

Mémoire

Auteur : Simons, Lucie

Promoteur(s) : Vanderpoorten, Alain

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation : biodiversité et gestion

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/20561>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**Variation de la richesse et de la composition spécifique de la
bryoflore saxicole après mise à blanc des peuplements de résineux
au sein des versants forestiers ardennais dans un but de
conservation**

Mémoire réalisé par Lucie SIMONS en vue de l'obtention du grade de Master en Biologie des Organismes et Ecologie, à finalité spécialisée en Biologie de la Conservation : Biodiversité et Gestion



Promoteur : Alain Vanderpoorten ; Co-promoteur : Dylan Delvaux

Organisme d'accueil : LIFE Vallées ardennaises

Année académique 2023 – 2024

Juin 2024



Remerciements

Ce mémoire n'aurait pas été possible sans l'intervention, consciente, d'un grand nombre de personnes. Je souhaite les remercier ici.

En premier lieu, je remercie Alain Vanderpoorten, mon promoteur, pour son encadrement, sa disponibilité, ses conseils, son soutien et sa supervision tout au long de ce travail. Je tiens aussi à lui exprimer ma gratitude pour son enthousiasme et sa motivation avant même que ce travail ne commence, ainsi que la passion avec laquelle il transmet ses connaissances, éveillant ma curiosité pour ce sujet. Je remercie également l'ensemble de l'équipe de son laboratoire pour leur accueil, leur aide (analyses statistiques ou autres), leurs encouragements et la bonne humeur au sein du bureau.

Mes remerciements s'étendent également à Dylan Delvaux, mon co-promoteur, pour sa disponibilité, ses conseils, son soutien et sa supervision tout au long de ce travail. Je remercie également l'ensemble de l'équipe du projet LIFE Vallées ardennaises, pour leur accueil, leurs conseils et leur soutien, en particulier Clémence Teugels pour son aide précieuse dans la recherche et la validation des affleurements rocheux. De plus, je remercie le chef et les agents du cantonnement de Malmedy pour leur accueil au sein de leur triage.

J'adresse ensuite mes remerciements aux lecteurs de ce travail, ainsi qu'à ma famille pour leur soutien et l'intérêt accordé à mes recherches. Je souhaite, en particulier, remercier ma maman de m'avoir permis de réaliser ces études ainsi que de m'avoir soutenue, avec ma sœur, jusqu'au bout sans jamais perdre espoir en mes capacités.

Enfin, je tiens à remercier tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail et/ou m'ont soutenue.

Les conseils, la patience et la confiance que chacun m'a témoignés ont été déterminants dans la réalisation de ce travail de recherche.

Résumé

Variation de la richesse et de la composition spécifique de la bryoflore saxicole après mise à blanc des peuplements de résineux au sein des versants forestiers ardennais dans un but de conservation. Mémoire de Lucie Simons, promoteur : Alain Vanderpoorten, co-promoteur : Dylan Delvaux. Département de Biologie, Ecologie et Evolution, ULiège. Année 2023-2024.

A partir de la seconde moitié du XIX^{ème} siècle, les activités humaines ont fortement modifié le paysage de l'Ardenne belge, notamment par la substitution des forêts feuillues en plantations d'épicéas, *Picea abies*. De nombreuses études démontrent que les peuplements monospécifiques de résineux présentent un cortège floristique pauvre par rapport aux forêts anciennes de feuillus. Face à cette perte de biodiversité, des projets de restauration écologique se mettent en place, comme le projet LIFE Vallées ardennaises. Une des actions du LIFE est la mise à blanc des parcelles résineuses. Toutefois, ce travail n'est pas sans conséquences sur les communautés vivantes dans les sites restaurés. L'objectif de ce mémoire est d'utiliser les bryophytes saxicoles comme des indicateurs de l'évolution des communautés après une mise à blanc de résineux. Plus particulièrement, ce travail vise à tester les hypothèses que (i) la flore des affleurements rocheux sous couvert résineux est plus paucispécifique et présente une composition différente de celle sous feuillus et que (ii) une coupe à blanc conduit dans un premier temps à une perte de la diversité spécifique due aux changements radicaux de conditions microclimatiques et lumineuses. Cette recherche tentera enfin de déterminer le laps de temps nécessaire pour retrouver des communautés de richesse et de composition comparable à celles des communautés sous feuillus.

L'étude s'est déroulée dans les forêts de versants des vallées de la Warche et du Bayehon en Wallonie. Vingt-deux sites ont été sélectionnés et classés selon six catégories : massifs forestiers de feuillus, de résineux et des coupes à blanc d'âge allant de moins d'un an à 25 ans. Dans chaque site, dix quadrats de 50 cm sur 50 cm ont fait l'objet d'un inventaire exhaustif de la bryoflore saxicole. Quatre variables environnementales ont été relevées sur le terrain : l'exposition, l'altitude, la pente et le recouvrement vasculaire de l'affleurement rocheux. La luminosité, les nutriments et l'acidité du substrat ont été évalués indirectement par les indices d'Ellenberg.

Au total, 81 espèces de bryophytes, dont 22 hépatiques, ont été inventoriées. Neuf espèces rares en Wallonie ont été recensées, majoritairement dans les massifs feuillus. De plus, *Cephalozia lunulifolia* est une nouvelle observation dans la vallée de la Warche. Différents tests statistiques (ANOVA, ACP, RDA) ont contribué à démontrer que la bryoflore saxicole sous couvert résineux est moins riche et présente une composition différente de celle sous massifs forestiers feuillus. La mise à blanc amène, dans un premier temps, à une perte de la diversité spécifique due aux changements des conditions microclimatiques, où seules les espèces les plus tolérantes résistent. Contrairement aux observations au niveau de la flore des angiospermes, il n'y a pas, au niveau de la bryoflore, l'apparition d'espèces pionnières ni d'envahissement par des espèces exotiques dans les coupes. Au contraire, la flore s'enrichit rapidement après quelques années en espèces saxicoles caractéristiques des milieux plus ouverts. L'impact de la coupe sur la richesse et la composition spécifique en bryophytes dépend fortement de l'exposition. Les coupes exposées au nord conservent un microclimat favorable à la rétention d'une flore caractéristique des milieux rocheux, y compris des espèces rares.

Ce travail renforce l'intérêt de réaliser des travaux de restauration et souligne l'importance d'intégrer les bryophytes dans les projets de conservation.

Table des matières

Remerciements

Résumé

1	Introduction	1
2	Matériel et méthode.....	7
2.1	Site d'étude.....	7
2.2	Sélection des forêts de versants et des affleurements rocheux.....	7
2.3	Echantillonnage des données floristiques	9
2.4	Acquisition des données environnementales.....	10
2.5	Traitement et analyses des données	11
2.5.1	Analyse de la variation de la richesse spécifique de la bryoflore saxicole selon les catégories	12
2.5.2	Analyse de la relation entre la composition spécifique de la bryoflore saxicole et les variables environnementales	14
3	Résultats	16
3.1	Patterns floristiques globaux	16
3.2	Analyse de la variation de la richesse spécifique de la bryoflore saxicole selon les catégories.....	19
3.3	Analyse de la relation entre la composition spécifique de la bryoflore saxicole et les variables environnementales	21
4	Discussion	29
4.1	Analyse de la variation de la richesse spécifique de la bryoflore saxicole selon les catégories.....	30
4.2	Analyse de la relation entre la composition spécifique de la bryoflore saxicole et les variables environnementales	32
4.3	Application de conservation.....	34
5	Conclusion.....	34

Références

Annexes

Liste des abréviations

ACP = Analyse en Composantes Principales

ANOVA = Analyse de la Variance

IndVal = Indicator Value

LIFE = L'Instrument Financier Européen

MAB = Mise A Blanc

RDA = Analyse de Redondance

1 Introduction

Le paysage de l'Ardenne belge a été fortement modifié par les activités humaines ces derniers siècles. À partir de la seconde moitié du XIX^{ème} siècle, l'homme a progressivement abandonné les pratiques agropastorales traditionnelles pour laisser place à des pratiques intensives. Les vastes étendues de forêts de feuillus, de tourbières et de landes, caractérisant autrefois cette région, ont été largement remplacées par des plantations d'épicéas, *Picea abies* (Delescaille et al., 2022; Froment, 1968), occupant actuellement 62% de la forêt (Delescaille et al., 2022).

La plantation de résineux est économiquement avantageuse, car ces essences présentent une productivité 2 à 4 fois plus importante que les essences caduques indigènes et participe à l'économie dont bénéficie le monde rural (Claessens & Wibail, 2022). De plus, elle permet de valoriser les terrains délaissés par l'agriculture. Toutefois, ce mode de sylviculture monospécifique est moins résilient face aux maladies et ravageurs et amène à une simplification de l'écosystème par un appauvrissement du cortège floristique et un déséquilibre entre le sol, l'humus et la pédofaune (Claessens & Wibail, 2022). La présence de résineux induit une diminution de la richesse, de l'abondance et de la diversité des espèces de flore et de faune. Elle mène à une homogénéisation de l'habitat, entraînant une réduction des niches écologiques disponibles. La flore du sous-bois est fortement impactée par ce couvert forestier en raison d'une canopée plus dense induisant une faible luminosité (Augusto et al., 2002; Paritsis & Aizen, 2008). Les sols sous couverts de conifères présentent un pH plus acide et perdent beaucoup de nutriments par infiltration de l'eau. Il est important de préciser que les essences de conifères contiennent, de base, une teneur en nutriments dans leur biomasse aérienne plus faible que les essences feuillues (Augusto et al., 2002). De plus, les gymnospermes présentent généralement un taux de décomposition plus faible que les angiospermes en raison des composés organiques qu'ils contiennent, ralentissant la croissance fongique et l'activité de dégradation (Kahl et al., 2017). Cette faible décomposition ne favorise pas les invertébrés du sol (Augusto et al., 2002; Paritsis & Aizen, 2008). Cependant, dans certains cas, l'impact des résineux sur la biodiversité n'est pas négatif. Humphrey et al. (2000) démontrent que certains assemblages fongiques, caractéristiques des pinèdes indigènes ou semi-naturelles en Ecosse, contiennent un certain nombre d'espèces absentes ailleurs en Grande-Bretagne. De plus, ces espèces caractéristiques peuvent coloniser les pessières environnantes.

La transition vers une monoculture de résineux a engendré une dégradation des habitats naturels en Ardenne, remodelant profondément le paysage ardennais d'origine (Froment, 1968). Les forêts feuillues dans les versants des vallées ardennaises n'ont pas été épargnées bien que les conditions d'exploitation soient difficiles dans ces milieux, réduisant l'avantage économique de la plantation résineuse (Claessens & Wibail, 2022; Jacquemin et al., 2014).

Contrairement aux plantations de résineux, les forêts de feuillus naturelles constituent des écosystèmes complexes, riches en diversité de niches écologiques et donc capables d'accueillir une grande biodiversité. De plus, elles possèdent un caractère dynamique représenté par différents stades évolutifs (Claessens & Wibail, 2022). La formation forestière naturelle dominante en Ardenne est constituée de hêtraies acidiphiles médioeuropéennes. Cette formation est dominée par le hêtre sur un sol limono-caillouteux à charge siliceuse (schiste, grès et quartzite). Le chêne accompagne souvent le hêtre et peut devenir dominant selon les pratiques sylvicoles. Des essences colonisatrices telles que le bouleau peuvent également s'y développer, comme après une coupe à blanc. Les variations stationnelles, notamment la topographie et le niveau hydrique, amènent des modifications au sein de l'habitat (Claessens & Wibail, 2022). En particulier, les cours d'eau traversant l'Ardenne ont creusé de profondes vallées laissant apparaître des affleurements rocheux dans les versants.

Conditionnés par la topographie et la nature des couches géologiques régionales, les milieux rocheux en Wallonie sont rares. Isolés les uns des autres, ces habitats se trouvent souvent au sein de vastes étendues forestières. Les principaux escarpements rocheux naturels en Wallonie sont concentrés dans le bassin mosan. En Ardenne, les roches siliceuses présentent principalement des affleurements rocheux à réaction acide (Hendrickx et al., 2022).

Les habitats rocheux se distinguent par leurs conditions abiotiques particulières, avec un substrat principalement minéral, des pentes fortes et une exposition au soleil variable en fonction de l'orientation (Figure 1). Ces caractéristiques créent des microclimats uniques, offrant des conditions spécifiques pour la faune et la flore. En effet, de nombreuses espèces sont inféodées à ces milieux leur offrant des



Figure 1 - Habitat rocheux dans la vallée de la Warche
(© L. Simons).

ressources alimentaires ainsi que des sites de reproduction. La végétation caractéristique de ces rochers est souvent pauvre en espèces de plantes vasculaires mais riche en bryophytes et lichens (ex : *Dicranum scoparium* et *Racomitrium aciculare*). En raison de leur rareté et de leurs caractéristiques, ces milieux présentent un grand intérêt biologique et paysager (Hendrickx et al., 2022). La préservation des habitats rocheux est essentielle pour conserver la biodiversité qui leur est propre. Toute altération de ces milieux, telle que la plantation ou l'élimination de la végétation arborescente, peut modifier les conditions microclimatiques et affecter les communautés végétales (Hendrickx et al., 2022).

Le présent mémoire s'articule dans le cadre d'une collaboration avec le LIFE Vallées ardennaises. Ce projet a débuté en septembre 2020 pour une durée de 8 ans et est à l'initiative de l'ASBL Domaine de Bérinzenne en collaboration avec le Service Public de Wallonie – Agriculture, Ressources Naturelles et Environnement. Son objectif principal est la restauration écologique des vallées ardennaises par des actions sur le lit mineur, le lit majeur ainsi que sur les versants boisés, en mettant l'accent sur le rétablissement de la continuité écologique. Le périmètre d'actions comprend les vallées forestières des bassins de la Vesdre, de l'Amblève, de l'Our et de l'Ourthe, limitées à l'Ardenne belge (Figure 2). Parmi les habitats ciblés, le projet reprend notamment les forêts naturelles de versants ainsi que les habitats rocheux de versants, dans les parcelles adhérentes au projet. Les actions prévues pour restaurer les affleurements rocheux sont essentiellement la préservation de l'habitat rocheux naturel. Pour restaurer les forêts de versants, la première étape est la mise à blanc des parcelles résineuses ainsi que l'élimination des semis naturels d'épicéas isolés dans les parcelles feuillues. Les sites seront ensuite laissés en libre évolution, parfois aidés par des plantations, pour retrouver le cortège floristique indigène, caractéristique de l'habitat (LIFE Vallées ardennaises, 2021).

Les projets de restauration écologique ont pour objectif de rétablir un écosystème dégradé, fragmenté, détruit, menacé ou rare dans son état naturel, antérieur à sa détérioration, tout en favorisant une biodiversité plus riche (Claessens & Wibail, 2022; SER, 2004). Dans le cadre d'un projet LIFE, des actions radicales sont nécessaires pour atteindre les objectifs, comme l'élimination des plantations de résineux par une coupe à blanc, pour retrouver l'écosystème indigène (Claessens & Wibail, 2022). Lorsque le sol n'a pas été modifié profondément (ex. : fertilisation, drainage), les milieux sont généralement capables de se régénérer par des processus naturels, bien qu'ils soient lents. Cette régénération est facilitée par les semences indigènes disponibles à proximité, permettant ainsi l'installation des essences de

la série climacique. La durée de recolonisation des sites restaurés varie en fonction des espèces (Dufrière et al., 2015).

