

HIÉRARCHISATION DES PRIORITÉS POUR UN PLAN D'ACTION POUR LA FLORE
PROTÉGÉE DU TERRITOIRE DU PARC NATIONAL DES PYRÉNÉESYoann FOULON^{1,2}, Perrine GAUTHIER^{1*}, Olivier JUPILLE² & John D. THOMPSON¹

SUMMARY.— *Hierarchization of priorities for an action plan for the protected flora in the Pyrenees National Park.*— In this paper we adapt a recently developed objective framework to assess which species may require monitoring, vigilance or enhanced prospection for the protected flora (124 taxa) present in the Pyrenees National Park (France). The method is based on three criteria : regional responsibility, local rarity and habitat vulnerability. The first two criteria were quantified by adapting classes according to previous work. The vulnerability criterion was quantified using three main parameters : the priority and conservation status of the habitat of each species combined with the proportion of known occurrences of the species in the « adhesion » area of the park which is not subject to regulatory control. Each species was ranked within a hierarchy developed in collaboration with the different park staff which allowed precise taxa to be selected for monitoring, vigilance and prospection.

RÉSUMÉ.— L'objectif de ce travail est de proposer une hiérarchisation des priorités pour la flore protégée du Parc national des Pyrénées (PNP). Une méthodologie objective basée sur trois critères, la responsabilité patrimoniale des taxons, leur rareté locale et la vulnérabilité de leur habitat, a donc été appliquée aux 124 taxons protégés présents sur ce territoire. Nous avons classé les taxons en adaptant les critères de responsabilité patrimoniale et de rareté au contexte biogéographique du PNP. Pour la vulnérabilité des habitats, nous avons mené un travail approfondi afin de quantifier ce critère en tenant compte de la priorité des habitats, de leur état de conservation et de la proportion de stations dans l'Aire Optimale d'Adhésion. Le renseignement de ces critères a permis d'élaborer une hiérarchisation qui, après avis des agents du PNP, met en évidence les taxons les plus pertinents en termes de suivis, de veille ou de prospection.

En France, les Parcs nationaux et en particulier leurs zones cœurs sont des territoires disposant d'une réglementation stricte avec pour objectif premier de « mener une politique exemplaire et intégrée de protection et de gestion de la biodiversité » (Lefebvre & Moncorps, 2010, p. 19). Du point de vue des activités scientifiques, les Parcs nationaux assurent des missions de connaissance ciblées sur le patrimoine animal et végétal.

Au début des années 2000, le Parc National des Pyrénées (PNP) a ainsi développé un programme flore visant l'amélioration des connaissances scientifiques de son patrimoine floristique. Une cinquantaine d'espèces prioritaires inscrites au Livre rouge de la flore menacée de France, bénéficiant pour certaines d'un statut de protection ou visées par des textes internationaux (protection nationale, Convention de Berne, Directive Habitats) ont été définies.

¹ UMR 5175 Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 1919 route de Mende, F-34293 Montpellier cedex 5

² Parc National des Pyrénées, 2, rue du IV Septembre, F-65000 Tarbes

* Auteur pour correspondance : perrine.gauthier@cefe.cnrs.fr

L'objectif principal était d'acquérir des connaissances sur leur répartition, de dénombrer leurs populations, d'identifier leur biotope et d'évaluer leur vulnérabilité à de potentielles menaces (Valadon, 2003). Enfin, des suivis démographiques ont été mis en place pour étudier la dynamique des populations d'une partie de ces espèces dans le but, si nécessaire, de mettre en œuvre des mesures de gestion conservatoire. Dix ans après le lancement du programme flore et dans le cadre de la poursuite des inventaires et des suivis, il convient de réévaluer le choix des espèces sur lesquelles ont porté les premiers travaux et de hiérarchiser les espèces en termes de conservation et de gestion.

Le territoire du PNP couvre 252 059 ha, cœur et Aire Optimale d'Adhésion (AOA) inclus dans le massif des Pyrénées. Sur l'ensemble du massif des Pyrénées, la diversité floristique a été estimée à environ 2500 espèces (<http://www.parcsnationaux.fr>). Cette richesse des flores locales en France (Bioret & Muller, 1999 ; Largier & Malengreau, 2008 ; Gauthier *et al.*, 2010) nécessite des choix basés sur des critères objectifs pour lesquels on peut facilement comparer les espèces. Malgré l'importance internationale des catégories développées par l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature pour quantifier le risque d'extinction (UICN, 2003, 2011), la notation des espèces végétales selon ces catégories reste difficile en raison d'un déficit de données sur la démographie de la plupart des plantes, du caractère souvent très limité et fragmentaire des connaissances et des contraintes pratiques (temps et moyens financiers). De plus, risque d'extinction et priorités pour la conservation basées sur la confrontation de critères différents ne sont pas toujours assimilables (voir Gauthier *et al.*, 2010). Pour être objective, une méthode visant à définir des priorités de conservation doit être applicable à toutes les espèces concernées, adaptable à différentes échelles spatiales et basée sur un petit nombre de critères pour lesquels on peut obtenir des données fiables (Schmeller *et al.*, 2008a, b).

Gauthier *et al.* (2010) ont présenté une méthode objective et simple pour établir des priorités de conservation pour la flore au niveau régional et sur des territoires plus restreints, sur la base de trois critères. Le premier critère concerne la responsabilité patrimoniale du territoire pour chaque taxon. Il s'agit d'un critère biogéographique qui rend compte de la variation de la distribution d'une espèce à deux échelles spatiales. Il correspond à la proportion de la surface occupée par une espèce sur le territoire d'étude divisée par la surface occupée par cette même espèce sur un territoire de référence (Olivier *et al.*, 1995). Plus cette proportion est forte, plus la responsabilité patrimoniale du territoire concerné pour la conservation du taxon est engagée. Le deuxième critère, la rareté locale, rend compte de l'abondance locale et peut être renseigné par le nombre de stations (populations) d'une espèce, le nombre de pointages ou simplement le nombre d'individus dans la zone d'étude. Enfin, le troisième critère concerne la vulnérabilité de l'habitat de l'espèce ce qui constitue, pour certains auteurs, le critère principal pour déterminer des objectifs de gestion et de conservation (Larrère, 2000 ; Regan *et al.*, 2008). Il s'agit aussi, parmi les trois critères, du plus difficile à renseigner de manière systématique et objective pour les espèces végétales (Gauthier *et al.*, 2010). Ce critère apporte des informations sur la fragilité des populations de l'espèce liée à la probabilité de perte ou de modification de son habitat.

L'objectif du travail présenté ici est de proposer une hiérarchisation des priorités pour la flore protégée du PNP qui permette de cibler les espèces présentant un intérêt élevé pour la mise en place de suivis de leurs populations, pour la poursuite de prospections et d'inventaires de leur distribution ou pour une surveillance globale de leurs stations existantes. Dans cette étude, nous proposons de renseigner les critères de responsabilité, de rareté et de vulnérabilité en les adaptant au contexte biogéographique du PNP. Pour le critère de vulnérabilité de l'habitat, nous avons mené un travail approfondi afin de le quantifier de la manière la plus objective et complète possible. Pour ce faire nous proposons une méthode basée sur trois paramètres : le statut de l'habitat (prioritaire ou non selon la Directive Habitats de l'UE), son état de conservation et une des spécificités du territoire du Parc national qui se compose de deux zones (cœur et AOA) à niveaux de protection différents.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

QUANTIFICATION DES TROIS CRITÈRES

Dans le cadre du programme flore du PNP qui a duré de 2000 à 2010, 124 taxons (espèces et sous-espèces) ont été identifiés au sein de la flore recensée dans le Parc en se cantonnant aux espèces protégées au niveau national en France et inscrites sur le livre rouge tome 1 (Olivier *et al.*, 1995) ou inscrites sur des listes internationales (Directive Habitats annexes 2-4-5, convention de Berne, etc.). Parmi ces dernières, celles qui ne bénéficiaient pas d'une protection nationale ont pu, par la suite, être inscrites sur les listes d'espèces protégées pour les régions Midi Pyrénées et Aquitaine. Ces taxons comptent 104 espèces et 20 sous-espèces appartenant à 44 familles différentes ; 37 taxons sont protégés au niveau national et 87 au niveau régional, dont 39 en Midi-Pyrénées, 36 en Aquitaine et 12 dans les deux régions. L'objectif de cette première liste d'espèces pour le PNP était de faire le point sur les taxons qui correspondent à des priorités ou des engagements au niveau national ou international (G. Largier, comm. pers.) aussi, de 2000 à 2010, un effort de prospection important a été porté sur ces taxons.

Pour établir des priorités parmi ces 124 taxons protégés identifiés sur le territoire du PNP, chacun des trois critères (responsabilité patrimoniale, rareté locale et vulnérabilité de l'habitat) a été renseigné pour chaque taxon sur un score de 1 (minimum) à 5 (maximum) sur la base des données disponibles. Les étapes de la méthode sont récapitulées dans la figure 1.

La responsabilité patrimoniale

Pour la responsabilité patrimoniale, il s'agit de calculer le degré de responsabilité du territoire du PNP au regard du taxon considéré. Nous avons renseigné ce critère biogéographique à partir de deux informations. Premièrement, nous avons classé les taxons selon la catégorisation établie en 2004 par le Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées (CBNPMP) pour constituer la liste d'espèces végétales pour une protection régionale en Midi-Pyrénées (Largier, 2004) et pour la modernisation des ZNIEFF en Midi-Pyrénées, c'est-à-dire selon dix groupes « biogéographiques » pour les espèces du massif des Pyrénées (Tab. I).

