.). *De Saint-Eugène en Païolive*, La Fontaine de Siloé, Montmélian: 127-138.
- Schnitzler A., 2008. La forêt ancienne de Païolive, joyau du patrimoine naturel méditerranéen français. *Cahiers de Païolive* 1: 253-254.
- Serban E. & Leclerc P., 1984. Cinq taxa nouveaux des Bathynellidés de France (Bathynellacea, Podophallocarida, Malacostraca). *Travaux de l'Institut de spéologie Émile Racovitz* 23: 7-18.
- Sirami C., Nespoulous A., Cheylan J.P., Marty P., Hvenegaard G.T., Geniez P., Schatz B. & Martin J.L., 2010. Long-term anthropogenic and ecological dynamics of a Mediterranean landscape: Impacts on multiple taxa. *Landscape and Urban Planning* 96: 214-223.
- Studlar S.M., Fuselier L. & Clark P., 2015. Tenacity of bryophytes and lichens on sandstone cliffs in West Virginia and relevance to recreational climbing impacts. *Evansia* 32: 121-135.
- Tallon G., 1954. Contribution à la flore du sud de l'Ardèche. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 23: 169-170.
- Tassi F., Aberlenc H.P., Rasplus J.Y., Curletti G., Dutto M., Genson G. & Lemperiere G., 2004. *Eupotosia mirifica*, la grande Cétoine bleue, joyau menacé du patrimoine naturel européen. Propositions pour la protection de l'espèce et de ses biotopes (Coleoptera Cetoniidae Cetoniinae). *Lambillionea* 104 (supplément): 1-32.
- Tauzin P., 2005. Éthologie et distribution de *Cetonischema aeruginosa* Drury, 1770 en France (Coleoptera, Cetoniidae, Cetoniinae, Cetoniini). *Cetoniimania* 1: 9-30.
- Tauzin P., 2006. Éthologie et chorologie de *Protaetia (Liocola) lugubris* Herbst 1786 en France (Coleoptera, Cetoniidae, Cetoniini). *Cetoniimania* 1-2: 4-38.
- Tauzin P., 2007. Chorologie et étho-écologie de *Protaetia (Potosia) fieberi* Kraatz 1880 en France (Coleoptera, Cetoniidae, Cetoniini). *Cetoniimania* 3-4: 115-146.
- Thiel H. & Spribille T., 2007. Lichens and bryophytes on shaded sandstone outcrops used for rock climbing in the vicinity of Göttingen (Southern Lower Saxony, Germany). *Herzogia* 20: 159-177.
- Triat-Laval H., 1978. *Contribution pollenanalytique à l'histoire Tardiglaciaire et Postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône*. Thèse de doctorat d'État de l'université d'Aix-Marseille III, 343 p.
- Ulrich W., Sachanowicz K. & Michalak M., 2007. Environmental correlates of species richness of European bats (Mammalia: Chiroptera). *Acta Chiropterologica* 9: 347-360.
- Underwood E.C., Viers J.H., Klausmeyer K.R., Cox R.I. & Shaw R., 2009. Threats and biodiversity in the Mediterranean biome. *Diversity and Distributions*, 15: 188-197.
- Vallauri D. & Baret J., 2008. Naturalité et biodiversité à Païolive. *Cahiers de Païolive* 1: 11-18.
- Vernet J.-L., 1986. Travertins et végétations holocènes méditerranéennes. In: *Méditerranée*, troisième série, tome 57, 1-2-1986. *Travertins LS et évolution des paysages holocènes dans le domaine méditerranéen*: 25-29.
- Vogt-Schilb H. 2014. *Dynamique temporelle multi-échelle et structuration spatiale des communautés méditerranéennes : le cas des orchidées et des champignons ectomycorhiziens comme modèles contrastés et dépendants d'interactions*. Thèse de doctorat de l'université de Montpellier, 288 p.
- Wiénin M., 2008. Découverte d'un gastéropode endémique des eaux souterraines de Païolive : *Palacanthilhiopsis ? margritae* Boeters, H.D. & Falkner, G., 2003. *Cahiers de Païolive* 1 : 169-172.
- Wiénin M., 2016. Une faune exceptionnelle et peu connue : les gastéropodes stygobies. *Cahiers de Païolive* 2 : 63-64.