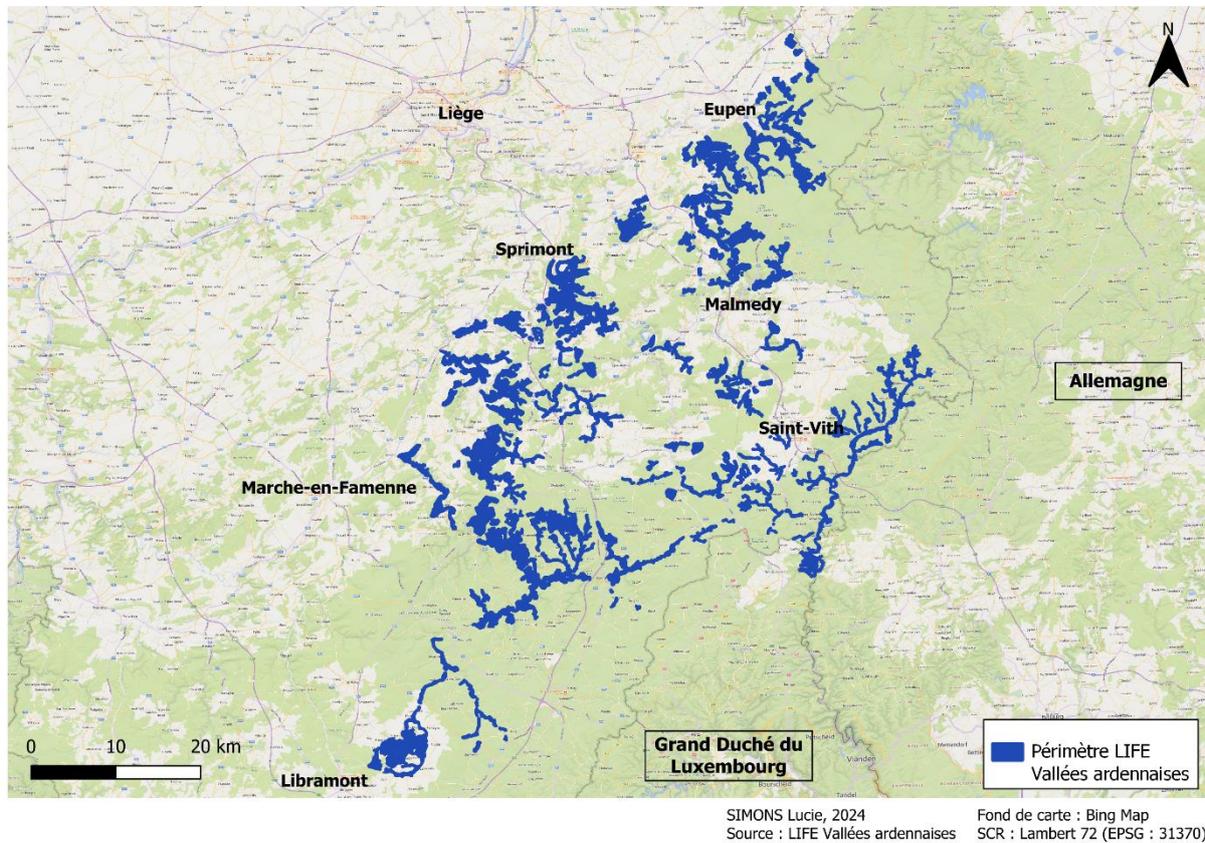


Figure 2 - Périmètre du LIFE Vallées ardennaises (LIFE Vallées ardennaises, 2021).

Etant donné que le projet LIFE Vallées ardennaises part d'une mise à blanc dans beaucoup de cas, il serait intéressant d'étudier l'évolution d'une population d'espèces présentes dans les sites restaurés afin de déterminer si la restauration est efficace. À cet effet, l'utilisation d'indicateurs biologiques est envisageable. Les bioindicateurs sont soit des organismes, soit des communautés d'organismes, renseignant sur la qualité de l'environnement au travers de certaines caractéristiques de leur biologie. Par exemple, les bryophytes, se développant sur les affleurements rocheux dans les forêts des versants ardennaises, sont des bioindicateurs intéressants (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Contrairement aux plantes vasculaires, les bryophytes n'ont pas de racines. Cet atout leur permet de pousser sur des substrats durs, impénétrables par les racines, comme les substrats rocheux, et ainsi de coloniser presque tous les écosystèmes de la planète. En plus de la nature du substrat, la présence des espèces de bryophytes est régie par de nombreux autres facteurs environnementaux comme l'humidité, l'intensité lumineuse, la température, l'exposition ou

encore le pH du substrat (He et al., 2016; Patiño & Vanderpoorten, 2018; Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

L'humidité est un élément essentiel au développement des bryophytes. En effet, ces espèces, n'ayant pas de système vasculaire, captent les précipitations atmosphériques par l'entièreté de leur appareil végétatif. Elles ont développé une stratégie poikilohydrique, c'est-à-dire que leur teneur en eau est régulée par l'humidité environnante. Pour échapper aux périodes de sécheresse, ces espèces ont développé une tolérance à la dessiccation, en permettant à leurs cellules de perdre la majorité de leur eau sans mourir et de reprendre leurs fonctions lorsqu'elles sont à nouveau hydratées. Ce degré de tolérance est valable jusqu'à un certain seuil et varie selon les espèces. Ainsi, les bryophytes sont actives uniquement lorsqu'elles sont hydratées et dépendent de l'atmosphère ainsi que des dépôts secs ou humides pour leur approvisionnement en eau et nutriments (He et al., 2016; Patiño & Vanderpoorten, 2018; Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Les bryophytes, se développant particulièrement dans des habitats ombragés, ont acquis la capacité de maintenir une photosynthèse efficace même en cas d'exposition à une faible intensité lumineuse. Cette adaptation leur permet d'avoir un rendement photosynthétique important en automne et au printemps, lorsque l'humidité atmosphérique nécessaire à leur activité est présente et que la compétition pour la lumière avec les trachéophytes est réduite (He et al., 2016; Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Cette adaptation explique également la présence d'un point de compensation de la photosynthèse bas chez les bryophytes (Gabriel & Bates, 2003; Vanderpoorten & Goffinet, 2009). En revanche, l'exposition à des intensités lumineuses élevées peut devenir dommageable pour les espèces occupant des microhabitats qui ne sont pas exposés à la lumière directe du soleil (He et al., 2016; Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Il est vrai que les bryophytes ne sont pas les éléments les plus visibles du paysage. Toutefois, la diversité des bryophytes est localement équivalente, voire supérieure, à celles des angiospermes (Goffinet, 2008). En effet, le groupe des bryophytes est classé deuxième en termes de richesse, juste après les plantes à fleurs (Hodgetts, 2019; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015). En Wallonie, pas moins de 720 espèces de bryophytes sont recensées dont un tiers sont très rares (Sotiaux & Vanderpoorten, 2015).

Grâce à leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques et leur diversité, les bryophytes sont de bons bioindicateurs (Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Majoritairement utilisées pour évaluer les niveaux de pollution dans l'environnement (Cowden et al., 2015; Gilbert, 1968; Oishi & Hiura, 2017), ces espèces sont également utilisées pour caractériser les changements des conditions climatiques (Hao & Chu,

2022). En effet, les bryophytes présentent des réactions prévisibles aux modifications induites dans leur environnement, par une variation au niveau de la composition taxonomique de la communauté, du comportement physiologique et de la diversité des espèces (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Ce mémoire a pour objectif d'utiliser les bryophytes saxicoles comme des indicateurs de l'évolution des communautés après une mise à blanc des peuplements résineux dans les versants forestiers des vallées ardennaises, réalisée dans un but de conservation. Plus précisément, nous aborderons la question suivante :

Dans quelle(s) mesure(s) la différence de richesse et de composition des populations de bryophytes saxicoles peut-elle être utilisée pour évaluer l'évolution des communautés après une coupe à blanc des peuplements de résineux dans les forêts de versants des vallées ardennaises ?

Nous formulerons l'hypothèse que (i) la flore des affleurements sous couvert d'épicéas est plus paucispécifique et présente une composition différente de celle des affleurements feuillus ; et que (ii) l'abattage des résineux, via une mise à blanc, conduit dans un premier temps à une perte de la diversité spécifique due aux changements radicaux dans les conditions microclimatiques et lumineuses. Nous tenterons enfin de déterminer (iii) quel laps de temps est nécessaire pour retrouver des communautés de richesse et de composition comparables à celles des communautés témoins.

2 Matériel et méthode

2.1 Site d'étude

Cette étude s'est déroulée en Wallonie au sein du périmètre du projet LIFE Vallées ardennaises (Figure 2). Ce dernier s'étend sur 35 sites Natura 2000 situés dans les vallées encaissées des bassins de la Vesdre, de l'Amblève, de l'Ourthe et de l'Our. Ces sites comprennent les cours d'eau, les fonds alluviaux et les versants concernés par des actions concrètes du projet. Le périmètre est ainsi réparti sur les provinces de Liège et du Luxembourg ainsi que sur le territoire de 33 communes (LIFE Vallées ardennaises, 2021).

2.2 Sélection des forêts de versants et des affleurements rocheux

La sélection des sites a été fortement contrainte par la disponibilité des parcelles de mise à blanc de résineux d'âge différent ainsi que des forêts de versants (témoins feuillus et résineux), contenant des affleurements rocheux suffisants pour réaliser les inventaires et proches les unes des autres dans la vallée pour limiter les variations environnementales. La tâche la plus difficile a été de trouver les différentes catégories de mise à blanc comprenant des affleurements rocheux.

Une première sélection des sites a été réalisée par un travail cartographique, avec le logiciel QGIS, version 3.28.11 (QGIS, 2024). Différentes couches, sélectionnées en fonction de leur pertinence pour la recherche des affleurements rocheux, ont permis de présélectionner les sites, comme

- Le modèle numérique de terrain pour identifier les sols rocheux (disponible sur le Géoportail de la Wallonie (s. d.)),
- Les orthophotoplans pour identifier le couvert forestier ainsi que les dates de mises à blanc éventuelles (disponible sur le Géoportail de la Wallonie (s. d.)),
- Des couches internes au projet LIFE, par exemple l'identification de rochers par un membre de l'équipe du LIFE.

Ensuite, une validation sur le terrain des sites présélectionnés est nécessaire. En effet, la cartographie ne permet pas de tout voir. Par exemple, les mises à blanc inférieures à un an ne sont pas encore visibles sur les orthophotoplans. De plus, il est important d'identifier les affleurements rocheux sur place pour vérifier leur accessibilité et leur superficie, qui doit être suffisante pour réaliser les inventaires. Au minimum, un bloc rocheux de 5 m² est nécessaire. Les actions du projet LIFE étant bien développées dans les vallées de l'Ourthe et de la Warche, cette première sélection de sites s'est focalisée sur ces deux vallées.

Une seconde sélection s'est basée sur l'obtention d'un maximum de représentants des six catégories étudiées, à savoir des mises à blanc d'âge allant de moins d'un an à 25 ans, des massifs feuillus et résineux, se situant dans une même vallée afin de maximiser l'homogénéité environnementale. De plus, il a été tenté d'obtenir systématiquement les six catégories sur des versants avec une exposition identique, afin de limiter les effets de l'exposition sur la composition des populations de bryophytes. Les différentes catégories de mise à blanc étant insuffisamment représentées dans la vallée de l'Ourthe, les sites de la vallée de la Warche (bassin de l'Amblève) ont été retenus. Les relevés se localisent du barrage de Robertville jusqu'à la carrière de la Warche à Bevercé ainsi que du Moulin du Bayehon jusqu'à la confluence avec la Warche (Figure 3). Cette sélection permet d'obtenir un total de 22 sites, pour réaliser les inventaires, résumé dans le Tableau 1 et illustré à la Figure 3. Les parcelles de mise à blanc sélectionnées ne sont pas toutes adhérentes au projet LIFE Vallées ardennaises. Les mises à blanc ont donc été réalisées soit par le LIFE Vallées ardennaises, soit par le gestionnaire forestier.

Tableau 1 - Nombre de sites par catégorie : feuillus, résineux, mise à blanc (MAB) <1an = mise à blanc inférieure à 1 an, MAB1-3ans = mise à blanc réalisée il y a 1 à 3 ans, MAB4-10ans = mise à blanc réalisée il y a 4 à 10 ans et MAB11-25ans = mise à blanc réalisée il y a 11 à 25 ans.

Catégories	Nombre de sites
Feuillus	6
Résineux	5
MAB<1an	2
MAB1-3ans	3
MAB4-10ans	3
MAB11-25ans	3

Les vallées concernées sont parmi les plus encaissées de l'Ardenne, offrant des conditions du milieu propice à une diversité abondante de bryophytes (Arrêté du Gouvernement wallon de désignation du site Natura 2000 BE33042 " Vallées de la Warche et du Bayehon en aval du barrage de Robertville " (M.B. 13.06.2017), 2016). La richesse spécifique en espèces de bryophytes en Ardenne équivaut à une moyenne de 143 espèces par carré de 4 km x 4 km, classant cette région dans les secteurs à haute richesse (Sotiaux & Vanderpoorten, 2015). Les habitats feuillus sélectionnés dans la vallée sont principalement des hêtraies acidiphiles médioeuropéennes ainsi que des forêts de pentes de type érablière de ravin (ou un milieu similaire) dans les versants exposés au nord (Claessens & Wibail, 2022). Les mises à blanc,

elles, sont essentiellement colonisées par le bouleau (*Betula sp.*), le genêt à balais (*Cytisus scoparius*) et les ronces (*Rubus sp.*).

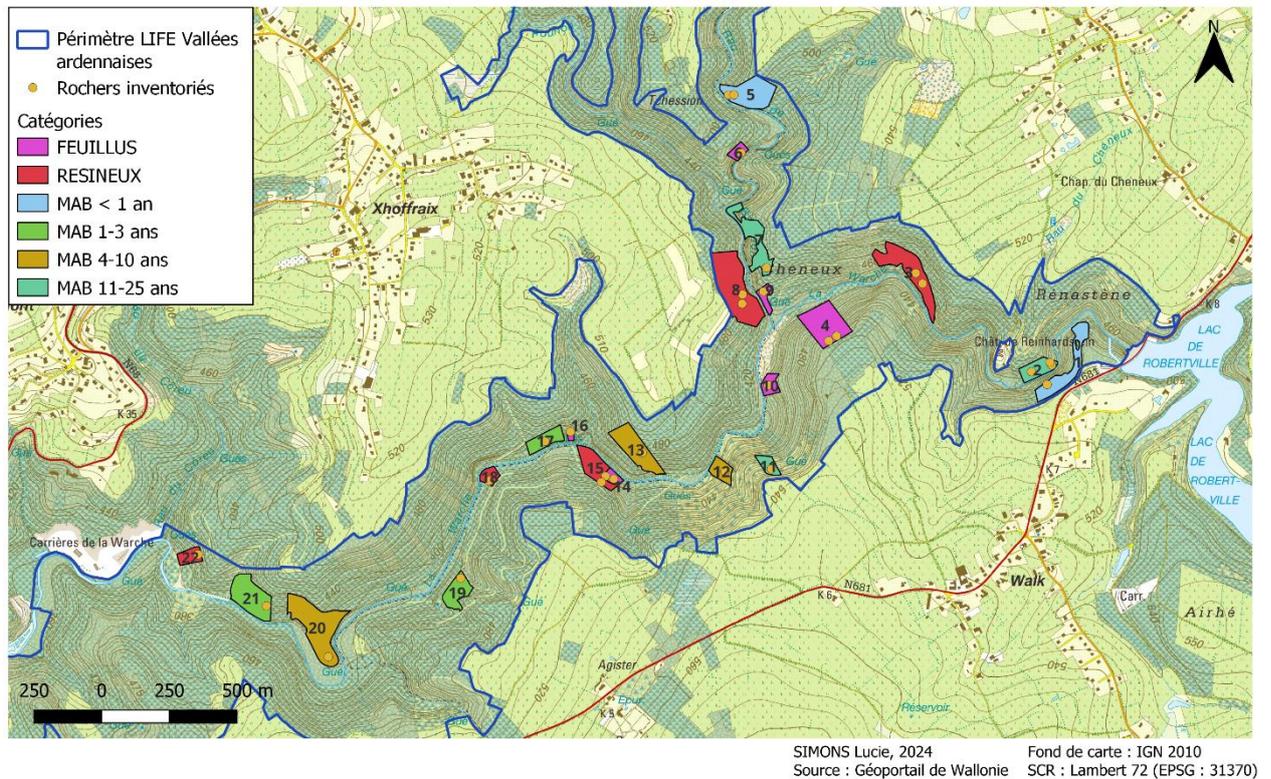


Figure 3 – Localisation des 22 sites sélectionnés pour réaliser les inventaires, dans les vallées de la Warche et du Bayehon, en aval du barrage de Robertville.

2.3 Echantillonnage des données floristiques

Au sein d'un site, seules les faces verticales des affleurements rocheux ont été inventoriées. Pour une question d'accessibilité, les inventaires ont été réalisés au pied de l'affleurement rocheux. L'unité d'échantillonnage a été définie par un quadrat de 50 cm sur 50 cm (Figure 4). Dix quadrats ont été recensés dans chacun des 22 sites retenus. Etant donné que l'exposition de l'affleurement rocheux peut fortement varier selon son agencement, les quadrats sont sélectionnés en veillant à couvrir l'ensemble des expositions de l'affleurement. Chaque quadrat a fait l'objet d'un inventaire exhaustif de la bryoflore saxicole. Les données ont été encodées dans une matrice floristique de présence/absence, récoltées entre décembre 2023 et avril 2024.



Figure 4 - Quadrat de 50 cm x 50 cm utilisé pour réaliser les inventaires (© L. Simons).

Les spécimens d'espèces non identifiables sur le terrain (ex : *Plagiothecium spp.*) ont été systématiquement collectés, placés dans des enveloppes en papier annotées et analysés ultérieurement au microscope en laboratoire. La clé de détermination utilisée pour identifier les bryophytes, sur base de leurs caractéristiques microscopiques, est celle de Hugonnot & Chavoutier (2021) pour les hépatiques et Smith (2004) pour les mousses.