Deuxièmement, nous avons synthétisé les informations à la base de ce classement afin de ranger les 124 taxons dans quatre groupes biogéographiques en fonction de leur distribution avec un degré de responsabilité patrimoniale qui diminue avec le degré d'endémisme (Tab. II). Pour distinguer les enjeux les plus forts, parmi les 42 taxons endémiques des Pyrénées seulement ou des Pyrénées et des monts Cantabriques, nous avons ensuite quantifié le nombre d'entités administratives (EA) où chaque taxon est présent. Pour les taxons endémiques des Pyrénées, ce nombre est attribué en fonction du nombre de départements, parmi les cinq départements français dont une partie du territoire se trouve dans le massif des Pyrénées, où chaque taxon a été observé. Pour les taxons endémiques des Pyrénées et présents aussi dans les monts Cantabriques, cette notation est simplement EA = 1 + le nombre de présences dans les départements français du massif des Pyrénées.

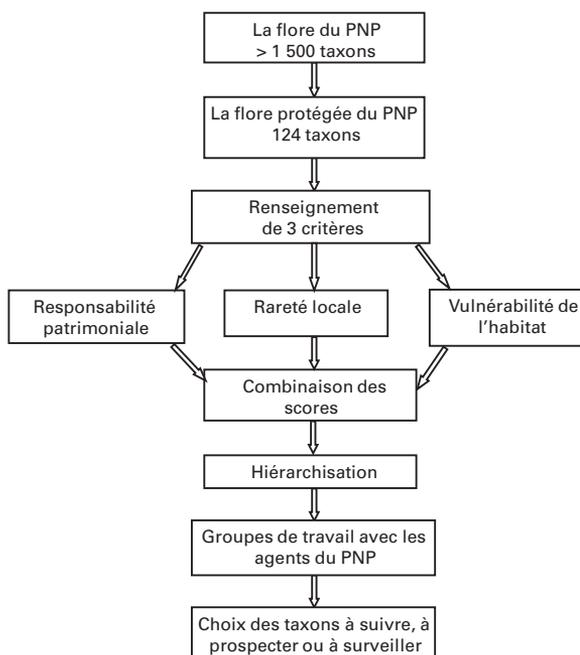


Figure 1.— Schéma des différentes étapes de la méthode de hiérarchisation.

TABLEAU I

Distribution des 124 taxons protégés du territoire du PNP dans les 10 catégories (A2 à E12) de chorologies établies par le CBNPMP (Largier et al., 2004)

Catégorie	Définition	Chorologie	Nombre de taxons
A2	Endémiques des Pyrénées	Pyrénéen	32
B3	Sub-endémiques des Pyrénées	Pyrénéo-cantabrique	10
		Pyrénéo-Ibérique	4
		Orophyte européen	1
B4	Taxons dont l'aire est disjointe	Orophyte européen	3
C5	Taxons occitano-catalans, endémiques français, ibéro-occitans	Ibéro-occitan	2
C6	Taxons orophytes présents dans peu de massifs	Orophyte européenne	2
C7	Taxons orophytes présents dans de nombreux massifs	Orophyte méditerranéen	1
		Orophyte européenne	5
C8	Taxons dont l'aire principale est étendue à de vastes territoires	Boréo alpin	8
		Artico Alpin	3
		Boréo sub-alpin	10
D10	Taxons à affinités méditerranéenne, eu-méditerranéenne, eu-atlantique en limite d'aire et/ ou isolats	Méditerranéen	3
		Orophyte européenne	1
		Atlantique	2
		Laté méditerranéen	1
D11	Autre taxons en limite d'aire ou isolats	Eurosibérien	1
		Eurasiatique	1
		Circumboréal	4
		Européen	4
		Orophyte Euro-africain	1
		Orophyte Européen	2
		Atlantique	1
E12	Autres taxons	Atlantico méditerranéen	2
		Laté atlantique	2
		Laté méditerranéen	2
		Eurosibérien	3
		Cosmopolite	1
		Circumboréal	3
		Européen	7
		Holarctique	2

La rareté locale

Ce critère exprime l'abondance relative des 124 taxons sur le territoire du PNP en fonction du nombre de mailles occupées sur ce territoire. Les données sur la répartition des taxons sont issues des bases de données du CBNPMP et du PNP. Le nombre de mailles étant assimilé au nombre de stations, une analyse préliminaire à deux échelles 100 m x 100 m et 500 m x 500 m sur les 124 taxons, et plus approfondie sur l'Aster des Pyrénées a montré que l'échelle la plus adaptée pour quantifier l'abondance en fonction du nombre de stations occupées est la maille de 500 m x 500 m. En effet, pour les espèces végétales (herbacées et petits ligneux) une échelle plus petite aurait tendance à surestimer le nombre de stations à l'échelle du territoire d'étude et une échelle plus grande à sous-estimer le nombre de stations. Cette échelle de quadrillage donne un total d'environ 10 000 mailles sur le territoire du PNP.

TABLEAU II

Répartition des 124 taxons protégés du territoire du PNP dans les 5 classes de responsabilité patrimoniale, rareté locale et vulnérabilité de l'habitat. La responsabilité patrimoniale est quantifiée en fonction de la chorologie (codes selon Tab. I) et, pour les espèces endémiques, du nombre d'entités administratives occupées, les monts de Cantabriques étant considérés comme une entité administrative (nr : non renseigné). La vulnérabilité d'habitat est fonction de la somme des notes aux trois paramètres de vulnérabilité d'habitat (voir Tab. III)

Classe	Responsabilité patrimoniale		Rareté locale			Vulnérabilité de l'habitat	
	Chorologie	Nombre d'entités administratives	Nombre de taxons	Nombre de mailles	Nombre de taxons	Somme des notes	Nombre de taxons
5	Endémiques des Pyrénées (A2) ou des Pyrénées et des Monts Cantabriques (B3)	1 ou 2	25	1	19	[4,5 – 5]	6
4	Endémiques des Pyrénées (A2) ou des Pyrénées et des Monts Cantabriques (B3)	3 à 6	17	2 - 3	25	[3,5 – 4,5]	44
3	Orophytes dans très peu de massifs (autres B3 à C6)	nr	12	4-10	29	[2,5 – 3,5]	25
2	Orophytes plus étendus (C7 et C8)	nr	27	11-30	25	[1,5 – 2,5]	42
1	Cosmopolites (D10 à E12)	nr	43	31-200	26	[1-1,5]	7

La vulnérabilité de l'habitat

Ce critère exprime, pour chaque taxon, le risque de perte de populations suite à la disparition ou à la dégradation de l'habitat. Avant toute chose, il était nécessaire de décrire l'habitat de chaque taxon. Certains taxons ayant un caractère ubiquiste en termes d'occupation d'habitats, nous avons décidé d'identifier les types d'habitats où ils sont le plus fréquemment décrits en se limitant à quatre habitats par taxon. Pour les 54 taxons dont le nom figurait directement dans le manuel d'interprétation des habitats de l'Europe des 27 (European Commission, 2007) ou dans les Cahiers d'habitats (Bensettiti *et al.*, 2001, 2002, 2004a, b, 2005), il était simple de leur attribuer un nom et un code d'habitat selon la typologie Natura 2000, en contrôlant, néanmoins, la présence de l'habitat en question sur le territoire du PNP. Pour les 70 taxons dont le nom n'était pas cité dans les ouvrages mentionnés précédemment, nous nous sommes référés aux descriptions détaillées figurant dans trois ouvrages : « La grande flore illustrée des Pyrénées » (Saulé, 2005), le « Guide des plantes protégées de Midi-Pyrénées » (CBNPMP, 2010), la « Baseflor » (Julve, 1999) ou le site internet TelaBotanica (<http://www.tela-botanica.org/site:botanique>). Là encore, la présence effective dans le territoire du PNP des types d'habitats concernant chaque taxon était contrôlée. Le critère vulnérabilité a ensuite été renseigné avec trois paramètres.

– Le niveau de priorité de l'habitat de chaque taxon :

Un premier élément de la vulnérabilité peut être estimé en utilisant les critères de protection des sites du réseau Natura 2000, 60 % du territoire total du PNP étant classé en Site d'Intérêt Communautaire (54 % de l'AOA et 89 % du cœur). Le critère d'« habitat prioritaire » de la Directive Habitats Faune Flore (Conseil de la CEE, 1992) est utilisé pour désigner des habitats « en danger de disparition dans leur aire de répartition naturelle », présentant « une aire de répartition naturelle réduite par suite de leur régression ou en raison de leur aire intrinsèquement restreinte » ou constituant « des exemples remarquables de caractéristiques propres à l'une ou à plusieurs des six régions biogéographiques ». Comme tous les habitats de la Directive Habitats, ceux qui sont prioritaires sont la cible d'une gestion conservatoire programmée dans les Documents d'Objectif (DOCOB). Ils bénéficient, en plus, d'obligations (financière, de gestion, d'évaluation, etc.) de la part l'Europe et des états membres. L'état de priorité est directement indiqué dans les Cahiers d'habitats (Bensettiti *et al.*, 2001, 2002, 2004a, b, 2005). À partir de cette information nous avons attribué une note de 1 pour les habitats classés comme non prioritaires et de 2 pour les habitats prioritaires (Tab. III).

– L'état de conservation de l'habitat de chaque taxon :

Une deuxième information pouvant contribuer à l'analyse de la vulnérabilité concerne l'état de conservation des habitats des taxons. La première évaluation des habitats du réseau Natura 2000 a été finalisée en 2007 (European Commission, 2005). Un site Internet du réseau Natura 2000 (<http://bd.eionet.europa.eu/article/17/habitatsreport>) informe ainsi de l'état de conservation des habitats selon trois niveaux : défavorable, peu favorable et favorable, dans six régions biogéographiques pour la France. On considère ici que plus l'état de conservation est défavorable plus la vulnérabilité de l'habitat du taxon est importante. En utilisant l'évaluation réalisée sur le territoire biogéographique alpin pour la France, nous avons ainsi attribué un score de 0 pour les habitats à état de conservation favorable, 1 pour les habitats en état de conservation peu favorable et 2 pour les habitats en état de conservation défavorable (Tab. III).

Pour ces deux premiers paramètres, lorsqu'un taxon était signalé dans plusieurs habitats avec des niveaux de priorité et des états de conservation contrastés, nous avons quantifié la moyenne des scores obtenus dans les différents habitats. Par exemple, *Gentianella hypericifolia* était signalée dans deux habitats : les pelouses pyrénéennes siliceuses à *Festuca eskia* (code 6140) et les formations herbeuses à *Nardus* (code 6230*). Le premier était non prioritaire et en état de conservation favorable alors que le second était prioritaire et en état de conservation défavorable. Pour *Gentianella hypericifolia*, les scores obtenus étaient donc $(1 + 2) / 2 = 1,5$ pour le niveau de priorité et $(0 + 2) / 2 = 1$ pour l'état de conservation.

TABLEAU III

Notation des trois paramètres utilisés pour renseigner le critère de vulnérabilité de l'habitat (priorité de l'habitat selon le classement de la Directive habitats, état de conservation et proportion de mailles dans l'AOA). La note totale est ensuite utilisée pour attribuer chaque taxon à une classe pour le critère vulnérabilité d'habitat (voir Tab. IV)

Priorité de l'habitat	Note	Etat de conservation	Note	Présence dans AOA et / ou cœur	Note	Note totale
Prioritaire	2	Défavorable	2	AOA	1	5
	2		2	AOA et Cœur	0,5	4,5
	2		2	Cœur	0	4
	2	Peu favorable	1	AOA	1	4
	2		1	AOA et Cœur	0,5	3,5
	2		1	Cœur	0	3
	2	Favorable	0	AOA	1	3
	2		0	AOA et Cœur	0,5	2,5
	2		0	Cœur	0	2
Non-prioritaire	1	Défavorable	2	AOA	1	4
	1		2	AOA et Cœur	0,5	3,5
	1		2	Cœur	0	3
	1	Peu favorable	1	AOA	1	3
	1		1	AOA et Cœur	0,5	2,5
	1		1	Cœur	0	2
	1	Favorable	0	AOA	1	2
	1		0	AOA et Cœur	0,5	1,5
1		0	Cœur	0	1	

La proportion de mailles occupées par chaque taxon dans l'AOA

Pour estimer la vulnérabilité sur le territoire du PNP, il est important de reconnaître la distinction entre les deux grandes zones qui le constituent, le cœur et l'aire optimale d'adhésion. Le cœur du PNP et les Réserves Naturelles Nationales (situées dans l'AOA) disposent d'une réglementation concernant la protection du patrimoine naturel. Dans l'AOA la charte stipule que les communes concourent à la protection du patrimoine du cœur tout en ayant vocation à maintenir des formes traditionnelles d'usages et d'occupation des sols. Dans l'AOA, la conservation de la biodiversité s'opère uniquement via des contrats (qui peuvent aussi être mis en place dans le cœur). L'AOA constitue donc un territoire fréquenté où coexistent divers usages qui peuvent, dans certaines conditions, constituer une menace pour la biodiversité (sur-fréquentation, surpâturage, fermeture du milieu, drainage, etc.) ou, au contraire, entretenir certains habitats (pâturage) et participer à sa conservation. Cette différence de niveau de protection entre le cœur et l'AOA est néanmoins à nuancer. Dans l'AOA, les pressions sont globalement plus fortes à basse et moyenne altitude mais peuvent aussi s'exercer localement dans certains secteurs de haute altitude où sont réalisés de grands aménagements touristiques. Certaines parties du cœur peuvent aussi subir des pressions touristiques ou pastorales intenses. On considère ici que les stations des taxons sont néanmoins, en général, plus vulnérables dans l'AOA que dans le cœur. Nous avons attribué un score de 0 pour les taxons présents uniquement dans le cœur, 1 pour les taxons qui sont présents uniquement dans l'AOA et 0,5 pour ceux qui se développent dans les deux zones (Tab. III). Comme ce paramètre dépend de l'état de connaissance des taxons et peut être influencé par des biais de prospection, nous avons volontairement limité ses valeurs à un maximum de 1 afin de ne pas donner trop d'importance à sa contribution à la note finale du critère de vulnérabilité de l'habitat.

Enfin, nous avons combiné les notes des trois paramètres afin d'établir cinq classes, c'est-à-dire une note comprise entre 1 et 5 pour le critère vulnérabilité (Tab. II & III).

HIÉRARCHISATION DES CRITÈRES ET DES TAXONS

Une fois renseignés pour les trois critères, les taxons peuvent être hiérarchisés. Pour le PNP, la priorité a été donnée au critère de responsabilité patrimoniale (RP) qui constitue, pour les agents du parc, le premier niveau de la hiérarchisation, suivi par le critère de rareté locale (RL) puis le critère de vulnérabilité de l'habitat (VH) (Tab. IV).

Lors de groupes de discussion avec les agents des différents secteurs du parc, un avis concernant chacun des taxons a été renseigné (Tab. V). Cet avis fournit une base pour identifier les taxons pour lesquels il sera difficile d'envisager la mise en place de suivis du fait de différentes lacunes : manque de connaissances, difficultés d'identification ou difficultés d'accès aux sites. Cet avis a aussi permis d'identifier d'autres taxons potentiellement à retenir pour des suivis mais qui sont classés plus bas dans la hiérarchie en fonction de plusieurs critères : suivis déjà en place, lien avec une problématique de gestion importante pour le PNP, taxons de la Directive Habitats pour lesquels la connaissance doit alimenter l'évaluation de l'état de conservation des habitats ou encore taxons faisant l'objet de programmes de conservation ou de recherche.

TABLEAU IV

Les 124 taxons avec leurs notes pour les trois critères et hiérarchisés dans l'ordre suivant : $RP > RL > VH$. Statut : Statut de protection avec DH : Directive Habitat, N : Protection Nationale, Aq : Protection en région Aquitaine, MP : Protection en région Midi-Pyrénées ; Cat : Catégories de chorologie (d'après Largier et al., 2004) ; EA : nombre d'entités administratives ; Ma : Nombre de mailles ; P : Priorité ; EC : Etat de conservation ; Loc : Localisation

Taxons	Statut	Responsabilité patrimoniale			Rareté locale		Vulnérabilité de l'habitat				
		Cat	EA	Note	Ma	Note	P	EC	Loc	Note	Rang
<i>Globularia gracilis</i> Rouy & J. Richter	MP/Aq	A2	2	5	3	4	1,5	1	1	4	1
<i>Pimpinella siifolia</i> Leresche	N	B3	2	5	3	4	1,5	0,75	1	3	2
<i>Cerintho glabra</i> Miller ssp. <i>pyrenaica</i> (Arvet-Touvet) Kerguélen	MP	A2	2	5	3	4	1	1	1	3	2
<i>Papaver lapeyrousianum</i> Greuter & Burdet ssp. <i>endressii</i> (Ascherson) Greuter & Burdet	MP	A2	1	5	2	4	1	0	0	1	4
<i>Rumex aquitanicus</i> Rech. fil.	Aq	B3	2	5	8	3	1	2	0,5	4	5
<i>Gentiana clusii</i> Perr. & Song. ssp. <i>pyrenaica</i> Vivant	MP	A2	2	5	5	3	1	0,67	1	3	6
<i>Saxifraga pubescens</i> Pourret ssp. <i>pubescens</i>	MP	A2	1	5	4	3	1	1	0,5	3	6
<i>Androsace cylindrica</i> DC. ssp. <i>cylindrica</i>	DH/N	A2	1	5	4	3	1	1	0	2	8
<i>Agrostis truncatula</i> Parl	MP/Aq	B3	2	5	4	3	1	0	1	2	8
<i>Borderea pyrenaica</i> (Gren.) Miègeville	N	A2	1	5	10	3	1	0	0,5	2	8
<i>Thymelaea ruizii</i> Loscos ex Casav.	N	B3	2	5	28	2	1,5	2	0,5	4	11
<i>Aster pyrenaicus</i> DC.	DH/N	B3	2	5	15	2	1	1,5	0,5	3	12
<i>Cirsium glabrum</i> DC.	MP/Aq	A2	2	5	27	2	1	1	0,5	3	12
<i>Pinguicula longifolia</i> Ramond ex DC. ssp. <i>longifolia</i>	MP	A2	2	5	11	2	1	1	0	2	14
<i>Vicia argentea</i> Lapeyr.	N	A2	1	5	12	2	1	0	0,5	2	14
<i>Minuartia cerastiifolia</i> (Ramond ex DC.) Graebner	MP	A2	2	5	15	2	1	0	0,5	2	14
<i>Erodium manescavii</i> Cosson	N	A2	2	5	47	1	1	2	1	4	17
<i>Aconitum variegatum</i> L. ssp. <i>pyrenaicum</i> Vivant	MP/Aq	A2	2	5	91	1	1	2	0,5	4	17
<i>Cirsium carniolicum</i> Scop. ssp. <i>rufescens</i> (Ramond ex DC.) P. Fourn.	MP/Aq	A2	2	5	42	1	1	1	0,5	3	19
<i>Petrocoptis pyrenaica</i> (J.P. Bergeret) A. Braun ex Walp	MP	A2	2	5	50	1	1	1	0,5	3	19
<i>Androsace cylindrica</i> DC. ssp. <i>hirtella</i> (Dufour) Greuter & Burdet	DH/N	A2	2	5	78	1	1	1	0,5	3	19
<i>Lithospermum gastonii</i> Bentham	N	A2	1	5	53	1	1	0,33	0,5	2	22
<i>Androsace pyrenaica</i> Lam.	DH/N	A2	1	5	100	1	1	0,33	0,5	2	22
<i>Androsace ciliata</i> DC.	MP	A2	2	5	54	1	1	0	0,5	2	22
<i>Iberis bernardiana</i> Godron & Gren.	MP/Aq	A2	2	5	79	1	1	0	0,5	2	22
<i>Carex depressa</i> Link ssp. <i>depressa</i>	MP/Aq	A2	3	4	3	4	1,67	2	1	5	26
<i>Gentianella hypericifolia</i> (Murb.) Pritchard	MP	A2	3	4	4	3	1,5	1	0	3	27
<i>Erodium glandulosum</i> (Cav.) Willd.	MP	B3	4	4	7	3	1	0	1	2	28
<i>Thymelaea tinctoria</i> (Pourret) Endl. ssp. <i>nivalis</i> (Ramond) Nyman	MP	A2	4	4	10	3	1	0	0,5	2	28
<i>Scrophularia pyrenaica</i> Bentham	PN	A2	4	4	22	2	1	2	0,5	4	30
<i>Seseli nanum</i> Dufour	MP	A2	4	4	11	2	1	0,5	0,5	2	31