L'ensemble de la flore inventoriée a été pris en compte pour compléter les bases de données déjà existantes, notamment l'Atlas des Bryophytes de Wallonie qui fournit la répartition des espèces en bryophytes en Wallonie (Sotiaux & Vanderpoorten, 2015). Les inventaires, réalisés dans le cadre de ce travail, sont disponibles dans leur intégralité sur *BIOGEO*net, une base de données taxonomiques et biogéographiques sur les êtres vivants (biogeonet.ulg.ac.be). De nouvelles cartes ont ainsi été réalisées à partir de *BIOGEO*net pour documenter la biodiversité en bryophytes des affleurements rocheux dans les vallées de la Warche et du Bayehon et ainsi alimenter la valeur patrimoniale de la région.

2.4 Acquisition des données environnementales

Pour chaque unité d'échantillonnage, des variables environnementales ont été relevées : la pente de l'affleurement rocheux, l'exposition, l'altitude et le recouvrement vasculaire du quadrat. La pente, l'exposition et l'altitude ont été mesurées au centre du quadrat. Les données concernant la pente ont été récoltées grâce à l'application mobile *Protractor 360* pour obtenir une donnée en degrés. L'exposition ainsi que l'altitude ont été relevées grâce à l'application mobile *Boussole*, pour acquérir une donnée respectivement en degrés et mètres. Le

recouvrement vasculaire consistait à déterminer un pourcentage de recouvrement des plantes vasculaires au sein du quadrat.

Les préférences stationnelles des bryophytes pour la luminosité, la disponibilité en nutriments et l'acidité du substrat sont déterminées pour chaque espèce grâce aux valeurs des indices écologiques d'Ellenberg, récupérées dans la base de données *Bryophytes of Europe Traits (BET)* (Van Zuijlen et al., 2023). Ces trois indices permettent de donner une estimation indirecte de ces variables abiotiques par quadrat, en calculant la moyenne de l'indice pour la variable considérée pour l'ensemble des espèces présentes dans le quadrat.

2.5 Traitement et analyses des données

Les données récoltées sur le terrain ont été retranscrites dans un fichier Excel où la matrice floristique de présence/absence a été retravaillée. Les analyses ont été réalisées sur les sites afin d'éviter la pseudo-répétition. Pour chaque matrice créée, les lignes représentent les sites, tandis que les colonnes indiquent soit la fréquence de chaque espèce dans les sites, soit le nombre total d'espèces par site. Les colonnes incluent également les variables environnementales, à savoir l'âge de la coupe, l'exposition, l'altitude, la pente de l'affleurement rocheux, le recouvrement vasculaire et les indices d'Ellenberg de luminosité, de nutriments et de pH du substrat. L'âge de la coupe représente le nombre d'années écoulées depuis la dernière mise à blanc. Un âge de 50 ans a été arbitrairement fixé pour les témoins de feuillus et résineux. Une variable binaire « feuillus » ainsi qu'une « résineux » permet de distinguer ces deux catégories. Pour l'analyse de la richesse spécifique, le nombre total d'espèces différentes présentes dans un site a été calculé. Pour l'analyse de la composition spécifique des sites, la fréquence de chaque espèce a été calculée sur base du nombre de quadrats où l'espèce est présente, divisé par le nombre total de quadrats par site (Annexe 2). Pour obtenir les valeurs des variables environnementales par site, une moyenne des données récoltées dans les dix quadrats a été effectuée. La valeur moyenne de l'exposition de chaque site a été binarisée en une variable nord-sud, avec la valeur « 0 » pour les orientations au nord et la valeur « 1 » pour les orientations au sud. Les matrices ainsi formées reprennent les informations relatives à l'ensemble des quadrats d'un même site. Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R studio, version 4.3.2 (Posit, 2024).

Dans un premier temps, une analyse exploratoire en composantes principales (ACP) a été effectuée. La fonction *PCA*, du package *FactoMineR* (Lê et al., 2008), appliquée sur la matrice de fréquences, combinée à la fonction *plot*, permet d'obtenir un nuage de points des

sites pour mettre en évidence les éventuels outliers (Figure 5). Le site 2 (MAB11-25ans) présente des compositions floristiques très différentes. Il est caractérisé par des cortèges floristiques basophiles (ex : *Tortella tortuosa* et *Fissidens dubius*) qui diffèrent du cortège acidophile de tous les autres sites. Dans une moindre mesure, le site 14 (feuillus) présente aussi une composition floristique différente car *Hylocomium splendens*, *Plagiochila asplenioides*, *Schistostega pennata* et *Trilophozia quinquedentata* ont seulement été recensées dans ce site. Toutefois, le cortège floristique reste acidophile. Par conséquent, le site 2 a été exclu des analyses sur la richesse spécifique. Pour la suite des analyses sur la composition spécifique, les espèces présentes dans un seul site, ainsi que les espèces présentes dans tous les sites, ont été retirées. Quarante espèces ont été enlevées, dont deux sont présentes dans tous les sites, *Campylopus flexuosus* et *Polytrichum formosum*, pour en conserver 41.

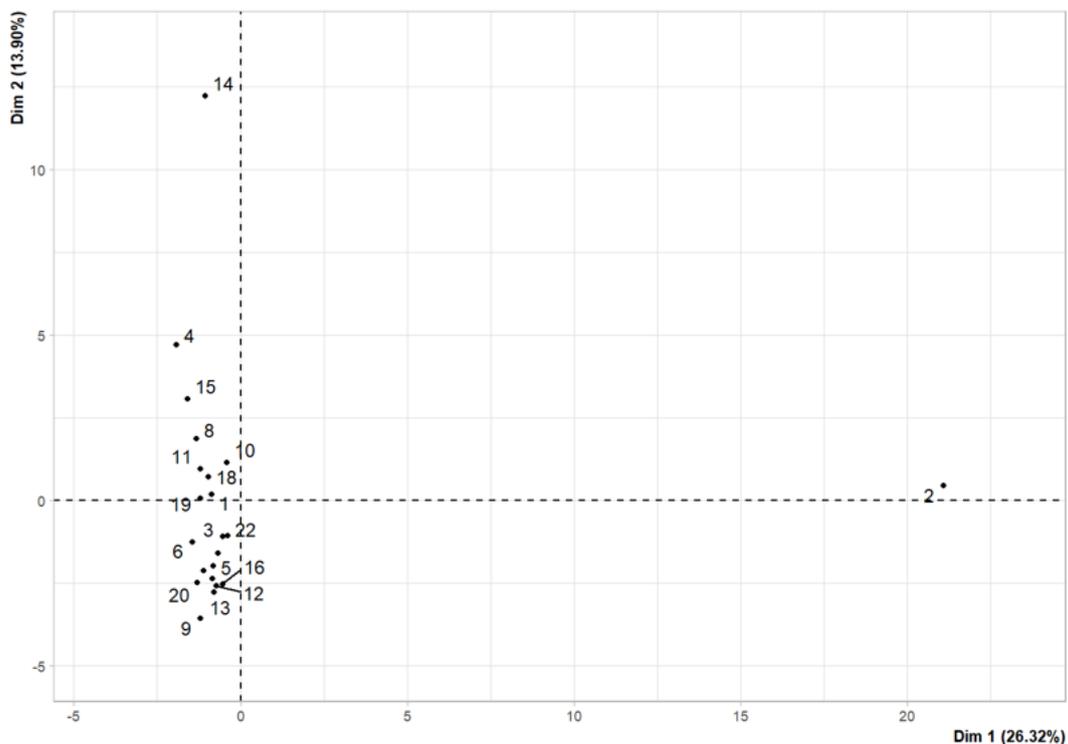


Figure 5 - Répartition des 22 sites sur les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales (ACP) basée sur la fréquence de l'ensemble des espèces de bryophytes présentes dans ces 22 sites.

2.5.1 Analyse de la variation de la richesse spécifique de la bryoflore saxicole selon les catégories

Une analyse de la variance, ANOVA, est réalisée pour déterminer la variation de richesse spécifique moyenne en espèces de bryophytes entre les catégories (feuillus, résineux, MAB<1an, MAB1-3ans, MAB4-10ans et MAB11-25ans).

L'ANOVA permet de tester deux hypothèses :

- la flore des affleurements sous couvert d'épicéas est plus paucispécifique que celle sous couvert feuillus ;
- l'abattage des résineux conduit dans un premier temps à une perte de la diversité spécifique dû aux changements radicaux dans les conditions microclimatiques et lumineuses.

De plus, cette analyse ANOVA va contribuer à tenter de déterminer le laps de temps nécessaire pour retrouver des communautés comparables aux communautés témoins. La fonction utilisée est *aov* (Chambers et al., 1992) avec comme variable explicative les six catégories (résineux, feuillus et les quatre états de mise à blanc) et comme variable dépendante le nombre total d'espèces par site. Pour gagner en puissance statistique, une ANOVA à deux facteurs est réalisée avec comme variables explicatives les six catégories et les sites et comme variable dépendante le nombre total d'espèces par quadrat. En cas de différence significative, un test post-hoc de Tukey HSD (Honest Significant Differences) est effectué pour identifier les différences significatives de richesse entre les catégories (Yandell, 1997). Un test de Student est exécuté pour comparer la variation de la richesse spécifique selon les orientations nord-sud. La fonction utilisée est *t.test* avec comme variables le nombre total d'espèces par site et les deux orientations.

Des « boîtes à moustaches » de la richesse totale en espèces en fonction de chaque catégorie permettent de visualiser les résultats obtenus par l'analyse de la variance. La matrice utilisée contenait le nombre total des espèces inventoriées par site. Le graphique a été construit avec la fonction *boxplot* (Murrell, 2018) où la variable dépendante *y* est le nombre total d'espèces par site et les variables explicatives sont les six catégories (résineux, MAB<1an, MAB1-3ans, MAB4-10ans, MAB11-25ans et feuillus). La comparaison de la richesse des différentes catégories est possible grâce aux valeurs de la médiane. Cette dernière représente la valeur pour laquelle 50 % des observations se trouvent au-dessus et 50 % en dessous, sans être influencée par des valeurs extrêmes. D'autres « boîtes à moustaches » ont été construites pour visualiser une éventuelle importance de l'exposition de l'affleurement rocheux (nord-sud) sur la richesse en espèces dans chaque catégorie. Elles ont été créées à l'aide de la fonction *ggplot*, du package *ggplot2* (Wickham et al., 2024), pour obtenir un graphique combinant les trois informations. Ainsi, chaque catégorie comprend deux boîtes, correspondantes aux orientations nord et sud observées dans la catégorie.

2.5.2 Analyse de la relation entre la composition spécifique de la bryoflore saxicole et les variables environnementales

La relation entre la fréquence des espèces par site et les conditions environnementales a été déterminée par une analyse en composantes principales (ACP). Dans un premier temps, la fonction *PCA* (Lê et al., 2008) est appliquée sur la matrice de fréquences des espèces et les sites sont représentés dans un nuage de points selon les deux premières dimensions par la fonction *fviz_pca_ind*, du package *factoextra* (Mundt & Kassambara, 2020). L'élément *habillage* permet de représenter les six catégories par un symbole unique. Ensuite, la corrélation entre les axes de l'ACP et les variables environnementales est analysée avec la fonction *PCA* (Lê et al., 2008) où les conditions environnementales sont les variables supplémentaires, aidant à comprendre comment ces variables contribuent à la structure des données. Toutes les variables environnementales ont été utilisées : l'âge de la coupe, l'exposition, l'altitude, la pente de l'affleurement rocheux, le recouvrement vasculaire et les indices d'Ellenberg de luminosité, de nutriments et d'acidité du substrat. La visualisation des corrélations des espèces avec les axes est possible grâce à un cercle de corrélations obtenu par la fonction *fviz_pca_var*, du package *factoextra* (Mundt & Kassambara, 2020). L'argument *invisible = "var"* permet d'obtenir seulement les corrélations des variables environnementales sur les deux premiers axes.

Cette relation entre la fréquence des espèces par site et les conditions environnementales a également été déterminée par une analyse de redondance (RDA). Ce modèle est réalisé avec la fonction *rda*, du package *vegan* (Oksanen et al., 2024), où les variables dépendantes *y* sont représentées par la fréquence des espèces dans les sites et les variables explicatives sont les variables feuillus et résineux ainsi que les huit variables environnementales. Un simple graphique permet de visualiser cette relation avec la fonction *plot*.

L'analyse en composantes principales est une méthode statistique exploratoire non contrainte, c'est-à-dire qu'elle définit des axes de variance maximale sur base uniquement de la matrice des fréquences des espèces dans les sites. Ensuite, les axes sont corrélés avec les variables environnementales. L'analyse de redondance, elle, est une méthode statistique explicative contrainte, c'est-à-dire que les axes sont construits sur base de la matrice de fréquences des espèces dans les sites et des variables environnementales, pour maximiser le pourcentage de variation floristique expliqué par les variables environnementales. Ces deux analyses sont complémentaires. En effet, elles permettent d'identifier si les observations se répartissent de manière identique dans l'espace multidimensionnel, ce qui suggère que les variables environnementales utilisées dans la RDA sont bien liées aux gradients floristiques

majeurs. Ainsi, la comparaison entre ces deux modèles permet d'identifier si les variables environnementales mesurées sur le terrain définissent bien la niche écologique des espèces (Jongman et al., 1995).

L'analyse en composantes principales et l'analyse de redondance permettent de répondre à l'hypothèse que les affleurements sous feuillus ont une composition différente des affleurements sous résineux ainsi qu'identifier la manière dont les communautés se succèdent depuis une mise à blanc.

De plus, la recherche d'espèces indicatrices des massifs forestiers de résineux, de feuillus et des coupes d'âge différent, a été effectuée par la méthode IndVal (Indicator Value) développée par Dufrêne & Legendre (1997). Cette méthode identifie des espèces indicatrices sur base de leur spécificité et leur fidélité. La spécificité d'une espèce correspond au nombre moyen d'individus de l'espèce dans une catégorie par rapport au nombre total d'individus de l'espèce dans toutes les catégories, correspondant à l'abondance relative de l'espèce dans une catégorie particulière par rapport à toutes les catégories. La fidélité définit le nombre de fois où, dans une catégorie, l'espèce est présente sur le nombre total de sites dans la catégorie, correspondant à la fréquence de l'espèce dans une catégorie particulière. L'indice IndVal est obtenu par le produit de ces paramètres de spécificité et fidélité (Dufrêne & Legendre, 1997). La fonction utilisée est *multipatt*, du package *indicspecies* (De Caceres & Legendre, 2009). La matrice floristique employée est celle de présence/absence des espèces dans les quadrats, car cette analyse réalisée sur la matrice de fréquences des espèces dans les sites ne donne aucune espèce indicatrice.

3 Résultats

3.1 Patterns floristiques globaux

Un total de 81 espèces de bryophytes, dont 22 hépatiques, a été inventoriées sur la totalité des sites sélectionnés (Annexe 1). Vingt-trois espèces sont considérées comme assez rares à rares en Wallonie contre 14 espèces en Ardenne (Tableau 2), ce qui représente respectivement 28 % et 17 % des espèces inventoriées. Ces espèces sont majoritairement localisées dans les peuplements de feuillus. De plus, les espèces rares ne sont pas présentes dans les sites mis à blanc inférieurs à 10 ans. La proportion d'espèces assez rares augmente progressivement avec la durée depuis la mise à blanc tandis que la proportion d'espèces communes/très communes diminue (Figure 6). Pour les deux espèces considérées comme rares en Ardenne, une carte visualisant les sites où l'espèce est présente a été créée en utilisant les données d'observations encodées dans *BIOGEOnet* (Figure 7 et Figure 8). Elles illustrent l'intérêt de la conservation des bryophytes saxicoles ainsi que de leurs habitats rocheux. De plus, l'espèce *Cephalozia lunulifolia* représente une nouvelle observation pour la vallée de la Warche (Figure 9).