<i>Festuca borderei</i> (Hackel) K. Richter	MP	A2	4	4	13	2	1	0,5	0,5	2	31
<i>Geranium cinereum</i> Cav.	N	A2	3	4	15	2	1	0	1	2	31
<i>Nothobartsia spicata</i> (Ramond) Bolliger & Molau	N	B3	3	4	16	2	1	0,75	0,5	2	31
<i>Myosotis corsicana</i> (Fiori) Grau ssp. <i>pyrenaearum</i> S. Blaise & Kerguélen	MP	A2	4	4	12	2	1	0	0,5	2	31
<i>Viola diversifolia</i> (Ging.) W. Becker	MP	A2	3	4	20	2	1	0	0,5	2	31
<i>Saponaria caespitosa</i> DC.	MP	B3	3	4	24	2	1	0	0,5	2	31
<i>Leucanthemum maximum</i> (Ramond) DC.	Aq	B3	6	4	31	1	1,5	2	1	5	38
<i>Armeria pubinervis</i> Boiss.	N	B3	3	4	199	1	1,5	1	0,5	3	39
<i>Stemmacantha centauroides</i> (L.) Dittr.	Aq	A2	4	4	42	1	1	1	0,5	3	39
<i>Thalictrum macrocarpum</i> Gren.	MP	A2	3	4	77	1	1	0,33	0,5	2	41
<i>Saxifraga pubescens</i> Pourret ssp. <i>iratiana</i> (F.W. Schultz) Engler & Irmscher	MP	A2	5	4	120	1	1	0,33	0,5	2	41
<i>Iberis carnosa</i> Willd.	MP/Aq	B3		3	1	5	1	0,33	1	2	43
<i>Androsace helvetica</i> (L.) All.	N	C6		3	3	4	1	1	0,5	3	44
<i>Campanula speciosa</i> Pourret ssp. <i>speciosa</i>	Aq	C5		3	3	4	1	0,5	1	3	44
<i>Globularia cordifolia</i> L.	MP	B4		3	3	4	1	0,33	0,5	2	46
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC.	Aq	C5		3	2	4	1	0	1	2	46
<i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) L.C.M. Richard	MP	B4		3	6	3	1,25	1,75	0,5	4	48
<i>Festuca altopyrenaica</i> Fuente García & Ortúñez Rubio	Aq	B3		3	8	3	1	0,5	0,5	2	49
<i>Papaver aurantiacum</i> Loisel. [1809]	MP	C6		3	9	3	1	0	0,5	2	49
<i>Cochlearia pyrenaica</i> DC.	MP	B3		3	26	2	2	2	0	4	51
<i>Draba dubia</i> Suter ssp. <i>laevipes</i> (DC.) Br.-Bl.	MP	B3		3	12	2	1	0,33	0,5	2	52
<i>Plantago monosperma</i> Pourret	MP	B3		3	22	2	1	0	0,5	2	52
<i>Adonis pyrenaica</i> DC.	N	B4		3	31	1	1	0,5	0,5	2	54
<i>Saxifraga media</i> Gouan	MP	C7		2	1	5	1	0,33	1	2	55
<i>Drosera longifolia</i> L.	N	C8		2	2	4	1,33	2	1	4	56
<i>Carex bicolor</i> All.	N	C8		2	2	4	2	2	0	4	56
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	MP	C8		2	2	4	1,5	2	0,5	4	56
<i>Subularia aquatica</i> L.	MP	C8		2	3	4	1	1,5	1	4	56
<i>Legousia scabra</i> (Lowe) Gamisans	N	C7		2	3	4	1,5	1	1	4	56
<i>Salix daphnoides</i> Vill.	MP	C8		2	2	4	1	1,33	1	3	61
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel	MP	C8		2	2	4	1	1	1	3	61
<i>Epipogium aphyllum</i> Swartz	N	C8		2	2	4	1	1	1	3	61
<i>Saponaria bellidifolia</i> Sm.	N	C7		2	2	4	1	0	0,5	2	64
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	MP	C8		2	9	3	1,33	1,67	0,5	4	65
<i>Isoëtes lacustris</i> L.	N	C8		2	4	3	1	1,5	1	4	65
<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	Aq	C7		2	9	3	1	1	0,5	3	67
<i>Doronicum austriacum</i> Jacq.	Aq	C7		2	6	3	1	1	1	3	67
<i>Circaea alpina</i> L. ssp. <i>alpina</i>	Aq	C8		2	6	3	1	1	0,5	3	67
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	Aq	C8		2	6	3	1	0	1	2	70
<i>Draba incana</i> L.	N	C8		2	9	3	1	0,5	0,5	2	70
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	Aq	C8		2	4	3	1	0	0,5	2	70
<i>Gentianella tenella</i> (Rottb.) Börner	Aq	C8		2	9	3	1	0	0,5	2	70

<i>Kobresia simpliciuscula</i> (Wahlenb.) Mackenzie	MP	C8	2	26	2	1,33	1,67	0,5	4	74
<i>Woodsia alpina</i> (Bolton) S.F. Gray	Aq	C8	2	16	2	1	0,5	0,5	2	75
<i>Arnica montana</i> L. ssp. <i>montana</i>	Aq	C8	2	94	1	1,33	0,67	0,5	3	76
<i>Saxifraga cotyledon</i> L.	MP	C8	2	68	1	1	1	0,5	3	76
<i>Androsace vandellii</i> (Turra) Chiov.	N	C7	2	71	1	1	1	0,5	3	76
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	MP/Aq	C8	2	38	1	1,33	0,67	0,5	2	79
<i>Cystopteris montana</i> (Lam.) Desv.	N	C8	2	90	1	1	0,5	0,5	2	79
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	N	C8	2	125	1	1	0,5	0,5	2	79
<i>Drosera intermedia</i> Hayne	N	E12	1	1	5	1,5	2	1	5	82
<i>Clypeola jonthlaspi</i> L.	Aq	E12	1	1	5	2	2	1	5	82
<i>Carex pauciflora</i> Lightf.	MP	E12	1	1	5	1,5	2	1	5	82
<i>Spiranthes aestivalis</i> (Poir.) Rich.	N	E12	1	1	5	1	2	1	4	85
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	Aq	D11	1	1	5	1	2	1	4	85
<i>Carex depauperata</i> Curtis ex With.	MP/Aq	E12	1	1	5	1,5	1,5	1	4	85
<i>Potamogeton trichoides</i> Cham. & Schlecht.	Aq	E12	1	1	5	1	2	1	4	85
<i>Triglochin palustre</i> L.	MP	E12	1	1	5	1	2	1	4	85
<i>Utricularia minor</i> L.	MP	D11	1	1	5	1,33	1,67	1	4	85
<i>Agrimonia procera</i> Wallr.	Aq	D11	1	1	5	1,5	1	1	4	85
<i>Carex liparocarpos</i> Gaudin ssp. <i>liparocarpos</i>	Aq	E12	1	1	5	1,5	1	1	4	85
<i>Crassula tillaea</i> Lester-Garland	MP	E12	1	1	5	1	1,5	1	4	85
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	MP	D11	1	1	5	1,5	1	1	4	85
<i>Carex buxbaumii</i> Walhenb	N	D11	1	1	5	1	1,5	0	3	95
<i>Dryopteris remota</i> (Döll) Druce	Aq	E12	1	1	5	1	1	0	2	96
<i>Arnoseris minima</i> (L.) Schweigger & Koerte	Aq	E12	1	1	5	1	0	1	2	96
<i>Osyris alba</i> L.	Aq	D10	1	1	5	1	0	1	2	96
<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	N	D11	1	2	4	1,33	1,67	1	4	99
<i>Lycopodiella inundata</i> (L.) Holub	N	E12	1	3	4	1,33	2	0,5	4	99
<i>Chamaecytisus hirsutus</i> (L.) Link	Aq	D11	1	3	4	1	2	1	4	99
<i>Armeria arenaria</i> (Pers.) Schultes ssp. <i>arenaria</i>	Aq	E12	1	2	4	1,5	1	1	4	99
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L.	Aq	D10	1	3	4	1,5	0,5	1	3	103
<i>Iberis amara</i> L.	Aq	E12	1	2	4	1	0	1	2	104
<i>Dryopteris submontana</i> (Fraser-Jenkins & Jermy) Fraser-	MP/Aq	E12	1	3	4	1	0,33	0	1	105
<i>Carex limosa</i> L.	N	D11	1	6	3	1,5	2	0,5	4	106
<i>Orchis langei</i> K. Richter	MP	D11	1	6	3	2	1	1	4	106
<i>Lathraea squamaria</i> L.	Aq	D11	1	9	3	1,33	1,67	1	4	106
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	Aq	E12	1	7	3	1	2	0,5	4	106
<i>Noccaea caerulescens</i> (J. & C. Presl) F.K. Meyer	Aq	E12	1	6	3	1	2	1	4	106
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	MP	D11	1	8	3	1	0,33	1	2	111
<i>Genista florida</i> L.	Aq	D11	1	5	3	1	0,67	0,5	2	111
<i>Lactuca perennis</i> L.	Aq	D10	1	4	3	1	0	1	2	111
<i>Colchicum autumnale</i> L.	Aq	E12	1	11	2	1	2	1	4	114
<i>Carex ornithopoda</i> Willd. ssp. <i>ornithopodioides</i> (Hausm.) Nyman	N	D11	1	12	2	1,5	1,5	0,5	4	114
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	Aq	E12	1	22	2	1,33	1,67	0,5	4	114