Tableau 2 - Liste des espèces assez rares à rares recensées dans les vallées de la Warche et du Bayehon, en aval du barrage de Robertville, avec leur fréquence à l'échelle de la Wallonie et de la région de l'Ardenne (Sotiaux & Vanderpoorten, 2015) et classification de ces espèces selon le type d'habitat dans lequel elles ont été relevées au cours du présent travail (MAB=mise à blanc, massifs forestiers feuillus et résineux).

espèces	indice de rareté (Wal)	indice de rareté (Ard)	catégorie
<i>Amphidium mougeotii</i>	assez rare	AC (22,1)	MAB
<i>Andreaea rupestris</i>	rare	AR (11,2)	feuillus
<i>Barbilophozia attenuata</i>	assez rare	C (31,9)	toutes
<i>Bazzania trilobata</i>	rare	AR(7,3)	feuillus
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	rare	AR (5,2)	feuillus
<i>Dicranodontium denudatum</i>	assez rare	C (37,9)	toutes
<i>Dicranum majus</i>	assez rare	AR (10,1)	feuillus-résineux
<i>Diphyscium foliosum</i>	assez rare	AR (11,2)	feuillus
<i>Jungermannia hyalina</i>	rare	R (3,1)	MAB
<i>Lophozia excisa</i>	assez rare	AC (15,1)	feuillus
<i>Lophozia longidens</i>	rare	AR (8,1)	feuillus
<i>Lophozia sudetica</i>	rare	AR (13)	feuillus
<i>Marsupella emarginata</i>	assez rare	AC (25,2)	feuillus-résineux
<i>Metzgeria conjugata</i>	assez rare	AR (14,5)	MAB
<i>Mnium stellare</i>	assez commune	AR (12,5)	MAB
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	assez rare	AR (12,7)	MAB
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	assez rare	AC (29,1)	toutes
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	assez rare	AC (20,3)	feuillus
<i>Rhabdoweisia fugax</i>	rare	AR (9,4)	toutes
<i>Sanionia uncinata</i>	assez rare	C (33,5)	MAB

<i>Schistostega pennata</i>	assez rare	AC (21)	feuillus
<i>Sphagnum quinquefarium</i>	assez rare	AC (22,9)	toutes
<i>Sphenolobus minutus</i>	rare	R (4,7)	feuillus
<i>Trilophozia quinquedentata</i>	rare	AR (6)	feuillus

Légende	
classe de rareté	fréquence
rare (R)	1 - 4.9 %
assez rare (AR)	5 - 14.9 %
assez commune (AC)	15 - 29.9 %
commune (C)	30 - 60 %

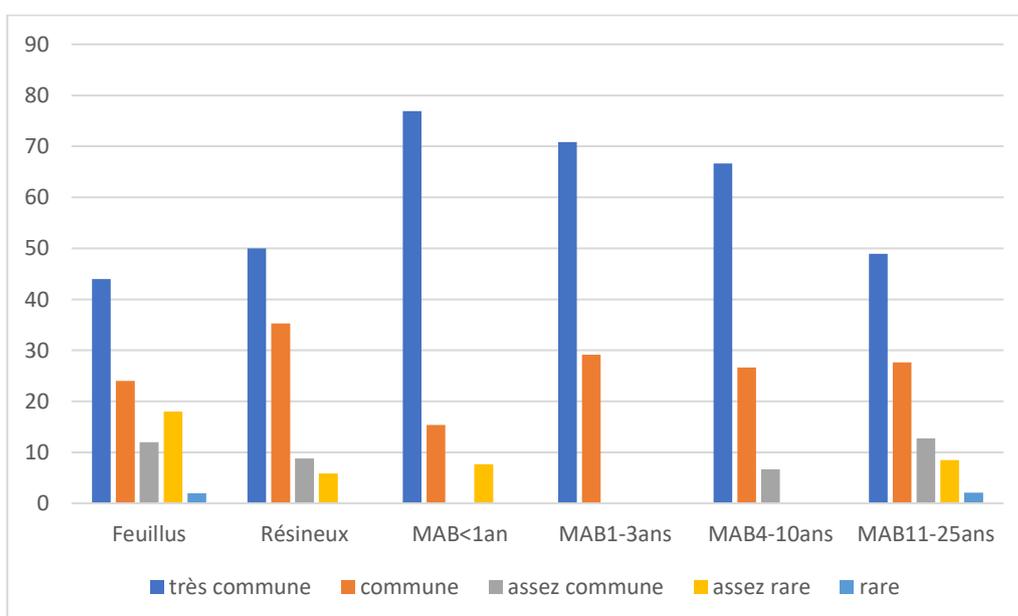
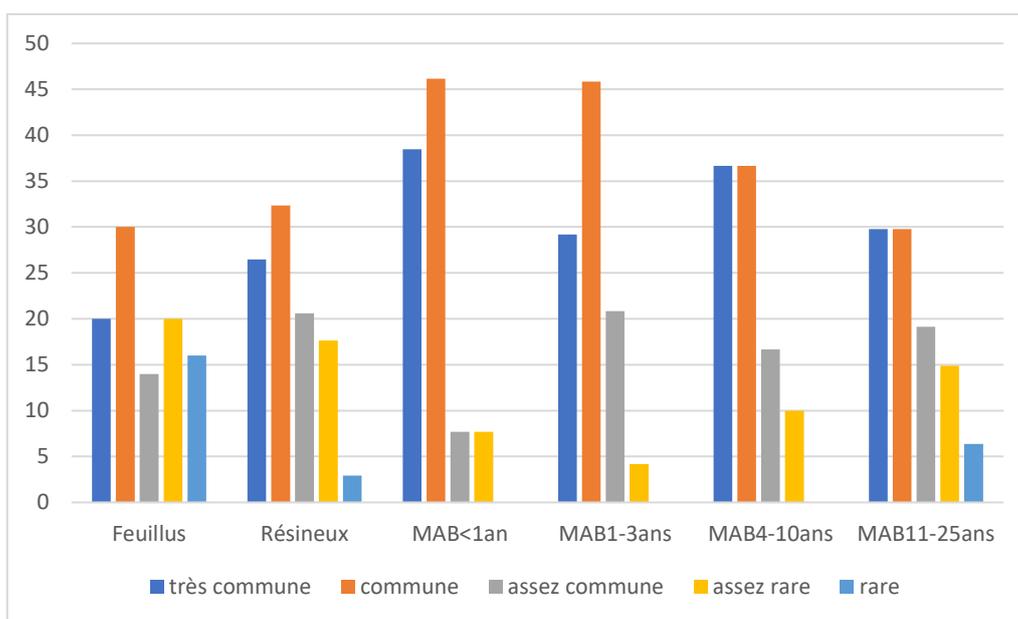


Figure 6 - Répartition de l'indice de rareté des 81 espèces inventoriées dans le cadre de cette étude, en Wallonie (au-dessus) et en Ardenne (en dessous), en pourcentage, dans chaque catégorie (feuillus, résineux, MAB<1an = mise à blanc inférieure à 1 an, MAB1-3ans = mise à blanc réalisée il y a 1 à 3 ans, MAB4-10ans = mise à blanc réalisée il y a 4 à 10 ans, MAB11-25ans = mise à blanc réalisée il y a 11 à 25 ans). Le pourcentage est calculé sur base du nombre d'espèces total dans chaque catégorie.

Jungermannia hyalina

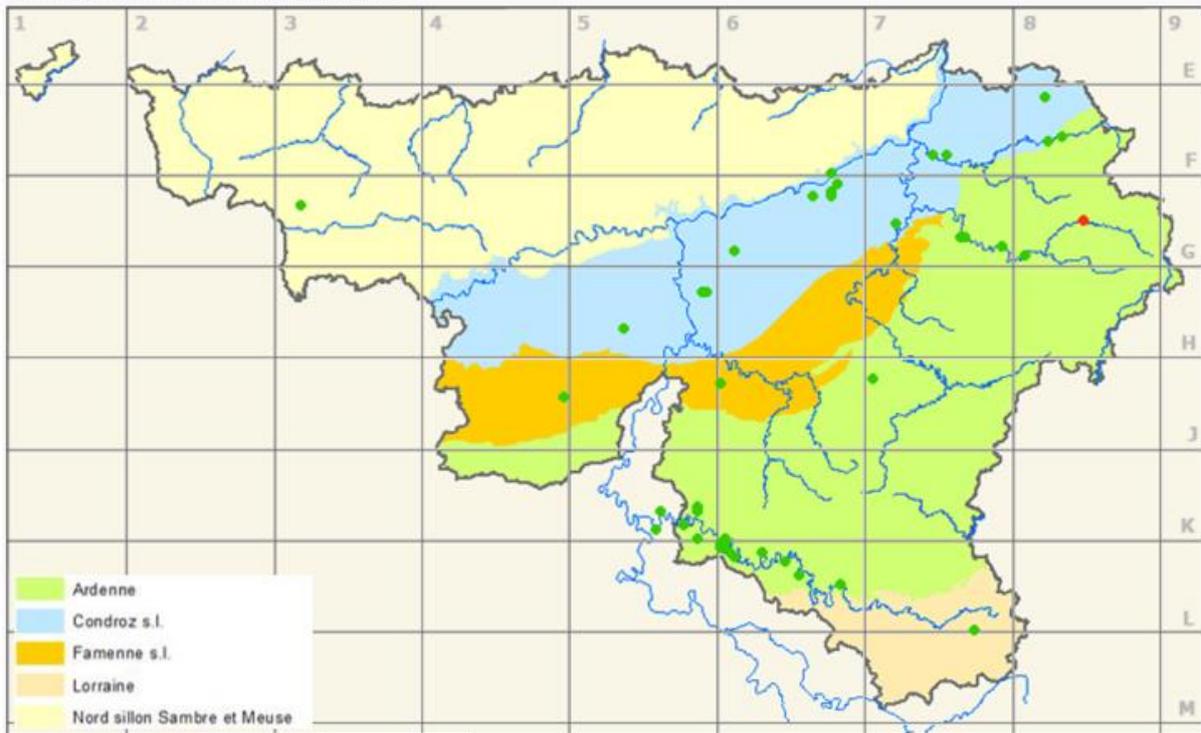


Figure 7 - Localisation des stations de *Jungermannia hyalina* en Wallonie et aux alentours dans le maillage cartographique IFBL de 16 km². Les stations déjà connues sont représentées par un rond vert et les stations nouvellement encodées grâce à ce travail sont représentées par un rond rouge.

Sphenolobus minutus

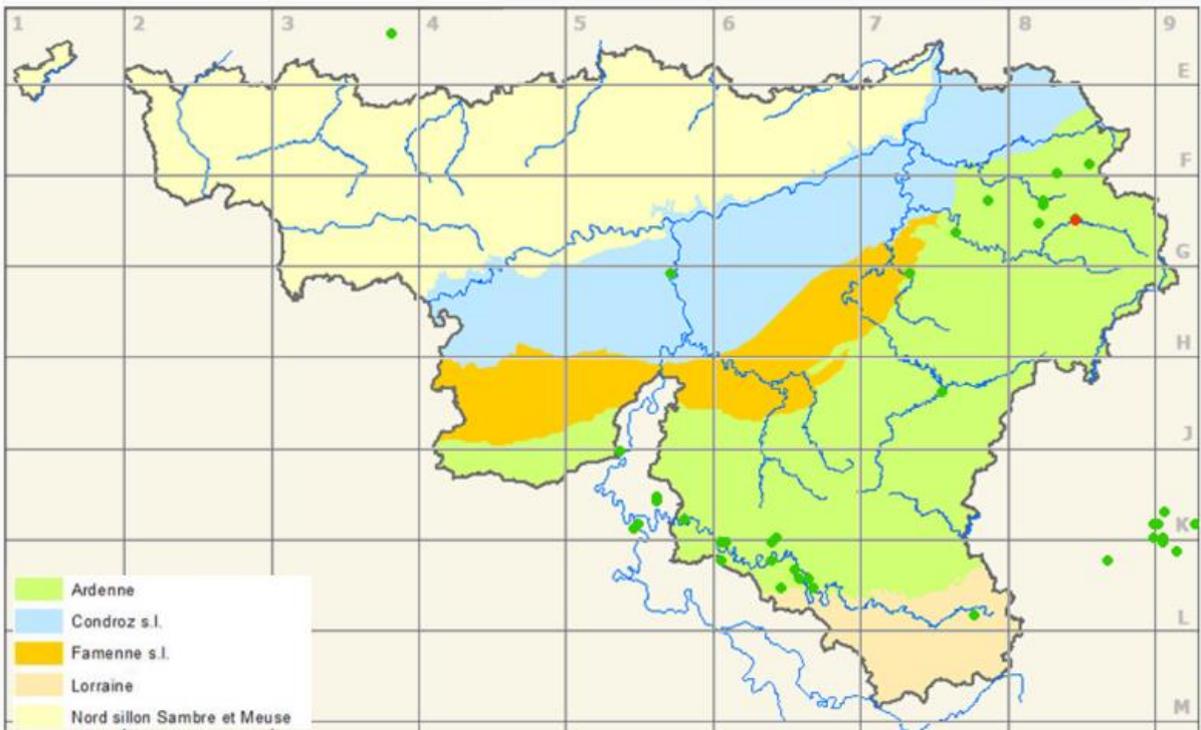


Figure 8 – Localisation des stations de *Sphenolobus minutus* en Wallonie et aux alentours dans le maillage cartographique IFBL de 16 km². Les stations déjà connues sont représentées par un rond vert et les stations nouvellement encodées grâce à ce travail sont représentées par un rond rouge.

Cephalozia lunulifolia

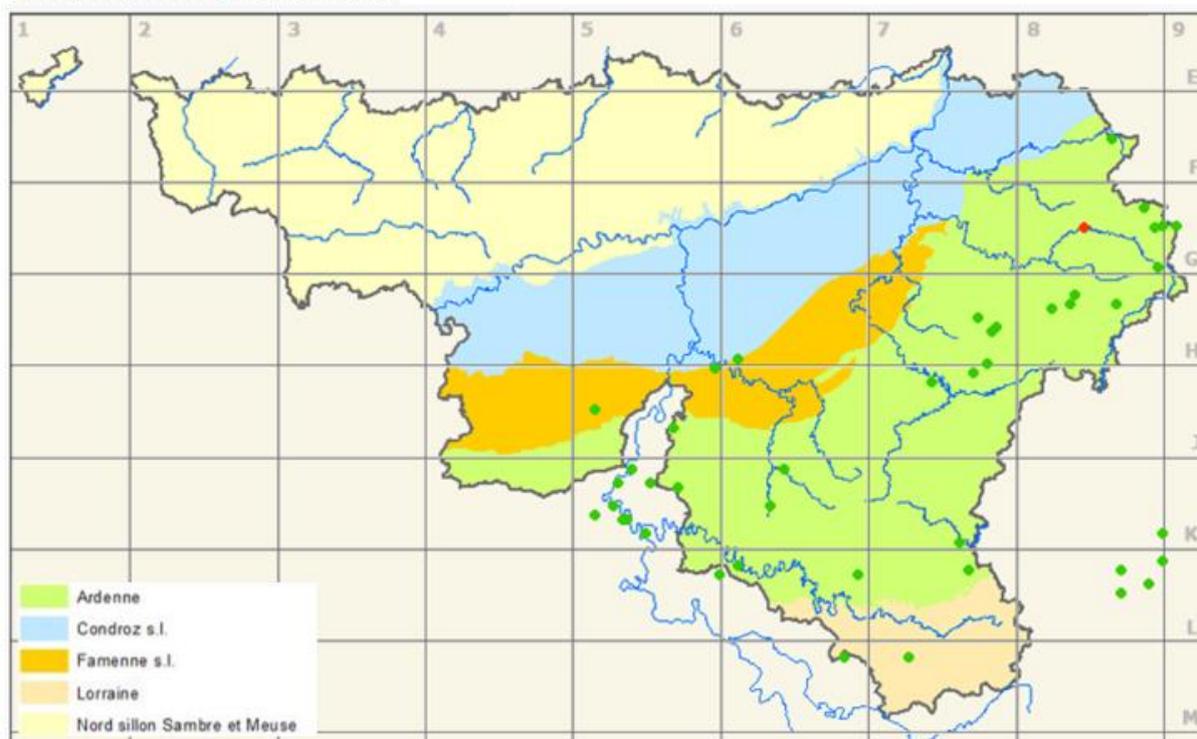


Figure 9 - Localisation des stations de *Cephalozia lunulifolia* en Wallonie et aux alentours dans le maillage cartographique IFBL de 16 km². Les stations déjà connues sont représentées par un rond vert et les stations nouvellement encodées grâce à ce travail sont représentées par un rond rouge.

3.2 Analyse de la variation de la richesse spécifique de la bryoflore saxicole selon les catégories

L'analyse de la variance, ANOVA, sur la variation de richesse spécifique dans chaque catégorie par site donne une p-valeur de 0.057, indiquant une significativité marginale de richesse spécifique en espèces de bryophytes entre les catégories, due à une faible puissance du test (2-3 sites par catégorie). Les différences de richesse dues au facteur « catégories » sont renforcées par l'analyse effectuée au niveau des quadrats. Dans cette analyse à deux facteurs (catégories et sites), le facteur « site » était non significatif (p-valeur de 0.319) tandis que la p-valeur du facteur « catégories » était de $2.09 \cdot 10^{-10}$. Le test de Tukey fait ressortir neuf différences significatives en termes de richesse (Tableau 3), dont une différence significative est identifiée entre la catégorie feuillus et la catégorie résineux. De plus, il n'existe pas de différence significative entre la catégorie MAB4-10ans et la catégorie feuillus mais une différence significative est identifiée entre la catégorie MAB11-25 et la catégorie feuillus.

Tableau 3 - Résultats du test de Tukey HSD pour identifier, par une *, les paires de catégories présentant une différence significative en termes de richesse d'espèces. Ce test a été réalisé sur la richesse en espèces par site, hormis le site 2.