<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Hudson	Aq	E12	1	12	2	1,5	2	0,5	4	114
<i>Hypericum montanum</i> L.	Aq	E12	1	27	2	1,33	1,67	1	4	114
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	MP/Aq	E12	1	27	2	1,33	1	1	3	119
<i>Daboecia cantabrica</i> (Hudson) C. Koch	N	D11	1	104	1	1,5	2	1	5	120
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	N	E12	1	177	1	1,5	2	0,5	4	121
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawler ssp. <i>lutea</i>	N	E12	1	120	1	1,5	2	0,5	4	121
<i>Dianthus superbus</i> L.	N	E12	1	157	1	1	2	1	4	121
<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau	Aq	E12	1	36	1	1	0	1	2	124

TABLEAU V

Les 23 taxons déterminés par les agents du PNP pour la mise en place de prospections (PR), pour de nouveaux suivis (NS), pour la continuation de suivis déjà en cours (CS), pour un renforcement de suivis existants (RS) ou pour une surveillance d'impacts sur les stations connues (SV). Ils sont ordonnés en fonction de leur rang dans la hiérarchisation RP > RL > VH

Taxons	Rang	Action proposée	Remarques des gardes et du responsable flore du PN-P
<i>Pimpinella sifolia</i> Leresche	2	PR	Stations potentielles en Ossau.
<i>Rumex aquitanicus</i> Rech. fil.	5	PR	Stations potentielles en Aspe et Ossau.
<i>Androsace cylindrica</i> DC. ssp. <i>cylindrica</i>	8	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Borderea pyrenaica</i> (Gren.) Miégevill	8	CS	Sans enjeux de gestion. Continuer les suivis existants et veille sur les autres stations
<i>Thymelaea ruizii</i> Loscos ex Casav.	11	NS	Envisager une gestion par écobuage. Définir les stations à suivre.
<i>Aster pyrenaicus</i> DC.	12	CS	Dans le cadre du PNA.
<i>Cirsium glabrum</i> DC.	12	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Pinguicula longifolia</i> Ramond ex DC. ssp. <i>longifolia</i>	14	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Vicia argentea</i> Lapeyr.	14	NS	Envisager une gestion par le pâturage sur éboulis acides en Aspe et Aure. Définir les stations à suivre.
<i>Erodium manescavii</i> Cosson	17	RS	Envisager une gestion par le pâturage et la fauche sur nouvelle station si possibilité de partenariat avec les propriétaires. Abandonner le suivi sur le talus routier. Visiter la station du Soum de la Pal.
<i>Aconitum variegatum</i> L. ssp. <i>pyrenaicum</i> Vivant	17	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Cirsium carniolicum</i> Scop. ssp. <i>rufescens</i> (Ramond ex DC.) P. Fourn.	19	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Androsace cylindrica</i> DC. ssp. <i>hirtella</i> (Dufour) Greuter & Burdet	19	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Lithospermum gastonii</i> Benth	22	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Androsace pyrenaica</i> Lam.	22	RS	Continuer le suivi avec protocole renforcé. Mettre en place un suivi similaire en Azun
<i>Androsace ciliata</i> DC.	22	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Nothobartsia spicata</i> (Ramond) Bolliger & Molau	31	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Adonis pyrenaica</i> DC.	54	CS	Problème d'abrutissement des plantes. Continuer les suivis existants en Aspe et Ossau
<i>Carex bicolor</i> All.	56	CS	Suivi du CBNP-MP
<i>Subularia aquatica</i> L.	56	CS	Fort enjeux de conservation. Continuer le suivi.
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel	61	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Epipogium aphyllum</i> Swartz	61	SV	Sans enjeux de gestion.
<i>Saponaria bellidifolia</i> Sm.	64	NS	Suivi du CBNP-MP

RÉSULTATS

NOTATION DES TAXONS AUX TROIS CRITÈRES

Parmi les 124 taxons protégés du PNP, nous avons attribué la note de responsabilité patrimoniale maximale de 5 aux 25 taxons présents dans une ou deux EA. Les 17 taxons endémiques et présents dans trois ou plus des EA ont obtenu une note de 4. Les taxons des trois autres catégories ont obtenu des notes de 1 à 3 en fonction de leur distribution (Tab. II).

Pour renseigner le critère de rareté locale nous avons déterminé le nombre de mailles occupées par taxon qui varie de 1 à 199, avec seulement 26 taxons dans plus de 30 mailles (Fig. 2a). La majorité des taxons reste répartie entre 1 et 30 mailles avec 73 taxons dans 1 à 10 mailles (Fig. 2b). 19 taxons sont présents dans une seule maille (Fig. 2c). En se basant sur les seuils 30, 10 et 4, nous avons déterminé cinq classes de rareté locale plus ou moins équilibrées en nombre de taxons, des plus rares occupant une seule maille aux plus fréquents dans plus de 30 mailles (Tab. II).

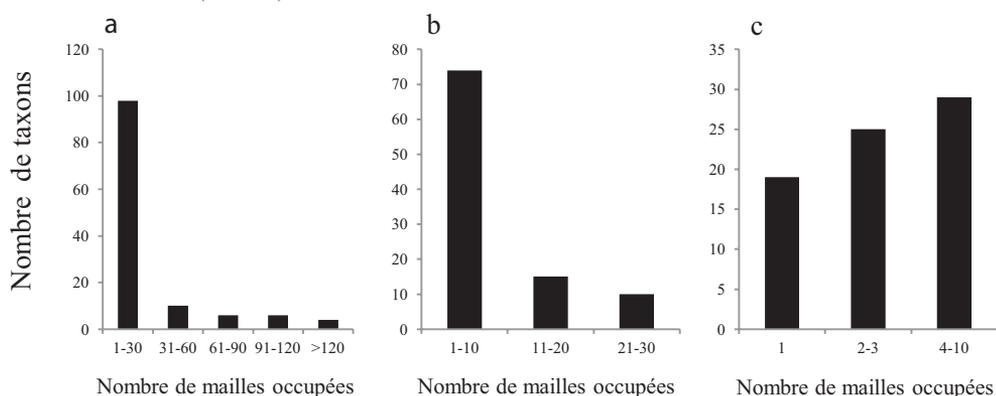


Figure 2.— Distribution des taxons en fonction du nombre de mailles de 500m * 500m qu'ils occupent sur le territoire du PN-P : (a) les 124 taxons dans 1 à 199 mailles, (b) les 98 taxons dans 1 à 30 mailles et (c) les 73 taxons dans 1 à 10 mailles.