Paires de catégories	p-valeur	Paires de catégories	p-valeur
MAB<1an-FEULLUS	0*	MAB11-25ans-MAB1-3ans	0.6
MAB1-3ans-FEULLUS	0*	MAB11-25ans-MAB<1an	0*
MAB1-3ans-MAB<1an	0.04*	RESINEUX-FEULLUS	0*
MAB4-10ans-FEULLUS	0.52	RESINEUX-MAB<1an	0*
MAB4-10ans-MAB<1an	0*	RESINEUX-MAB1-3ans	0.13
MAB4-10ans-MAB1-3ans	0*	RESINEUX-MAB4-10ans	0.62
MAB4-10ans-MAB11-25ans	0.56	RESINEUX-MAB11-25ans	1.00
MAB11-25ans-FEULLUS	0.01*		

La richesse en nombre d'espèces de bryophytes recensées par catégorie est représentée par des « boîtes à moustaches » à la Figure 10. Cette richesse fluctue selon les six catégories. Les mises à blanc très récentes présentent la richesse la plus faible, tandis que les peuplements de feuillus présentent la richesse la plus élevée. De plus, les peuplements de feuillus présentent une richesse en nombre d'espèces de bryophytes plus importante que les peuplements de résineux. Ces « boîtes à moustaches » identifient également une augmentation progressive de la richesse à partir d'une mise à blanc récente jusqu'au peuplement de référence, à savoir les feuillus. Toutefois, une diminution de la richesse s'observe dans la catégorie des mises à blanc anciennes de 11 à 25 ans. Cependant, aucune différence significative n'est identifiée entre la catégorie MAB11-25ans et les catégories MAB1-3ans et MAB4-10ans (Tableau 3).

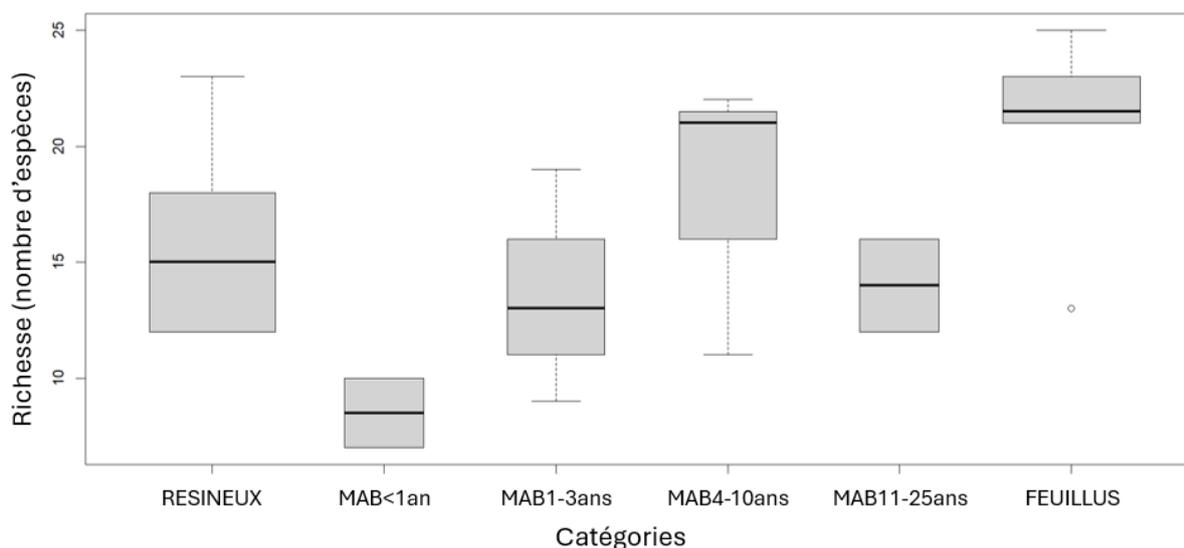


Figure 10 – Distribution de la richesse en nombre d'espèces de bryophytes par site (excluant le site 2) selon les six catégories : résineux, mise à blanc (MAB) inférieure à 1 an, MAB entre 1 et 3 ans, MAB entre 4 et 10 ans, MAB entre 11 et 25 ans et feuillus. Les lignes noires horizontales dans les boîtes identifient la médiane, c'est-à-dire la valeur pour laquelle 50 % des données se situent en dessous et 50 % au-dessus. Les valeurs des médianes sont disponibles à l'Annexe 3. Le bas et le haut de la boîte identifient le 1^{er} et le 3^{ème} quartile. Les traits pointillés perpendiculaires aux boîtes sont appelés les moustaches. Elles représentent la variation des données entre le 1^{er} (ou 3^{ème} quartile) et la valeur minimale (ou maximale) compris dans 1.5 fois l'écart interquartile. 25 % des données sont représentées entre le bord de la boîte et l'extrémité de la moustache. Les ronds, en dehors des boîtes, représentent les valeurs extrêmes.

Les « boîtes à moustaches » tenant compte de l'orientation permettent d'identifier que l'exposition joue un rôle essentiel sur la richesse en espèces dans un site (Figure 11). De manière générale, les sites exposés au nord sont plus riches que les sites exposés au sud. Le test de Student, réalisé sur la richesse selon les orientations nord-sud, confirme, avec une p-valeur de 5^{-11} , qu'une différence significative de richesse en espèces de bryophytes existe selon l'orientation.

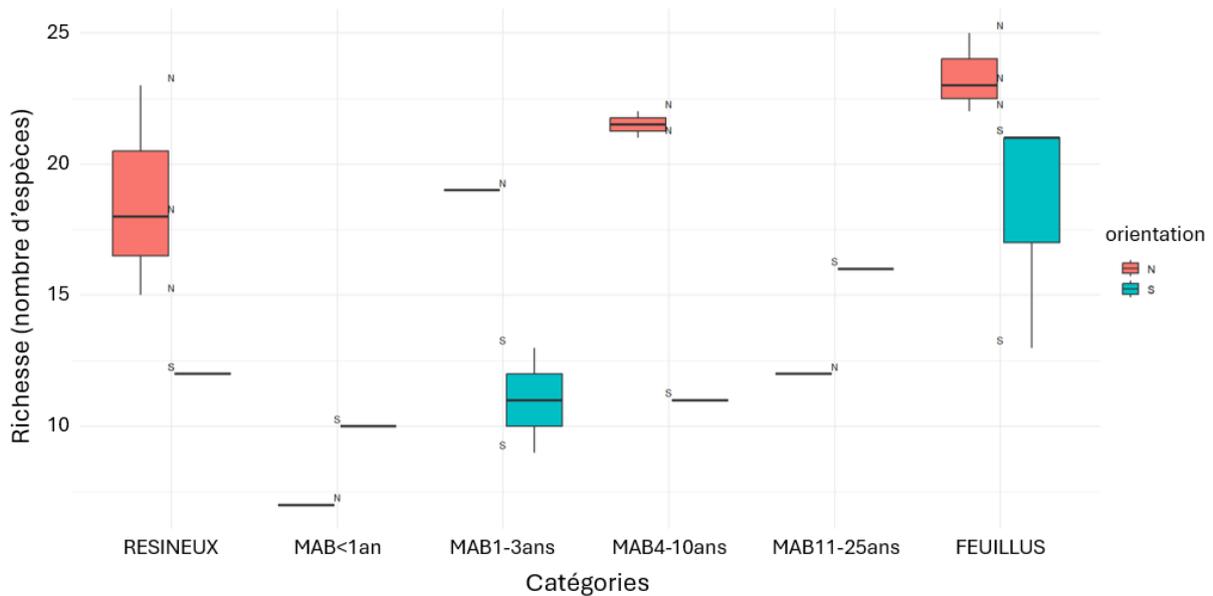


Figure 11 – Distribution de la richesse en nombre d'espèces de bryophytes par site (hormis le site 2) selon l'orientation (nord-sud) ainsi que selon les six catégories : résineux, mise à blanc (MAB) inférieure à 1 an, MAB entre 1 et 3 ans, MAB entre 4 et 10 ans, MAB entre 11 et 25 ans et feuillus. Chaque catégorie possède deux boîtes, une représentant la richesse en espèces au nord, en orange, et l'autre représentant la richesse en espèces au sud, en bleu. Les lignes noires horizontales dans les boîtes identifient la médiane, c'est-à-dire la valeur pour laquelle 50 % des données se situent en dessous et 50 % au-dessus. Les valeurs des médianes se trouvent à l'Annexe 3. Le bas et le haut de la boîte identifient le 1^{er} et le 3^{ème} quartile. Les traits pointillés perpendiculaires aux boîtes sont appelés les moustaches. Elles représentent la variation des données entre le 1^{er} (ou 3^{ème}) quartile et la valeur minimale (ou maximale) compris dans 1.5 fois l'écart interquartile. 25 % des données sont représentées entre le bord de la boîte et l'extrémité de la moustache. Les ronds, en dehors des boîtes, représentent les valeurs extrêmes. Lorsque l'orientation est caractérisée par une seule valeur, la boîte se traduit par une ligne, étant donné un manque de variation des données.

3.3 Analyse de la relation entre la composition spécifique de la bryoflore saxicole et les variables environnementales

L'analyse en composantes principales (ACP), réalisée sur la matrice de fréquences des espèces dans les sites (Annexe 2), représente les différents sites en fonction de leur composition taxonomique (Figure 12). Les deux premières composantes expliquent un total de 32.8 % de la variation floristique, 19.8 % pour la première et 13 % pour la seconde. La corrélation des espèces avec les deux premières dimensions ainsi que celle des variables environnementales

avec les deux premières dimensions sont représentées à la Figure 13. Le Tableau 4 reprend les coefficients de corrélation aux facteurs environnementaux.

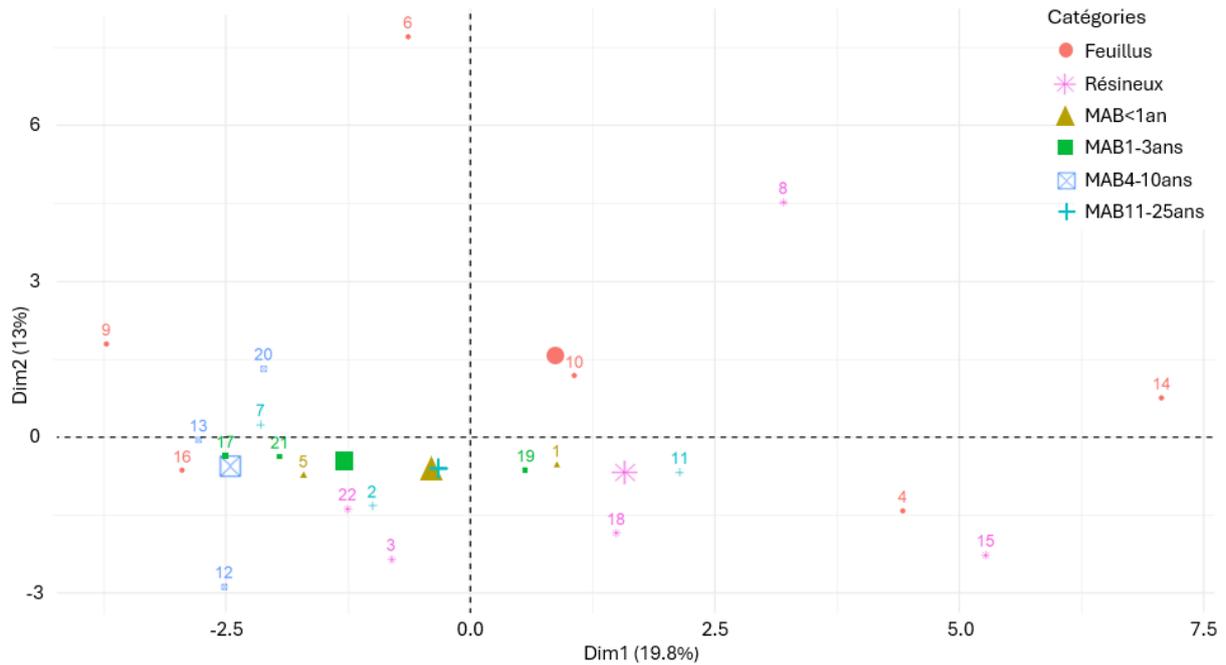


Figure 12 - Répartition des sites sur les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales (ACP) basée sur la fréquence de 41 espèces de bryophytes, excluant les espèces présentes dans un seul site ou dans tous les sites. Les sites situés en Ardenne belge sont représentés par des massifs de feuillus et de résineux ainsi que différents stades de recolonisation après une coupe à blanc (MAB) de résineux. Ils sont identifiés par une couleur et un symbole différents selon leur catégorie. Les symboles de plus grande taille sans numéro au-dessus représentent la position moyenne pour la catégorie. Les coordonnées des sites ainsi que les coordonnées moyennes des catégories sont disponibles à l'Annexe 4.

Tableau 4 - Coefficients de corrélation, sur les deux premiers axes de l'ACP basée sur la matrice de fréquences de 41 espèces de bryophytes (excluant les espèces présentes dans un seul site et celles présentes dans les 22 sites), des variables environnementales : âge de la coupe, exposition, altitude, pente de l'affleurement rocheux, recouvrement vasculaire, les indices d'Ellenberg de luminosité, d'acidité du substrat et de nutriments, feuillus et résineux.

	Dimension 1	Dimension 2
Coefficients de corrélation		
âge	0.41	0.22
exposition	-0.68	0.11
altitude	0.22	0.04
pente	0.18	-0.39
recouvrement vasculaire	-0.39	0.22
indice L	-0.79	0.19
indice R	-0.12	0.06
indice N	0.11	-0.03
feuillus	0.19	0.41
résineux	0.30	-0.17

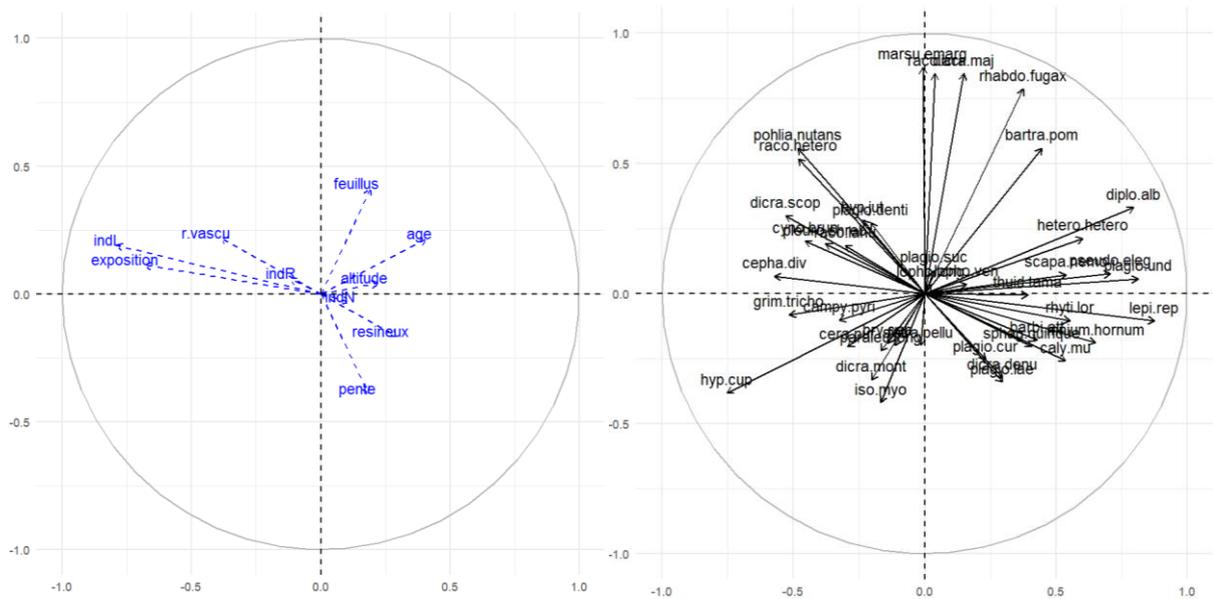


Figure 13 – A gauche : corrélations sur les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales (ACP) des variables environnementales : âge de la coupe, exposition, altitude, pente, r.vascu = recouvrement vasculaire, indL = indice d'Ellenberg de luminosité, indN = indice d'Ellenberg de nutriments, indR = indice d'Ellenberg d'acidité du substrat, feuillus et résineux. A droite : cercle de corrélations sur les deux premiers axes d'une analyse en composantes principales (ACP) basée sur 41 espèces de bryophytes, excluant les espèces présentes dans un seul site et celles présentes dans les 22 sites. La longueur des flèches est proportionnelle à la corrélation entre la variable et l'axe. Les coordonnées des 41 espèces sont disponibles à l'Annexe 4.

barbi.att = *Barbilophozia attenuata*, bartra.pom = *Bartramia pomiformis*, bry.cap = *Bryum capillare*, caly.mu = *Calypogeia muelleriana*, campy.pyri = *Campylopus pyriformis*, cepha.div = *Cephaloziella divaricata*, cera.pur = *Ceratodon purpureus*, cyno.brun = *Cynodontium bruntonii*, dicra.denu = *Dicranodontium denudatum*, dicra.maj = *Dicranum majus*, dicra.mont = *Dicranum montanum*, dicra.scop = *Dicranum scoparium*, diplo.alb = *Diplophyllum albicans*, grim.tricho = *Grimmia trichophylla*, hetero.hetero = *Heterocladium heteropterum*, hyp.cup = *Hypnum cupressiforme*, hyp.jut = *Hypnum jutlandicum*, iso.myo = *Isoetecium myosuroides*, lepi.rep = *Lepidozia reptans*, lopho.long = *Lophozia longidens*, lopho.ven = *Lophozia ventricosa*, marsu.emarg = *Marsupella emarginata*, mniium.hornum = *Mnium hornum*, paraleu.long = *Paraleucobryum longifolium*, plagio.cur = *Plagiothecium curvifolium*, plagio.denti = *Plagiothecium denticulatum*, plagio.lae = *Plagiothecium laetum*, plagio.suc = *Plagiothecium succulentum*, plagio.und = *Plagiothecium undulatum*, pleuro.shreb = *Pleurozium shreberi*, pohlia.nutans = *Pohlia nutans*, pseudo.eleg = *Pseudotaxiphyllum elegans*, raco.aci = *Racomitrium aciculare*, raco.hetero = *Racomitrium heterostichum*, raco.lanu = *Racomitrium lanuginosum*, rhabdo.fugax = *Rhabdoweisia fugax*, rhyti.lor = *Rhytidiadelphus loreus*, scapa.nemo = *Scapania nemorosa*, sphag.quinque = *Sphagnum quinquefarium*, tetra.pellu = *Tetraphis pellucida*, thuid.tama = *Thuidium tamariscinum*.

Les deux premières dimensions montrent que l'âge de la coupe, les résineux, la luminosité, l'exposition, la pente de l'affleurement rocheux et les feuillus contribuent le plus à l'espace des caractères multivariés. En effet, la première dimension de l'ACP présente une corrélation positive avec l'âge de la coupe (0.41) et est négativement corrélée avec l'indice d'Ellenberg de luminosité (- 0.79) et l'exposition (- 0.68). Ces données signifient que plus la valeur sur l'axe 1 est négative, plus la luminosité du site est importante, plus l'âge de la coupe est faible, c'est-à-dire une coupe récente, et plus le site tend vers une orientation sud. A l'inverse, plus la valeur sur l'axe 1 est positive, plus l'âge de la coupe du site est important, c'est-à-dire une coupe ancienne, plus la luminosité est faible et l'exposition du site tend vers une orientation nord. La deuxième dimension de l'ACP est positivement corrélée aux feuillus (0.41) et négativement avec la pente (- 0.39) et de manière moindre avec les résineux. Ces données impliquent que plus la valeur de l'axe 2 est positive, plus les sites ont tendance à être

des peuplements de feuillus et à avoir une pente de l'affleurement rocheux faible. A l'opposé, plus la valeur de l'axe 2 est négative, plus les sites ont tendance à avoir une pente de l'affleurement importante et à être des peuplements de résineux.

La première dimension de l'ACP distingue les milieux ouverts de coupe à blanc, négativement corrélés à l'axe 1, des milieux fermés de peuplements résineux et feuillus, positivement corrélés à l'axe 1. Les sites de mise à blanc sont positivement corrélés à la luminosité et à l'exposition mais négativement à l'âge de la coupe. A l'opposé, les sites de massifs forestiers de feuillus et de résineux sont caractérisés par une luminosité faible, une exposition nord et un âge élevé. Les variables de la pente de l'affleurement rocheux, du recouvrement vasculaire, de l'altitude et des indices d'acidité et de nutriments du substrat sont moins corrélées à la première dimension. Au niveau des espèces, un premier groupe notamment constitué de *Cephaloziella divaricata*, *Dicranum scoparium*, *Grimmia trichophylla* et *Hypnum cupressiforme*, a des corrélations négatives avec l'axe 1 de l'ACP. Leur fréquence augmente donc de manière corrélée avec la luminosité et l'exposition, c'est-à-dire que ces espèces auront plutôt tendance à occuper des sites de mise à blanc lumineux et exposés sud. A l'opposé, un groupe d'espèces reprenant notamment *Diplophyllum albicans*, *Lepidozia reptans*, *Plagiothecium undulatum* et *Pseudotaxiphyllum elegans*, dont les corrélations sont positives avec l'axe 1, auront plutôt tendance à occuper des massifs forestiers de feuillus et de résineux avec une luminosité faible et une exposition nord.

La deuxième dimension de l'ACP différencie les peuplements de feuillus, corrélés positivement à l'axe 2, des peuplements de résineux, corrélés négativement à l'axe 2. Les sites de résineux sont corrélés à la pente de l'affleurement rocheux, caractérisant ces sites par une pente de l'affleurement importante. Les variables de luminosité, d'exposition, d'altitude et des indices d'Ellenberg de nutriments et d'acidité du substrat sont moins corrélées à la deuxième dimension. Au niveau des espèces, un premier groupe, notamment composé de *Bartramia pomiformis*, *Dicranum majus* et *Rhabdoweisia fugax*, a des corrélations positives sur les deux axes de l'ACP. Leur fréquence augmente de manière corrélée dans les massifs forestiers de feuillus. Un autre groupe d'espèces, composé notamment de *Barbilophozia attenuata*, *Calypogeia muelleriana* et *Sphagnum quinquefarium*, qui a des corrélations positives avec l'axe 1 mais négatives avec l'axe 2, aura plutôt tendance à voir la fréquence de ces espèces augmenter

de manière corrélée dans les massifs forestiers de résineux avec une pente de l’affleurement rocheux importante.

L’analyse de redondance (RDA) entre la matrice de fréquences des espèces dans les sites et les variables environnementales (feuillus, résineux, l’âge de la coupe, l’exposition, l’altitude, la pente de l’affleurement rocheux, le recouvrement vasculaire et les indices d’Ellenberg de luminosité, de nutriments et de l’acidité du substrat) révèle que les deux premières composantes expliquent un total de 41 % de la covariance entre la fréquence des espèces et les variables environnementales (Figure 14 et Figure 15). Le premier axe de la RDA explique 31.07 % de la covariance. Le deuxième axe explique, quant à lui, 9.96 % de la covariance. Le Tableau 5 reprend les coefficients de corrélation aux facteurs environnementaux sur les deux premiers axes.

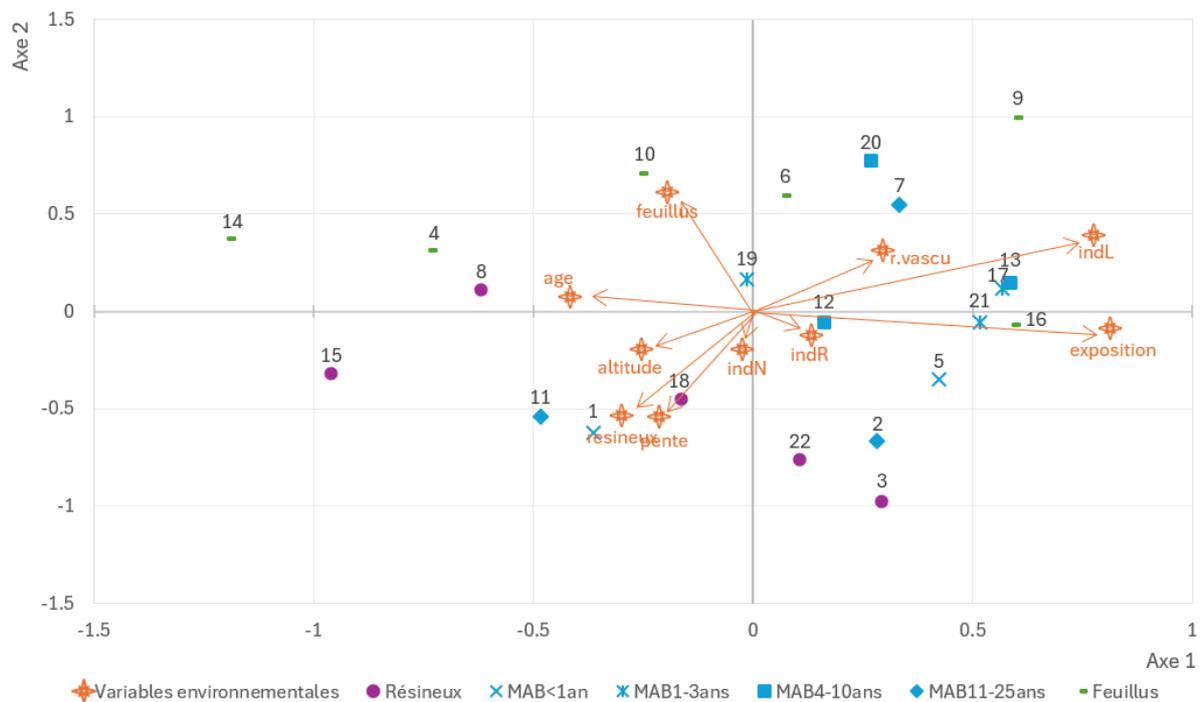


Figure 14 – Représentation des corrélations entre les variables environnementales et les sites par une analyse de redondance (RDA) sur les deux premiers axes, basée sur la fréquence de 41 espèces de bryophytes, excluant les espèces présentes dans un seul site ou dans tous les sites, et sur les variables environnementales (âge de la coupe, exposition, altitude, pente, r.vascu = recouvrement vasculaire, indL = indice d’Ellenberg de luminosité, indN = indice d’Ellenberg de nutriments, indR = indice d’Ellenberg d’acidité du substrat, feuillus et résineux). Les sites de mise à blanc sont représentés par la couleur bleue mais par un symbole différent selon leur catégorie. Les sites de résineux sont représentés par un rond mauve. Les sites de feuillus sont représentés par une barre horizontale verte. Les variables environnementales sont représentées par une étoile orange ainsi qu’une flèche dont la longueur est proportionnelle à la corrélation entre la variable et l’axe. Les coordonnées des sites ainsi que des variables environnementales sont disponibles à l’Annexe 5.

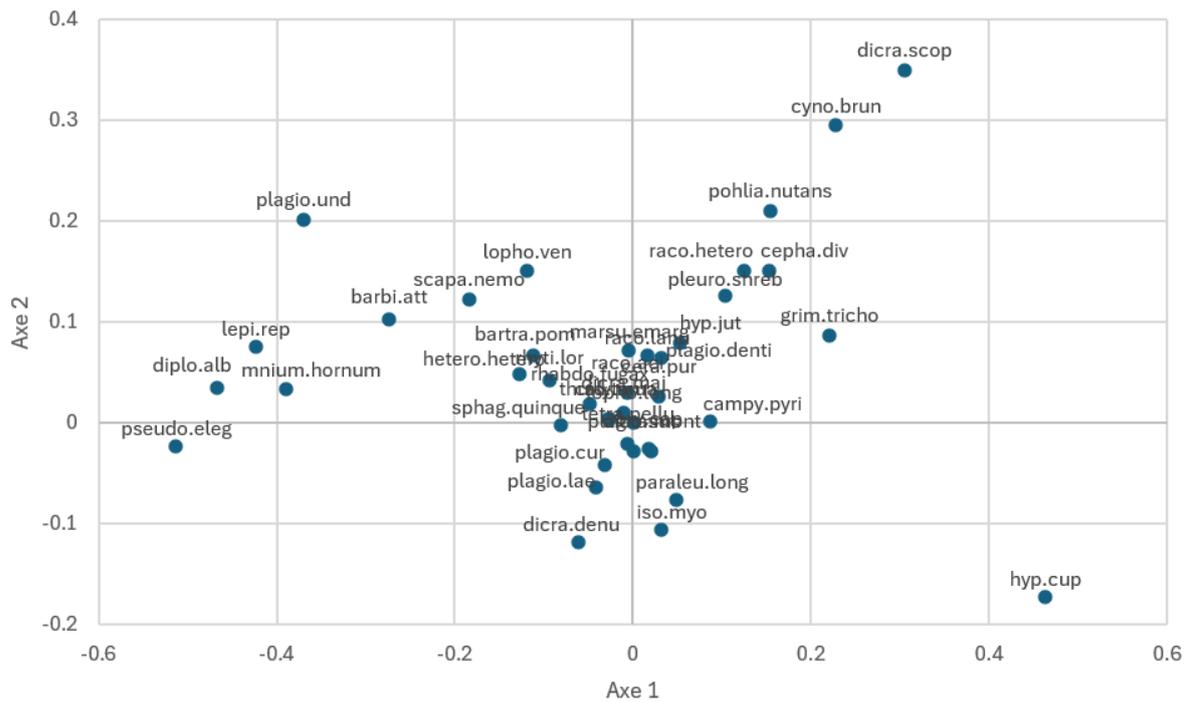


Figure 15 - Représentation des corrélations des espèces par une analyse de redondance (RDA) sur les deux premiers axes, basée sur la fréquence de 41 espèces de bryophytes, excluant les espèces présentes dans un seul site ou dans tous les sites. Les coordonnées des espèces sont disponibles à l'Annexe 5.

barbi.att = *Barbilophozia attenuata*, *bartra.pom* = *Bartramia pomiformis*, *bry.cap* = *Bryum capillare*, *caly.mu* = *Calypogeia muelleriana*, *campy.pyri* = *Campylopus pyriformis*, *cepha.div* = *Cephaloziella divaricata*, *cera.pur* = *Ceratodon purpureus*, *cyno.brun* = *Cynodontium bruntonii*, *dicra.denu* = *Dicranodontium denudatum*, *dicra.maj* = *Dicranum majus*, *dicra.mont* = *Dicranum montanum*, *dicra.scop* = *Dicranum scoparium*, *diplo.alb* = *Diplophyllum albicans*, *grim.tricho* = *Grimmia trichophylla*, *hetero.hetero* = *Heterocladium heteropterum*, *hyp.cup* = *Hypnum cupressiforme*, *hyp.jut* = *Hypnum jutlandicum*, *iso.myo* = *Isoetecium myosuroides*, *lepi.rep* = *Lepidozia reptans*, *lopho.long* = *Lophozia longidens*, *lopho.ven* = *Lophozia ventricosa*, *marsu.emarg* = *Marsupella emarginata*, *mniium.hornum* = *Mniium hornum*, *paraleu.long* = *Paraleucobryum longifolium*, *plagio.cur* = *Plagiothecium curvifolium*, *plagio.denti* = *Plagiothecium denticulatum*, *plagio.lae* = *Plagiothecium laetum*, *plagio.suc* = *Plagiothecium succulentum*, *plagio.und* = *Plagiothecium undulatum*, *pleuro.shreb* = *Pleurozium shreberi*, *pohlia.nutans* = *Pohlia nutans*, *pseudo.eleg* = *Pseudotaxiphyllum elegans*, *raco.aci* = *Racomitrium aciculare*, *raco.hetero* = *Racomitrium heterostichum*, *raco.lanu* = *Racomitrium lanuginosum*, *rhabdo.fugax* = *Rhabdoweisia fugax*, *rhyti.lor* = *Rhytidiadelphus loreus*, *scapa.nemo* = *Scapania nemorosa*, *sphag.quinque* = *Sphagnum quinquefarium*, *tetra.pellu* = *Tetraphis pellucida*, *thuid.tama* = *Thuidium tamariscinum*.

Tout comme l'ACP, les deux premiers axes de la RDA montrent que l'âge de la coupe, l'exposition, la luminosité, la pente de l'affleurement rocheux, les feuillus et les résineux contribuent le plus à l'espace multidimensionnel. En effet, le premier axe de la RDA est positivement corrélé avec l'exposition (0.81) et l'indice d'Ellenberg de luminosité (0.77) et négativement avec l'âge (- 0.42). Ces données signifient que plus la valeur sur l'axe 1 est négative, plus l'âge de la coupe du site est important, c'est-à-dire une coupe ancienne, plus la luminosité est faible et plus le site est exposé au nord. A l'inverse, plus la valeur de l'axe 1 est positive, plus la luminosité est importante, plus le site est orienté sud et plus l'âge de la coupe est faible, c'est-à-dire une mise à blanc récente. Le deuxième axe de la RDA présente une corrélation positive avec les feuillus (0.61) et négative avec la pente (- 0.54) et les résineux (- 0.53). Ces données impliquent que plus la valeur de l'axe 2 est positive, plus les sites ont

tendance à être des peuplements de feuillus et à avoir une pente de l’affleurement rocheux faible. A l’opposé, plus la valeur de l’axe 2 est négative, plus les sites ont tendance à avoir une pente de l’affleurement rocheux importante et à être des peuplements de résineux.

Tableau 5 – Coefficients de corrélation entre les deux premiers axes de la RDA, basée sur la matrice de fréquences de 41 espèces de bryophytes, excluant les espèces présentes dans un seul site et celles présentes dans les 22 sites et les variables environnementales : âge de la coupe, exposition, altitude, pente de l’affleurement rocheux, recouvrement vasculaire, les indices d’Ellenberg de luminosité, d’acidité du substrat et de nutriments, feuillus et résineux.