Pour le critère de vulnérabilité de l'habitat, seuls six taxons ont une note maximale de 5, la grande majorité ayant une note intermédiaire de 2 à 4 (Tab. II). En effet, seuls trois taxons (*Carex bicolor*, *Cochlearia pyrenaica*, *Orchis langei*) se trouvent uniquement dans un habitat « prioritaire » et 36 se trouvent dans une combinaison d'habitats prioritaires et non-prioritaires. L'état de conservation des habitats de ces 124 taxons est très variable. Même s'ils colonisent plusieurs habitats, certains taxons se trouvent uniquement dans des habitats en état de conservation favorable (*Myosotis corsicana* ssp. *pyrenaearum*, *Papaver aurantiacum*, *Sedum sediforme*, etc.) ou uniquement dans des habitats en état de conservation défavorable (*Lycopodiella inundata*, *Narthecium ossifragum*, *Carex depressa* ssp. *depressa*, etc.). D'autres taxons sont localisés à la fois dans des habitats en état de conservation favorable et dans des habitats en état de conservation défavorable (*Listera cordata*, *Gentianella hypericifolia*, *Pimpinella siifolia*, etc.) (Tab. VI). Enfin, l'examen de la proportion des stations dans le cœur et l'AOA (Fig. 3) montre que 55 taxons (44,3 %) sont uniquement dans l'AOA et seulement neuf taxons (7,3 %) se trouvent uniquement dans le cœur (Tab. IV). La plus petite surface du cœur du PNP (20 % de la surface totale) est la raison principale de ces différences. Les 60 autres taxons (48,4 %) ont des stations réparties dans les deux zones (Tab VII). Les données sur la distribution de ces 60 taxons, à l'échelle du massif des Pyrénées (Saule, 2005), indiquent que plusieurs d'entre eux pourraient se trouver sur un gradient altitudinal important, c'est-à-dire dans plusieurs étages de végétation (*Gymnadenia odoratissima*, *Carex ornithopoda* ssp. *ornithopodioides*, *Lycopodium clavatum*, etc.).

TABLEAU VI

Distribution des 124 taxons en fonction du nombre d'habitats dans lesquels ils sont identifiés et de l'état de conservation de ces habitats

Nombre d'habitats par taxon	Favorables seulement	Mixtes	Défavorables (ou peu favorables) seulement	Total
1	10		15	25
2	12	26	27	65
3	3	18	9	30
4		2	2	4
Total	25	46	53	124

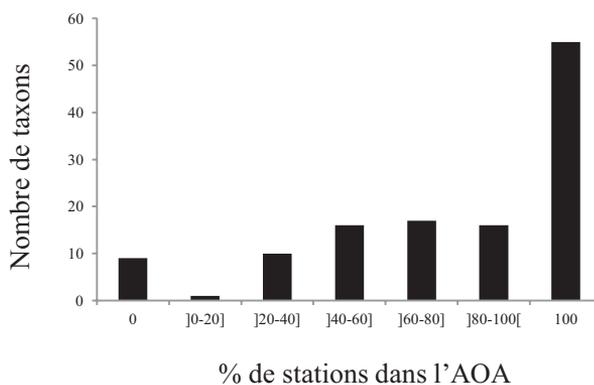


Figure 3.— Nombre de taxons en fonction de leur pourcentage de stations dans l'Aire Optimale d'Adhésion (AOA).

Une analyse de la corrélation des scores pour les trois critères montre que le score pour la responsabilité patrimoniale présente une corrélation négative avec le score pour la rareté locale ($r = -0,418$, $p < 0,01$) et le score pour la vulnérabilité de l'habitat ($r = -0,343$, $p < 0,01$) et aucune corrélation entre le score pour la rareté locale et le score pour la vulnérabilité de l'habitat ($0,205$, $p > 0,01$). Ces corrélations sont à interpréter avec prudence du fait de leurs faibles valeurs. Cependant, pour les 124 taxons, le score moyen de vulnérabilité d'habitat est clairement plus élevé dans les deux classes de responsabilité patrimoniale les plus basses : les scores de vulnérabilité d'habitat présentent des valeurs moyennes de 2,72, 2,65 et 2,50 pour les classes 5, 4 et 3 de responsabilité patrimoniale respectivement et des valeurs moyennes de 2,93 et 3,58 pour les classes 2 et 1. Par ailleurs, trente-neuf taxons (presque un tiers de la liste) sont localisés dans moins de trois mailles (c'est-à-dire dans les classes de rareté 4 et 5) et, parmi eux, 34 ont des classes de responsabilité patrimoniale inférieures à 4. De plus, 17 de ces 34 taxons rares avec une responsabilité patrimoniale faible ont des scores élevés pour la vulnérabilité d'habitat (classes 4 ou 5).

RÉPARTITION DES TAXONS SUIVIS DANS LA HIÉRARCHISATION

Les neuf taxons suivis actuellement sont classés parmi les 64 premiers de la hiérarchisation. Deux d'entre eux, *Thymelea ruizii* et *Vicia argentea*, ont été identifiés pour de nouveaux suivis (dénombrements et mesures précises visant à surveiller les paramètres démographiques d'un taxon afin d'obtenir des informations sur son état de conservation et son risque d'extinction) et sept pour continuer ou renforcer des suivis en cours. Deux taxons « peu connus », *Pimpinella siifolia* et *Rumex aquitanicus*, ont été sélectionnés comme prioritaires pour de nouvelles missions de prospections du fait de leur rang dans le classement et de leur faible nombre de stations décrites. 11 taxons ont enfin été proposés pour une surveillance de leurs stations (visites ponctuelles des stations sans dénombrement de la population). En ce qui concerne les

TABLEAU VII

Nombre de stations dans le cœur (C.) et dans l'AOA, et étages de végétations (Co. = collinéen ; Mo. = montagnard ; Su. = subalpin ; Al. = alpin et Ni. = nival) où sont décrits les 60 taxons présents dans les deux zones du PNP. Pour la plupart des taxons les étages de végétation ont été renseignés à l'aide de Saule (2005). Deux taxons, signalés par **, ont été renseignés par <http://inpn.mnhn.fr> et trois autres taxons, signalés par *, par <http://www.tela-botanica.org>

Taxons	Zones du PNP		Etages de végétation				
	C.	AOA	Co.	Mo.	Su.	Al.	Ni.
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	1	1		I	I	I	
<i>Androsace helvetica</i> (L.) All.	2	1					I
** <i>Carex limosa</i> L.	1	2		I	I		
<i>Globularia cordifolia</i> L.	1	2	I	I	I		
<i>Lycopodiella inundata</i> (L.) Holub	1	2		I			
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	2	2				I	I
<i>Saxifraga pubescens</i> Pourret ssp. <i>pubescens</i>	3	1		I	I	I	
<i>Genista florida</i> L.	2	3		I			
<i>Arnica montana</i> L. ssp. <i>montana</i>	3	3		I	I	I	
<i>Circaea alpina</i> L. ssp. <i>alpina</i>	1	5		I	I		
<i>Gymnadenia odoratissima</i> (L.) L.C.M. Richard	1	5	I	I	I	I	
<i>Epipactis palustris</i> (L.) Crantz	2	5	I	I			
<i>Thymelaea tinctoria</i> (Pourret) Endl. ssp. <i>nivalis</i> (Ramond) Nyman	1	6	I	I			
<i>Festuca altopyrenaica</i> Fuente García & Ortúñez Rubio	3	5				I	
<i>Papaver aurantiacum</i> Loisel. [1809]	4	4				I	I I
<i>Rumex aquitanicus</i> Rech. fil.	3	5				I	
<i>Draba incana</i> L.	1	8		I	I	I	
<i>Eriophorum scheuchzeri</i> Hoppe	6	3		I	I	I	
<i>Gentianella tenella</i> (Rottb.) Börner	5	4				I	I
<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.	3	6		I	I	I	
<i>Draba dubia</i> Suter ssp. <i>laevipes</i> (DC.) Br.-Bl.	4	7				I	I
* <i>Myosotis corsicana</i> (Fiori) Grau ssp. <i>pyrenaearum</i> S. Blaise & Kerguélen	3	8		I	I		
<i>Seseli nanum</i> Dufour	2	9		I	I	I	
<i>Carex ornithopoda</i> Willd. ssp. <i>ornithopodioides</i> (Hausm.) Nyman	7	5	I	I	I	I	
<i>Festuca borderei</i> (Hackel) K. Richter	5	7				I	I
<i>Narthecium ossifragum</i> (L.) Hudson	4	8	I	I	I		
<i>Vicia argentea</i> Lapeyr.	3	9				I	I
<i>Minuartia cerastiifolia</i> (Ramond ex DC.) Graebner	11	3				I	I
<i>Aster pyrenaicus</i> DC.	3	12	I	I	I		
** <i>Nothobartsia spicata</i> (Ramond) Bolliger & Molau	1	14	I	I	I		
* <i>Woodsia alpina</i> (Bolton) S.F. Gray	10	5				I	I
<i>Viola diversifolia</i> (Ging.) W. Becker	3	15					I
<i>Plantago monosperma</i> Pourret	4	17				I	I
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	11	11	I	I	I	I	I
<i>Scrophularia pyrenaica</i> Benthham	9	13	I	I			
<i>Saponaria caespitosa</i> DC.	11	13				I	I
<i>Cirsium glabrum</i> DC.	19	7		I	I	I	I
<i>Kobresia simpliciuscula</i> (Wahlenb.) Mackenzie	19	7				I	I
<i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	1	25	I	I			
<i>Thymelaea ruizii</i> Loscos ex Casav.	16	11	I	I	I		
<i>Adonis pyrenaica</i> DC.	2	29		I	I	I	
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	13	25		I	I		

<i>*Stemmacantha centauroides</i> (L.) Dittr.	8	33			I	I
<i>Cirsium carniolicum</i> Scop. ssp. <i>rufescens</i> (Ramond ex DC.) P. Fourn.	10	32			I	
<i>Petrocoptis pyrenaica</i> (J.P. Bergeret) A. Braun ex Walp	5	43	I	I	I	I
<i>Lithospermum gastonii</i> Bentham	7	44			I	I
<i>Androsace ciliata</i> DC.	46	6				I
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Gawler ssp. <i>lutea</i>	29	25			I	
<i>Saxifraga cotyledon</i> L.	45	23			I	I
<i>Androsace vandellii</i> (Turra) Chiov.	49	22			I	I
<i>Thalictrum macrocarpum</i> Gren.	7	69			I	I
<i>Androsace cylindrica</i> DC. ssp. <i>hirtella</i> (Dufour) Greuter & Burdet	5	72			I	I
<i>Iberis bernardiana</i> Godron & Gren.	1	77			I	I
<i>Aconitum variegatum</i> L. ssp. <i>pyrenaicum</i> Vivant	18	71			I	
<i>Cystopteris montana</i> (Lam.) Desv.	45	45			I	I
<i>Androsace pyrenaica</i> Lam.	40	60				I
<i>Saxifraga pubescens</i> Pourret ssp. <i>iratiana</i> (F.W. Schultz) Engler & Irmischer	76	39			I	I
<i>Diphasiastrum alpinum</i> (L.) Holub	46	79			I	I
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	42	133	I	I		
<i>Armeria pubinervis</i> Boiss.	83	115	I	I	I	I

60 derniers taxons de la hiérarchisation, 57 sont considérés comme « peu connus » par les agents du PNP et trois qui ont été suivis par le passé (*Androsace vandellii*, *Diphasiastrum alpinum* et *Lycopodiella inundata*) sont proposés plutôt pour une surveillance de leurs stations.

DISCUSSION

La méthodologie simple et objective présentée ici permet de définir les priorités de conservation et de gestion de la flore protégée sur le territoire du PNP. En effet, la combinaison de trois critères que sont la responsabilité patrimoniale du PNP pour chaque taxon, la rareté du taxon à l'échelle du territoire du PNP et la vulnérabilité de l'habitat de chaque taxon, permet de proposer une hiérarchisation de ces taxons. Ensuite, dans le cadre d'une concertation avec les agents du PNP, cette hiérarchisation sert de base pour identifier les taxons sur lesquels la mise en place de suivis ou de surveillances est prioritaire et surtout réalisable.

L'originalité de la méthode proposée ici, par rapport aux travaux précédents concernant l'élaboration de listes d'espèces prioritaires pour le livre rouge (Beaufort & Maurin, 1989 ; Olivier *et al.*, 1995), déterminantes ZNIEFF (Remaury *et al.*, 2004 ; Molina & Andrieu, 2006) et à protéger en région (Molina *et al.*, 1999 ; Largier, 2004), repose sur l'intérêt que nous avons porté à la quantification objective du critère de vulnérabilité d'habitat des taxons. Lors d'une étude portant sur la flore de la région Languedoc-Roussillon (Gauthier *et al.*, 2010), ce critère avait été estimé plus superficiellement en ne prenant en compte qu'un seul grand type de milieu pour identifier l'habitat d'un taxon et les menaces connues pesant sur ce type de milieu (les prairies humides littorales étaient, par exemple, considérées comme hautement vulnérables alors que les falaises étaient notées comme peu vulnérables). Pour l'UICN (2003) l'évaluation de la vulnérabilité d'une espèce dépend de données de suivis démographiques qui ne sont généralement pas disponibles pour les espèces végétales.

Ici, nous proposons une approche qui permet de renseigner ce critère de manière complète et précise à partir de trois paramètres décrivant le caractère prioritaire de l'habitat, son état de conservation et la présence des taxons dans des territoires soumis ou pas à une protection réglementaire. Cette méthode peut facilement être adaptée à d'autres régions et territoires, en France et en Europe. Elle se base sur une classification et des évaluations qui sont appliquées dans tous les pays membres de l'U.E, la classification des habitats prioritaires, d'une part, et la méthodologie d'évaluation de l'état de conservation des habitats, d'autre part. De plus, le troisième

paramètre qui renseigne la proportion de stations d'un taxon couverte par une protection réglementaire, devrait être facile à quantifier quelle que soit la région : il s'agit d'une simple analyse de lacunes (ou « *gap analysis* ») couramment employée dans l'identification de sites prioritaires pour la conservation (Scott *et al.*, 1993 ; Pressey & Taffs, 2001 ; Vimal *et al.*, 2011).

Notre méthode permet aussi d'identifier les taxons très vulnérables sur le territoire du PNP, c'est-à-dire combinant une note élevée pour les critères de vulnérabilité de l'habitat et de rareté locale. En effet, notre classification attire l'attention sur un nombre non négligeable de taxons (17) dans la partie la plus basse de la liste classée avec la responsabilité patrimoniale comme premier critère d'ordre, et pour lesquels il n'y a pas de suivi en cours mais qui ont clairement un risque élevé d'extinction sur le territoire du PNP en raison de la conjonction d'une rareté locale et d'une vulnérabilité d'habitat toutes deux élevées. Parmi ces 17 taxons, plusieurs apparaissent dans des habitats humides et des tourbières, et deux, *Carex bicolor* et *Subularia aquatica*, font régulièrement l'objet de suivis que l'équipe du parc a confirmé l'intérêt de poursuivre (Tab. V). Pour les autres taxons de cette liste, il serait particulièrement important d'étudier la faisabilité de mettre en place des suivis sur certaines de leurs populations.

Le classement des taxons selon la vulnérabilité de leur habitat a aussi révélé l'existence de 60 taxons avec à la fois des stations dans le cœur et dans l'AOA (Tab. VII). La mise en place de suivis de populations situées dans le cœur et dans l'AOA pour certains de ces taxons pourrait permettre d'évaluer l'efficacité de la protection des habitats et des mesures de gestion réalisées dans le cœur du PNP. De plus, certains de ces taxons se trouvent potentiellement sur un gradient d'altitude important, par exemple ceux dont l'étude bibliographique révèle une présence potentielle dans trois étages de végétation différents. Ces taxons pourraient servir de bio-indicateurs de changements climatiques si leurs populations montrent une dynamique différentielle en relation avec l'altitude. Une nouvelle phase de concertation avec les agents du PNP pourrait donc être envisagée pour étudier quels taxons parmi ceux de la liste seraient intéressants pour mettre en place de tels suivis ainsi que leur faisabilité.

Dans notre méthode, l'ordre de hiérarchisation des critères est flexible. Dans cette étude il dépend des priorités du PNP et, si celui-ci souhaitait mettre en avant les disparitions actuelles de certains taxons, la vulnérabilité de l'habitat pourrait devenir le premier critère de la hiérarchisation. Dans cette éventualité, le critère de vulnérabilité pourrait encore être consolidé par des données de terrain qui permettraient de valider les habitats et leur état de conservation estimé, dans notre étude, à partir de la bibliographie. Cette validation de terrain pourrait être décisive dans le cas des taxons ciblés pour les suivis.

Les taxons retenus pour des suivis ou des prospections ne sont pas nécessairement les plus haut placés dans la hiérarchisation. En effet, les taxons de cette étude figurent sur des listes de protection pour différentes raisons et la hiérarchisation présentée ici, basée sur la responsabilité patrimoniale, fait ressortir les taxons endémiques locaux qui ne sont pas nécessairement les plus vulnérables sur le territoire du PNP. Ce résultat est cohérent avec d'autres travaux sur les espèces endémiques (Lavergne *et al.*, 2004 ; Thompson, 2005) qui suggèrent que celles qui ont perduré jusqu'à présent étaient celles qui pouvaient s'établir dans des habitats stables et moins vulnérables aux activités humaines.

Dans le cas de l'étude présentée ici, la concertation avec les agents du PNP a permis de mettre en évidence de nombreux taxons dont la rareté locale était vraisemblablement liée à une sous-prospection ou à un manque de connaissances. Ainsi, deux taxons, *Pimpinella siifolia* et *Rumex aquitanicus*, classés second et cinquième dans la hiérarchisation présentée (Tab. IV & V), ont clairement été identifiés par les agents du PNP comme « à prospector » dans la perspective, à plus long terme, d'engager un suivi sur leurs populations. D'autres taxons (*Papaver lapeyrousianum* ssp. *endressii* ou *Cerintho glabra* ssp. *pyrenaica* par exemple) pourraient aussi bénéficier, dans l'avenir, d'un effort de prospection plus important. Certains taxons sans enjeux de gestion (*Androsace cylindrica* ssp. *cylindrica* ou *Cirsium glabrum* par exemple) et/ou trop compliqués à identifier (*Iberis bernardiana* ou *Gentianella hypericifolia*) ont été écartés de la liste des taxons devant faire l'objet de suivis de leurs populations.

Les taxons identifiés comme prioritaires pour la poursuite ou la mise en place de suivis regroupent un ensemble variable de taxons dans la première moitié de la liste (Tab. IV & V).

Borderea pyrenaica et *Aster pyrenaicus* (objet d'un Plan national d'actions), classés en huitième et douzième places, sont déjà suivis et proposés pour que leurs suivis perdurent. *Thymelaea ruizii* et *Vicia argentea*, en onzième et quatorzième positions, sont préconisés pour instaurer de nouveaux suivis car le premier semble souffrir de la fermeture du milieu et le second de la compétition herbacée. Pour *Thymelaea ruizii*, la mise en place de suivis pourrait s'accompagner d'une expérimentation d'écobuage contrôlé sur certains secteurs. Le suivi d'*Erodium manescavii*, en 17^{ème} place, devrait continuer pour confirmer l'efficacité des mesures de gestion par le pâturage. *Androsace pyrenaica*, en 22^{ème} place, est suivi depuis 11 années. C'est une des rares espèces végétales de la Directive Habitats figurant sur cette liste (quatre au total) et l'étude de sa dynamique est donc maintenue et renforcée sur certains secteurs, jusqu'à ce que le jeu de données accumulé atteste d'une dynamique favorable de ses populations.