	Dimension 1	Dimension 2
Coefficients de corrélation		
âge	-0.42	0.08
exposition	0.81	-0.09
altitude	-0.25	-0.19
pente	-0.21	-0.54
recouvrement vasculaire	0.29	0.32
indice L	0.77	0.39
indice R	0.13	-0.12
indice N	-0.02	-0.19
feuillus	-0.19	0.61
résineux	-0.30	-0.53

A l’exception d’une inversion des valeurs sur le premier axe de la RDA, les deux premiers axes de celle-ci sont corrélés avec les mêmes variables que dans l’ACP. Ainsi, les mêmes tendances peuvent ressortir. Pour le premier axe de la RDA, les milieux ouverts de coupe à blanc sont caractérisés par une luminosité importante, une exposition sud et un âge de coupe faible, signifiant une mise à blanc récente. Les milieux de massifs forestiers de feuillus et de résineux sont distingués par une luminosité faible, une exposition nord et un âge de coupe élevé, signifiant une mise à blanc ancienne. Ainsi, les mêmes variables que dans l’ACP sont moins corrélées au premier axe, à savoir les variables de la pente de l’affleurement rocheux, du recouvrement vasculaire, de l’altitude et des indices d’Ellenberg de nutriments et d’acidité du substrat. Les cortèges d’espèces corrélés avec les milieux forestiers et ceux de coupe sont identiques à ceux définis dans l’ACP, à savoir un groupe d’espèces notamment constitué de *Cephaloziella divaricata*, *Dicranum scoparium*, *Grimmia trichophylla* et *Hypnum cupressiforme* pour les milieux de coupe à blanc et un groupe d’espèces reprenant notamment *Diplophyllum albicans*, *Lepidozia reptans*, *Plagiothecium undulatum* et *Pseudotaxiphyllum*

elegans pour les massifs forestiers de feuillus et de résineux. Aucune espèce pionnière n'a été identifiée au sein des groupes d'espèces caractéristiques des sites de coupe.

La répartition des sites selon ce premier axe fait ressortir des compositions caractéristiques de mise à blanc différentes de celles sous massifs forestiers, traduisant un effet de la coupe, et donc de la luminosité, sur les compositions. Par exemple, les sites 13 (MAB4-10ans), 17 (MAB1-3ans) et 21 (MAB1-3ans) contiennent des espèces (ex : *Grimmia trichophylla* et *Dicranum scoparium*) dont la coupe favorise leur présence dans le milieu. Ce pattern est également visible dans l'ACP.

Comme l'ACP, le deuxième axe de la RDA différencie aussi les peuplements de feuillus, positivement corrélés, des peuplements de résineux, négativement corrélés à cet axe. Ces derniers sont caractérisés par une pente de l'affleurement rocheux importante. Ainsi, les mêmes variables que dans l'ACP sont moins corrélées à l'axe 2, à savoir les variables de luminosité, d'exposition, d'altitude, d'âge et des indices d'Ellenberg de nutriments et d'acidité du substrat. En revanche, au niveau des espèces, des groupes différents par rapport à l'ACP s'identifient, mais ces espèces représentent toutefois les mêmes types de communautés. Un premier groupe, notamment composé de *Lophozia ventricosa*, *Plagiothecium undulatum* et *Scapania nemorosa*, a des corrélations positives sur l'axe 1 et négatives sur l'axe 2 de la RDA. La fréquence de ces espèces augmente de manière corrélée dans les massifs forestiers de feuillus. Un autre groupe d'espèces, composé notamment de *Dicranodontium denudatum*, *Plagiothecium curvifolium* et *Plagiothecium laetum*, qui a des corrélations négatives avec les deux axes de la RDA, aura plutôt tendance à voir la fréquence de ces espèces augmenter de manière corrélée dans les massifs forestiers de résineux, avec une pente de l'affleurement rocheux importante.

Les variables des indices d'Ellenberg de nutriments et d'acidité du substrat n'interviennent pas dans la répartition des sites dans l'espace multidimensionnel, ni dans l'ACP, ni dans la RDA, définissant un environnement homogène pour ces deux variables-là.

L'analyse IndVal, réalisée pour déterminer les cortèges floristiques caractéristiques des différentes catégories, identifie sur un nombre total de 63 espèces (excluant les espèces présentes uniquement dans le site 2), deux espèces associées aux peuplements feuillus avec des valeurs indicatrices allant de 0.394 à 0.486, trois espèces aux peuplements résineux avec des valeurs indicatrices allant de 0.283 à 0.414 et trois espèces aux mises à blanc datant de 4 à

10 ans avec des valeurs indicatrices allant de 0.274 à 0.32 (Tableau 6). L'analyse ne fait pas ressortir d'espèces caractéristiques des coupes récentes.

Tableau 6 - Espèces de bryophytes caractéristiques des différentes catégories pour la matrice floristique de l'ensemble des quadrats, à l'exception des espèces présentes uniquement dans le site 2, avec leur valeur indicatrice de la catégorie et leur p-valeur associée.

Catégories	p-value	valeur indicatrice
FEUILLUS		
<i>Plagiothecium undulatum</i>	0.001	0.486
<i>Scapania nemorosa</i>	0.005	0.394
RESINEUX		
<i>Dicranodontium denudatum</i>	0.001	0.414
<i>Plagiothecium laetum</i>	0.005	0.346
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0.024	0.283
MAB 4-10 ans		
<i>Dicranum montanum</i>	0.008	0.32
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	0.022	0.274

4 Discussion

Dans un contexte où les bryophytes sont peu considérées dans les recherches et programmes de gestion et de conservation (Hylander & Jonsson, 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015), le projet LIFE Vallées ardennaises, dans lequel s'ancre ce mémoire, prend explicitement en compte ces organismes pour évaluer l'intérêt de conservation d'habitats d'intérêt communautaire, comme les affleurements rocheux (Hendrickx et al., 2022). Cette prise en considération est d'autant plus importante que, au-delà de leur diversité et de leur valeur indicatrice de la qualité de ce type de milieu (Hendrickx et al., 2022; Hespanhol et al., 2011; Vanderpoorten & Goffinet, 2009), les bryophytes jouent un rôle écologique en termes d'équilibre hydrique par une rétention de l'eau ainsi que dans la fixation de l'azote. Elles contrôlent l'érosion en colonisant et stabilisant les substrats nus. Enfin, elles fournissent un habitat pour d'autres organismes comme un lit de semences pour les plantes vasculaires, un abri et de la nourriture pour les invertébrés ou encore des matériaux de construction du nid des oiseaux et petits mammifères (Hodgetts, 2019; Hylander & Jonsson, 2007).

Différentes études ont déjà été menées pour étudier l'impact de la gestion forestière sur les communautés de bryophytes, démontrant une préférence pour les peuplements peu gérés (Bardat & Aubert, 2007; Müller et al., 2019). Quelques études ont également testé l'impact d'une mise à blanc sur les communautés de bryophytes concluant une diversité faible après une

coupe (Hannerz & Hånell, 1997; Newmaster & Bell, 2002). Cependant, il n'existe pas encore d'études sur l'impact de travaux de restauration visant à limiter les peuplements de résineux dans un but de conservation vis-à-vis de la flore saxicole.

4.1 Analyse de la variation de la richesse spécifique de la bryoflore saxicole selon les catégories

L'analyse de la variance, ANOVA, de la richesse spécifique moyenne des communautés de bryophytes saxicoles entre les sites, montre une différence marginalement significative entre les différentes catégories (feuillus, résineux, MAB<1an, MAB1-3ans, MAB4-10ans, MAB11-25ans). La faible significativité de cette analyse, malgré des tendances apparentes, est liée à la faible puissance statistique du test en raison d'un nombre faible d'observations par catégorie. Quand la puissance du test est augmentée en réalisant l'analyse au niveau des quadrats, tout en contrôlant la variation spécifique aux sites, le test devient très hautement significatif. Ces analyses montrent que le nombre d'espèces total est significativement supérieur dans les communautés sous feuillus, qui comprennent 62 % des espèces inventoriées, que dans les communautés sous résineux. De plus, les communautés sous feuillus contiennent la plupart des espèces d'intérêt patrimonial en Wallonie recensées dans le cadre de ce travail. La valeur extrême observée dans la catégorie des feuillus vient d'un site où le nombre total d'espèces recensées est de 13 contre un nombre total d'espèces recensées allant de 21 à 25 dans les autres sites de feuillus.

Cette analyse confirme donc l'hypothèse selon laquelle la flore des affleurements sous couvert d'épicéas est plus paucispécifique que celle sous couvert feuillus. Ces résultats rejoignent les propos de Claessens & Wibail (2022), Ilić et al. (2023), Müller et al. (2019) et Sotiaux & Vanderpoorten (2015), indiquant que les forêts de feuillus naturelles accueillent une plus grande diversité d'espèces suite à une diversité plus importante de niches écologiques. En effet, cette richesse plus faible en espèces de bryophytes sous les peuplements de résineux s'explique notamment par une accumulation de matière organique non décomposée (Kahl et al., 2017), par l'acidification du substrat (Augusto et al., 2002; Burgess-Conforti et al., 2019) et par une plus grande densité de peuplement induisant une diminution de la luminosité (Augusto et al., 2002; Paritsis & Aizen, 2008). En effet, bien que les espèces de bryophytes présentent globalement un point de compensation de la photosynthèse bas (Gabriel & Bates, 2003; Vanderpoorten & Goffinet, 2009), les espèces caractéristiques de forêts primaires anciennes sont relativement héliophiles. Une explication à cette constatation assez contre-

intuitive réside dans le fait que la flore aurait évolué pendant des milliers d'années dans des forêts beaucoup plus ouvertes que les forêts gérées actuellement, en raison de la dynamique cyclique des forêts naturelles et de l'intervention d'une mégafaune actuellement éteinte (Battisti et al., 2016; Rose, 1992).

La richesse la plus faible dans les sites de mise à blanc inférieure à un an est en accord avec l'hypothèse mentionnant que l'abattage des résineux conduit dans un premier temps à une perte de la diversité spécifique due aux changements radicaux des conditions microclimatiques et lumineuses. En effet, les sites voient leurs conditions environnementales changer complètement. Le couvert forestier contribue à un ombrage ainsi qu'une humidité relative plus ou moins importants, induisant une diminution de la température sous la canopée (Claessens & Wibail, 2022). Lorsqu'une mise à blanc est réalisée, ces conditions, propices au développement des bryophytes, ne sont plus présentes. De ce fait, ces espèces deviennent directement exposées à des intensités lumineuses élevées, devenant dommageables pour leur survie. L'excès de lumière ne peut pas être utilisé par la photosynthèse pour fixer le CO₂, conduisant à la formation d'oxydants endommageant les cellules (Vanderpoorten & Goffinet, 2009). De plus, la coupe génère un microclimat moins tamponné que sous couvert forestier, induisant de grandes variations d'humidité relative auxquelles les espèces caractéristiques des affleurements rocheux ombragés ne sont pas adaptées (Vanderpoorten & Goffinet, 2009).

Progressivement, la richesse spécifique augmente avec l'âge de la coupe. Les coupes les plus anciennes présentent une diversité plus importante que les coupes récentes. Hutsemekers et al. (2008) décrivent également ce pattern de recolonisation au cours du temps dans un milieu après perturbation. Dans la présente étude, cette tendance est également reflétée par une diminution de la proportion d'espèces communes et une augmentation de la proportion d'espèces assez rares après une coupe à blanc (Figure 6).

La variation de richesse floristique avec l'ancienneté de la coupe dépend toutefois très fortement de l'exposition. En effet, l'impact de la coupe sur le microclimat, et donc sur les communautés de bryophytes, est tempéré par l'exposition. Les communautés se développant au nord présentent ainsi une richesse spécifique plus importante que les communautés exposées au sud. En particulier, parmi les espèces rares inventoriées, trois d'entre elles, *Jungermannia hyalina*, *Lophozia longidens* et *Rhabdoweisia fugax* sont observées dans des coupes datant de 11 à 25 ans, exposées au nord. Ainsi, une exposition nord compense l'impact négatif d'une mise à blanc sur le microclimat forestier, de telle sorte que certaines coupes de 4 à 10 ans peuvent présenter des richesses comparables à celles des massifs feuillus. Cette différence s'explique par de meilleures conditions de développement des bryophytes au nord en raison

d'une intensité lumineuse plus faible, d'une humidité relative plus élevée et d'une température plus faible, caractérisant des conditions fraîches (Claessens & Wibail, 2022; Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Les résultats de l'étude menée par Schmalholz & Hylander (2009) concluent de la même manière que la présence d'un microclimat approprié favorise la diversité en espèces de bryophytes dans des sites mis à blanc. L'étude de Cedrés-Perdomo et al. (2023) renforce l'idée que selon le groupe écologique d'espèces de bryophytes considéré, le climat et la structure forestière jouent un rôle important dans le modèle de recolonisation après une perturbation, de telle sorte que le temps écoulé depuis cette perturbation a moins d'influence sur la richesse et la composition.

La chute de richesse spécifique observée dans les catégories MAB11-25ans est à mettre en relation avec un faible nombre de sites dans cette catégorie. En particulier, le site MAB11-25ans exposé au nord est le site le plus éloigné du cours d'eau, situé presque au sommet de la vallée. Ce site ne bénéficie donc pas de l'effet tampon du cours d'eau. Les conditions microclimatiques sont ainsi différentes des autres sites, influençant la richesse et la composition des espèces de bryophytes du site. Il serait donc intéressant, dans le cadre d'une prolongation de cette étude, de considérer plus de sites pour chacune des modalités de coupe, de manière à mieux caractériser l'impact des variables telles que l'exposition, mais également la distance au cours d'eau qui est un facteur important du microclimat (Ellis & Eaton, 2021).

4.2 Analyse de la relation entre la composition spécifique de la bryoflore saxicole et les variables environnementales

La variation de composition floristique entre les sites s'explique majoritairement par les variables de luminosité, d'âge de la coupe, d'exposition, de feuillus et de résineux. Des tendances identiques en termes de variables et d'ordination des sites le long de ces gradients environnementaux se dégagent de l'analyse en composantes principales et de l'analyse de redondance. Ces résultats signifient que les variables choisies pour l'analyse de redondance (analyse contrainte) expliquent bien la variation floristique observée. En effet, ces variables ressortent de la même manière au niveau de l'analyse en composantes principales (analyse non contrainte).

Les résultats de l'analyse en composantes principales et de l'analyse de redondance suggèrent que le changement de conditions environnementales induit par une mise à blanc influence la composition des communautés de bryophytes présentes dans le site, mais cette composition varie fortement en fonction de l'exposition. Ainsi, les mises à blanc en exposition

sud se caractérisent par des communautés appauvries, composées notamment de *Cephaloziella divaricata*, *Dicranum scoparium*, *Grimmia trichophylla* et *Hypnum cupressiforme* qui se développent dans des milieux ouverts et bien éclairés (Hill et al., 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Van Zuijlen et al., 2023). En face nord, les communautés se caractérisent par un cortège d'espèces telles que *Diplophyllum albicans* et *Pseudotaxiphyllum elegans*, indicatrices de milieux plus humides et moins exposés (Hill et al., 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Van Zuijlen et al., 2023). Aucune de ces espèces n'est cependant inféodée aux coupes. La coupe conduit à un appauvrissement de la communauté pour ne conserver que les espèces les plus tolérantes à la perturbation du milieu, mais pas à l'apparition d'espèces pionnières spécialistes de l'ouverture du milieu (Hill et al., 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Van Zuijlen et al., 2023). Dès lors, l'analyse IndVal n'a logiquement identifié aucune espèce indicatrice des coupes récentes.

L'absence d'espèces pionnières dans les premiers stades de recolonisation diffère fortement du pattern observé chez les angiospermes, chez lesquelles, lorsqu'une perturbation a lieu, comme une coupe à blanc (Iren Saure et al., 2024; Peter & Harrington, 2009), le milieu est d'abord colonisé par des espèces pionnières et rudérales avant que les espèces compétitrices et caractéristiques du milieu prennent le dessus. Souvent, des espèces invasives sont associées au pool des espèces pionnières (Orrock et al., 2006). Ce n'est pas le cas des bryophytes dans la présente étude. En particulier, l'espèce invasive de mousse *Campylopus introflexus*, qui représente une menace pour de nombreux écosystèmes en Europe (Sérgio et al., 2018; Żarnowiec et al., 2019), bien que localement présente sur les sites d'étude, n'était jamais présente en abondance. Cette espèce prospère en effet sur des sols acides filtrants (Hill et al., 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Van Zuijlen et al., 2023) et n'a probablement pas rencontré en Ardenne les conditions nécessaires à son expansion.