En conclusion, la hiérarchisation présentée ici est avant tout une base de réflexion et sert de proposition pour les agents du PNP. Elle présente certaines limites. Le caractère prioritaire est défini pour l'habitat au niveau européen et non au niveau de notre territoire d'étude et l'évaluation de l'état de conservation a été réalisé selon une méthodologie standardisée mais souvent sur la base de dires d'experts. De plus, notre travail concerne uniquement les taxons protégés, soit seulement 5 % de la flore du PNP ; cet échantillon restrictif mériterait d'être complété par l'inclusion des taxons identifiés comme rares et/ou menacés sur le territoire mais non protégés. La méthode permet néanmoins d'identifier des taxons prioritaires pour des suivis et de programmer des missions de prospection et de surveillance. La méthodologie peut aussi être utilisée pour identifier des taxons indicateurs d'efficacité des mesures de gestion et des politiques de protection dans le cœur du PNP ainsi que des taxons qui pourraient permettre d'étudier la réponse potentielle de la flore patrimoniale aux changements climatiques.

Comme les trois critères sont faciles à renseigner, cette méthode adaptable à des échelles spatiales contrastées pourrait aisément être appliquée à la flore d'autres territoires pour cibler des enjeux de gestion. Elle sera amenée à évoluer en fonction de l'enrichissement des connaissances.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Gérard Largier et Jocelyne Cambecèdes du CBNPMP qui ont relu ce travail de manière très critique, les agents du PNP pour leurs avis très constructifs concernant le choix des taxons et le PNP pour son soutien financier et logistique.

RÉFÉRENCES

- BEAUFORT, F. DE & MAURIN, H. (1989).— Les espèces menacées de la flore de France : historique des travaux, valorisation des connaissances et livre rouge. Pp 213-231 in : M. Chauvet, (ed.). *Plantes sauvages menacées de France, bilan et prospection*. Bureau des ressources génétiques, Brest.
- BENSETTITI, F., BIRET, F., ROLAND, J. & LACOSTE, J.P. (2004a).— « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 2 - Habitats côtiers*. MEDD/MAAPAR/MNHN, La Documentation française, Paris.
- BENSETTITI, F., BOULLET, V., CHAUDAUDRET-LABORIE, C. & DENIAUD, J. (2005).— « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 4 - Habitats agropastoraux*. MEDD/MAAPAR/MNHN, La Documentation française, Paris, 2 volumes.
- BENSETTITI, F., GAUDILLAT, V. & HAURY, J. (2002).— « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 3 - Habitats humides*. MATE/MAP/ MNHN, La Documentation française, Paris.
- BENSETTITI, F., HERARD-LOGEREAU, K., VAN ES, J. & BALMAIN, C. (2004b).— « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 5 - Habitats rocheux*. MEDD/MAAPAR/MNHN, La Documentation française, Paris.
- BENSETTITI, F., RAMEAU, J.C. & CHEVALLIER, H. (2001).— « Cahiers d'habitats » Natura 2000. *Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 1 - Habitats forestiers*. MATE/MAP/MNHN, La Documentation française, Paris, 2 volumes.
- BIRET, F. & MULLER, S. (1999).— Réflexions sur les critères d'élaboration des listes régionales d'espèces végétales protégées. *B. Soc. Bot. Centre-Ouest*, 19 : 421-428.

- CONSEIL DE LA CEE (1992).— *Directive 92/43/CEE du 21 mai 1992 concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages*. Dernière modification : directive 2006/105/CE du Conseil du 20 novembre 2006 publiée au JO UE du 20.12.2006.
- CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DES PYRÉNÉES ET DE MIDI-PYRÉNÉES (2010).— *Guide des plantes protégées de Midi-Pyrénées*. Biotope, collection Parthénope, Mèze.
- EUROPEAN COMMISSION (2005).— *Note to the Habitats committee. Assessment, monitoring and reporting of conservation status – Preparing the 2001-2007 report under Article 17 of the Habitats Directive (DocHab-04-03/03 rev.3)*. European Commission, DG Environment, Brussels.
- EUROPEAN COMMISSION (2007).— *Interpretation manual of European Union habitats. EUR 27*. European Commission, DG Environment.
- GAUTHIER, P., DEBUSSCHE, M. & THOMPSON, J.D. (2010).— Regional priority setting for rare species based on a method combining three criteria. *Biol. Cons.*, 143 : 1501-1509.
- JULVE, P. (1999).— *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France*. Version 1999, Programme Catminat. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>
- LARGIER, G. [coord.] (2004).— *Protection des espèces végétales en Midi-Pyrénées. Proposition de liste régionale d'espèces végétales protégées complétant la liste nationale et proposition de complément à la liste de l'arrêté ministériel relatif à la réglementation préfectorale concernant le ramassage ou la récolte et la cession*. Conservatoire botanique pyrénéen - Conservatoire national de Midi-Pyrénées, Bagnères de Bigorre.
- LARGIER, G & MALENGREAU, D. (2008).— Enjeux et stratégies de conservation de la flore. *Acta Bot. Gallica*, 155 : 249-261.
- LARRÈRE, R. (2000).— La loi sur la protection des espèces sauvages : des mesures inefficaces, inadéquates ... et pourtant bien utiles. *Economie Rurale*, 260 : 126-164.
- LAVERGNE, S., THOMPSON, J. D., GARNIER, E. & DEBUSSCHE, M. (2004).— The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants : a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos*, 107 : 505-518.
- LEFEBVRE, T. & MONCORPS, S. (2010).— *Les espaces protégés français : une pluralité d'outils au service de la conservation de la biodiversité*. Comité français de l'IUCN, Paris, France.
- MOLINA, J. & ANDRIEU, F. (2006).— Espèces végétales déterminantes pour la constitution des ZNIEFF. In : DIREN LR, CEN LR, CBNMP (eds.). *Actualisation et modernisation des ZNIEFF Languedoc-Roussillon. Notice de présentation*. DIREN LR, Montpellier.
- MOLINA, J., MATHEZ, J., DEBUSSCHE, M., MICHAUD, H. & HENRY, J.P. (1999).— Méthode pour établir une liste d'espèces protégées. Application à la flore du Languedoc-Roussillon. *B. Soc. Bot. Centre-Ouest. Numéro spécial*, 19 : 399-420.
- OLIVIER, L., GALLAND, J.P., MAURIN, H. & ROUX, J.P. (1995).— *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome 1 : Espèces prioritaires*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Conservatoire Botanique National de Porquerolles, Ministère de l'Environnement, Paris.
- PRESSEY, R. L. & TAFFS, K. H. (2001).— Scheduling conservation action in production landscapes : priority areas in western New South Wales defined by irreplaceability and vulnerability to vegetation loss. *Biol. Cons.*, 100 : 355-376.
- REGAN, H.M., HIERL, L.A., FRANKLIN J., DEUTSCHMAN, D.H., SCHMALACH, H.L., WINCHELL, C.S. & JOHNSON, B.S. (2008).— Species prioritization for monitoring and management in regional multiple species conservation plans. *Diversity and Distributions*, 14 : 462-471.
- REMAURY, M., CORRIOL, G, LARGIER, G. & FLIPO, S. [coord.] (2004).— *Modernisation de l'inventaire des Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (Znieff) en Midi-Pyrénées. Listes préliminaires de flore vasculaire, d'habitats et de fonge déterminants*. Conservatoire botanique pyrénéen/Conservatoire botanique national de Midi-Pyrénées, DIREN Midi-Pyrénées – Union européenne.
- SAULE, M. (2005).— *La grande flore illustrée des Pyrénées*. Milan.
- SCHMELLER, D.S., GRUBER, B., BAUCH, B., LANNO, K., BUDRYS, E., BABIJ, V., JUŠKATIS, R., SAMMUL, M., VARGA, Z. & HENLE, K. (2008a).— Determination of national conservation responsibilities for species conservation in regions with multiple political jurisdictions. *Biodivers. Conserv.*, 17 : 3607-3622.
- SCHMELLER, D.S., GRUBER, B., BUDRYS, E., FRAMSTEAD, E., LENGYEL, S. & HENLE, K. (2008b).— National responsibilities in European species conservation : a methodological review. *Conserv. Biol.*, 22 : 593-601.
- SCOTT, J.M., DAVIS, F., CSUTI, B., NOSS, R.F., BUTTERFIELD, B., GROVES, C., ANDERSON, H., CAICCO, S., D'ERCHIA, F., EDWARDS, T.C., ULIMAN, J. & WRIGHT, R.G. (1993).— Gap analysis : a geographical approach to protection of biological diversity. *Wildlife Monographs*, 123 : 1-41.
- THOMPSON, J.D. (2005).— *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford.
- UICN (2003).— *Lignes directrices pour l'application, au niveau régional, des critères de l'UICN pour la Liste Rouge*. UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni.
- UICN (2011).— *Guide pratique pour la réalisation de Listes rouges régionales des espèces menacées. Méthodologies de l'UICN et démarche d'élaboration*. Comité Français de l'UICN, Paris, France.
- VALADON, A. (2003).— Le plan d'action flore vasculaire du Parc National des Pyrénées : stratégie, méthodes et premiers résultats. *Acta Bot. Barc.*, 49 : 127-146.
- VIMAL, R., RODRIGUES, A.S.L., MATHEVET, R. & THOMPSON, J.D. (2011).— The sensitivity of gap analysis to conservation targets. *Biodivers. Conserv.*, 20 : 531-543.