Progressivement, les sites de mise à blanc s'enrichissent en espèces caractéristiques des affleurements rocheux, telles que *Barbilophozia attenuata* et *Lophozia ventricosa* (Hill et al., 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Van Zuijlen et al., 2023). Elles bénéficient vraisemblablement de l'ouverture du milieu créée par la coupe, contribuant à l'enrichissement des communautés de mise à blanc de 4 à 10 ans. L'expansion de telles espèces dans des coupes après quelques années seulement montre qu'un milieu favorable à la présence d'un cortège typiquement rupicole, comprenant de l'intérêt patrimonial, se régénère assez rapidement à partir d'un pool d'espèces disponible dans les affleurements rocheux fréquents dans la zone d'étude.

Ce cortège des coupes d'âge intermédiaire diffère de celui des massifs forestiers, tant feuillus que résineux. Les peuplements sous résineux sont notamment caractérisés par la

présence de *Plagiothecium curvifolium*, une espèce qui n'est pas inféodée mais dont la fréquence augmente dans ces derniers (Sotiaux & Vanderpoorten, 2015). Les peuplements sous feuillus sont caractérisés par un cortège d'hépatiques à feuilles comprenant *Scapania nemorosa*, *Barbilophozia attenuata* et *Lophozia ventricosa*, typiques des affleurements rocheux acides ardennais (Hill et al., 2007; Sotiaux & Vanderpoorten, 2015; Van Zuijlen et al., 2023).

4.3 Application de conservation

Les travaux de mises à blanc réalisés par le LIFE sont concluants sur l'évolution des communautés de bryophytes saxicoles présentes dans les sites restaurés. En effet, ces travaux sont justifiés en raison d'une richesse moindre sous les massifs forestiers de résineux et de la différence de composition des communautés rupicoles qui se développent sous feuillus et sous résineux. L'impact de la coupe s'est révélé beaucoup moins important que supposé sur base de la sensibilité des bryophytes aux microclimats (Man et al., 2022). D'une part, aucune espèce rudérale ni invasive n'est impliquée dans le processus de recolonisation. D'autre part, une proportion non négligeable d'espèces saxicoles persiste aux expositions nord, dont le microclimat favorable contrebalance l'impact de la coupe. Enfin, une diversité spécifique, comprenant des espèces d'intérêt patrimonial, se régénère en quelques années à partir des communautés saxicoles très développées dans la vallée de la Warche. La présente étude soutient donc pleinement l'idée que la mise à blanc des peuplements de résineux en Ardenne est favorable à la réinstallation d'une biodiversité plus typique des affleurements rocheux ardennais.

5 Conclusion

La préservation de notre patrimoine biologique est un sujet de préoccupation majeure à l'heure actuelle. Les projets de restauration permettent un rétablissement de notre paysage indigène, comme le projet LIFE Vallées ardennaises. Toutefois, l'absence d'études sur l'évolution des communautés de bryophytes saxicoles après une mise à blanc des peuplements de résineux, dans un but de conservation, ne permet pas de déterminer l'efficacité des travaux sur ces espèces.

Dans le cadre de ce travail, l'observation de la bryoflore saxicole sous massifs forestiers de feuillus, de résineux et après mise à blanc de résineux datant de moins d'un an à 25 ans, identifie une richesse en bryophytes saxicoles plus importante sous un peuplement de feuillus

que sous un peuplement de résineux. En plus d'une richesse spécifique en bryophytes différente entre les massifs forestiers de feuillus et de résineux, la composition du cortège floristique diffère également, avec la présence d'espèces rares sous les massifs feuillus. L'âge de la coupe et la luminosité se démarquent comme étant les facteurs prépondérants de l'évolution temporelle de la composition et de la richesse en bryophytes saxicoles. Ces deux facteurs sont en lien avec la perte de la diversité spécifique après une mise à blanc récente due aux changements radicaux de conditions microclimatiques et lumineuses. Toutefois, une exposition nord compense l'impact négatif d'une mise à blanc sur la richesse et la composition en espèces de bryophytes. Les analyses identifient une richesse spécifique dans les mises à blanc datant de 4 à 10 ans exposées nord quasi identique à celle observée dans les massifs de feuillus. Enfin, cette étude montre qu'il n'existerait pas de gradient de recolonisation après une coupe à blanc, qui impliquerait en premier lieu la colonisation par des espèces pionnières héliophiles. Les espèces les plus tolérantes survivent dans les sites de coupe récente et leur cortège s'enrichit progressivement.

Les résultats de cette étude contribuent également à l'inventaire de la diversité des bryophytes saxicoles et souligne l'importance de la restauration et de la conservation des forêts de versants de feuillus et de leurs affleurements rocheux, abritant notamment des espèces rares. Ces résultats renforcent la pertinence des actions de restauration, notamment entreprises par le projet LIFE Vallées ardennaises, visant à réduire la sylviculture résineuse et retrouver nos forêts feuillues anciennes avec leur richesse, particulièrement dans les parcelles exposées au nord. Les projets de restauration ont une place importante dans notre société. Ils rétablissent un lien avec la biodiversité et valorisent l'espace laissé à la nature dans nos paysages fortement modifiés (Dufrêne et al., 2015). A l'avenir, il serait bénéfique d'inclure davantage les bryophytes dans les projets de restauration et de conservation.

A l'issue de ce travail, des études ultérieures seraient pertinentes pour compléter et valider les résultats. Dans un premier temps, pour améliorer l'évaluation de l'impact d'une coupe à blanc sur les communautés de bryophytes saxicoles, des études intégrant un plus grand nombre de représentants dans chaque catégorie, ainsi qu'avoir des catégories supérieures à 25 ans, permettraient de mieux conclure sur l'efficacité des travaux de restauration sur les communautés de bryophytes à long terme. Toutefois, ce travail ne pourrait pas être réalisé dans la vallée de la Warche étant donné que l'ensemble des sites disponibles ont été sélectionnés et que l'ajout de sites provenant d'une autre vallée augmenterait l'hétérogénéité du milieu et compliquerait l'analyse des résultats. Cependant, il serait bénéfique de continuer les suivis sur le long terme des sites étudiés dans ce travail. Deuxièmement, des mesures directes de la

luminosité et de l'acidité du sol sur le terrain pourraient être réalisées pour compléter l'information indirecte donnée par les indices d'Ellenberg. Troisièmement, la variation des conditions microclimatiques après une coupe à blanc pourrait être mesurée au cours du temps grâce à des sondes. Quatrièmement, il serait intéressant de vérifier si les mêmes tendances s'observent dans une autre vallée, que ce soit en Ardenne ou ailleurs.

Références

- Arrêté du Gouvernement wallon de désignation du site Natura 2000 BE33042 " Vallées de la Warche et du Bayehon en aval du barrage de Robertville " (M.B. 13.06.2017) (2016).
<http://environnement.wallonie.be/legis/consnat/natura240.html>
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., & Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3), 233-253. <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>
- Bardat, J., & Aubert, M. (2007). Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation*, 139(1), 47-66. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.06.004>
- Battisti, C., Poeta, G., & Fanelli, G. (2016). *An Introduction to Disturbance Ecology : A Road Map for Wildlife Management and Conservation*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-32476-0>
- Burgess-Conforti, J. R., Moore, P. A., Owens, P. R., Miller, D. M., Ashworth, A. J., Hays, P. D., Evans-White, M. A., & Anderson, K. R. (2019). Are soils beneath coniferous tree stands more acidic than soils beneath deciduous tree stands? *Environmental Science and Pollution Research*, 26(15), 14920-14929. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04883-y>
- Cedrés-Perdomo, R. D., Hernández-Hernández, R., Emerson, B. C., & González-Mancebo, J. M. (2023). Multiple responses of bryophytes in a chronosequence of burnt areas in non-fire prone subtropical cloud forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 58, 125702. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125702>
- Chambers, J. M., Freeny, A. E., & Heiberger, R. M. (1992). Analysis of Variance; Designed Experiments. In *Statistical Models in S*. Routledge.

- Claessens, H., & Wibail, L. (2022). Tome 2. Les habitats forestiers. In *Les Habitats d'Intérêt Communautaire de Wallonie* (Vol. 11). SPW/EDIWALL. <https://ediwall.wallonie.be/faune-flore-habitats-11-les-habitats-dinteret-communautaire-de-wallonie-tome-2-les-habitats-forestiers-2023-numerique-109538>
- Cowden, P., Liang, T., & Aherne, J. (2015). Mosses as bioindicators of air pollution along an urban–agricultural transect in the Credit River Watershed, southern Ontario, Canada. *Annali Di Botanica*, 5, 63-70. <https://doi.org/10.4462/annbotrm-13059>
- De Caceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites : Indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566-3574.
- Delescaille, L.-M., Dufrière, M., Claessens, H., Peeters, L., & Wibail, L. (2022). Tome 1. Introduction générale. In *Les Habitats d'Intérêt Communautaire de Wallonie* (Vol. 11). SPW/EDIWALL. <https://ediwall.wallonie.be/faune-flore-habitats-11-les-habitats-dinteret-communautaire-de-wallonie-tome-1-introduction-generale-2023-numerique-109537?ref=109884>
- Dufrière, M., Frankard, P., Plunus, J., Maité, L., Cristofoli, S., Pironet, A., Motte, G., & Parkinson, D. (2015). Le méta-projet de restauration des tourbières de Haute-Ardenne. *Hautes Fagnes*, 300. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/190510>
- Dufrière, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species : The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3). <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Ellis, C. J., & Eaton, S. (2021). Microclimates hold the key to spatial forest planning under climate change : Cyanolichens in temperate rainforest. *Global Change Biology*, 27(9), 1915-1926. <https://doi.org/10.1111/gcb.15514>

- Froment, A. (1968). L'ancienne économie rurale de l'Ardenne et son incidence sur la végétation des Hautes Fagnes. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*.
<https://popups.uliege.be/0770-7576/index.php?id=4833>
- Gabriel, R., & Bates, J. W. (2003). Responses of photosynthesis to irradiance in bryophytes of the Azores laurel forest. *Journal of Bryology*, 25(2), 101-105.
<https://doi.org/10.1179/037366803235001760>
- Géoportail de la Wallonie. (s. d.). *Catalogue des données et services*. Consulté 21 mai 2024, à l'adresse <http://geoportail.wallonie.be/catalogue-donnees-et-services>
- Gilbert, O. L. (1968). Bryophytes as Indicators of Air Pollution in the Tyne Valley. *The New Phytologist*, 67(1), 15-30.
- Goffinet, B. (2008). *Bryophyte Biology* (A. J. Shaw, Éd.; 2^e éd.). Cambridge University Press.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511754807>
- Hannerz, M., & Hånell, B. (1997). Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management*, 90(1), 29-49.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03858-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03858-3)
- Hao, J., & Chu, L. M. (2022). Responses of terrestrial bryophytes to simulated climate change in a secondary evergreen broad-leaved forest in southern China. *Journal of Forestry Research*, 33(5), 1481-1492. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01443-4>
- He, X., He, K. S., & Hyvönen, J. (2016). Will bryophytes survive in a warming world? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 19, 49-60.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.02.005>
- Hendrickx, S., Gathoye, J.-L., Delescaille, L.-M., & Wibail, L. (2022). Tome 7. Les habitats rocheux. In *Les Habitats d'Intérêt Communautaire de Wallonie* (Vol. 11). SPW/EDIWALL. <https://ediwall.wallonie.be/faune-flore-habitats-11-les-habitats->

dinteret-communautaire-de-wallonie-tome-7-les-habitats-rocheux-2023-numerique-109582?ref=109582_0

- Hespanhol, H., Séneca, A., Figueira, R., & Sérgio, C. (2011). Microhabitat effects on bryophyte species richness and community distribution on exposed rock outcrops in Portugal. *Plant Ecology & Diversity*, 4(2-3), 251-264. <https://doi.org/10.1080/17550874.2011.616546>
- Hill, M. O., Preston, C. D., Bosanquet, S. D. S., & Roy, D. B. (2007). *BRYOATT - Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts*. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales.
- Hodgetts, N. (2019). *A miniature world in decline : European Red List of mosses, liverworts and hornworts*. IUCN. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.ERL.2.en>
- Hugonnot, V., & Chavoutier, J. L. (2021). *Les Bryophytes de France. Volume 1 : Anthocérotes et Hépatiques*. (BIOTOPE, Mèze).
- Humphrey, J. W., Newton, A. C., Peace, A. J., & Holden, E. (2000). The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biological Conservation*, 96(2), 241-252. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00077-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00077-X)
- Hutsemekers, V., Dopagne, C., & Vanderpoorten, A. (2008). How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distributions*, 14(3), 483-492. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00454.x>
- Hylander, K., & Jonsson, B. G. (2007). The conservation ecology of cryptogams. *Biological Conservation*, 135(3), 311-314. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.019>
- Ilić, M., Igić, R., Ćuk, M., Veljić, M., Radulović, S., Orlović, S., & Vukov, D. (2023). Environmental drivers of ground-floor bryophytes diversity in temperate forests. *Oecologia*, 202(2), 275-285. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05391-0>

- Iren Saure, H., Reidar Vetaas, O., Hassel, K., & Vandvik, V. (2024). Restoring heathlands after afforestation on two islands in western Norway. *Nordic Journal of Botany*, 2024(4), e03971. <https://doi.org/10.1111/njb.03971>
- Jacquemin, F., Kervyn, T., Branquart, E., Delahaye, L., Dufrêne, M., & Claessens, H. (2014). *Les forêts anciennes en Wallonie. 1ère partie : Concepts généraux*.
- Jongman, R. H. G., Braak, C. J. F. T., & Tongeren, O. F. R. van. (1995). *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511525575>
- Kahl, T., Arnstadt, T., Baber, K., Bässler, C., Bauhus, J., Borken, W., Buscot, F., Floren, A., Heibl, C., Hessenmöller, D., Hofrichter, M., Hoppe, B., Kellner, H., Krüger, D., Linsenmair, K. E., Matzner, E., Otto, P., Purahong, W., Seilwinder, C., ... Gossner, M. M. (2017). Wood decay rates of 13 temperate tree species in relation to wood properties, enzyme activities and organismic diversities. *Forest Ecology and Management*, 391, 86-95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.012>
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- LIFE Vallées ardennaises. (2021). *Projet LIFE Vallées ardennaises—LIFE19 NAT/BE/000054 2020-2028—Restauration écologique des rivières et forêts dans les vallées encaissées des bassins de l’Ourthe, de l’Amblève, de la Vesdre et de l’Our—Présentation du projet*.
- Man, M., Wild, J., Macek, M., & Kopecký, M. (2022). Can high-resolution topography and forest canopy structure substitute microclimate measurements? Bryophytes say no. *Science of The Total Environment*, 821, 153377. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153377>
- Müller, J., Boch, S., Prati, D., Socher, S. A., Pommer, U., Hessenmöller, D., Schall, P., Schulze, E. D., & Fischer, M. (2019). Effects of forest management on bryophyte species

- richness in Central European forests. *Forest Ecology and Management*, 432, 850-859.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.019>
- Mundt, F., & Kassambara, A. (2020). *factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses*. <https://rpkgs.datanovia.com/factoextra/index.html>
- Murrell, P. (2018). *R Graphics Third Edition*. Chapman & Hall/CRC.
<https://www.stat.auckland.ac.nz/~paul/RG3e/index.html>
- Newmaster, S. G., & Bell, F. W. (2002). *The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in the boreal-mixedwood forest*. 32(1), 38-51.
- Oishi, Y., & Hiura, T. (2017). Bryophytes as bioindicators of the atmospheric environment in urban-forest landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 167, 348-355.
<https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.07.010>
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., Durand, S., ... Weedon, J. (2024). *vegan: Community Ecology Package (2.6-6.1)* [Logiciel].
<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- Orrock, J. L., Levey, D. J., Danielson, B. J., & Damschen, E. I. (2006). Seed predation, not seed dispersal, explains the landscape-level abundance of an early-successional plant. *Journal of Ecology*, 94(4), 838-845. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01125.x>
- Paritsis, J., & Aizen, M. A. (2008). Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management*, 255(5), 1575-1583.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.11.015>
- Patiño, J., & Vanderpoorten, A. (2018). Bryophyte Biogeography. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37(2-3), 175-209. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>

- Peter, D. H., & Harrington, C. (2009). Six years of plant community development after clearcut harvesting in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(2), 308-319. <https://doi.org/10.1139/X08-170>
- Posit. (2024). *RStudio Desktop*. Posit. <https://posit.co/download/rstudio-desktop/>
- QGIS. (2024). *Bienvenue sur le projet QGIS !* <https://www.qgis.org/fr/site/>
- Rose, F. (1992). Temperate forest management : Its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. In J. W. Bates & A. M. Farmer (Éds.), *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment* (p. 0). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198542919.003.0008>
- Schmalholz, M., & Hylander, K. (2009). Succession of bryophyte assemblages following clear-cut logging in boreal spruce-dominated forests in south-central Sweden—Does retrogressive succession occur? *Canadian Journal of Forest Research*, 39(10), 1871-1880. <https://doi.org/10.1139/X09-113>
- SER. (2004). *The SER (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group) International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International
- Sérgio, C., Garcia, C. A., Stow, S., Martins, A., Vieira, C., Hespanhol, H., & Sim-Sim, M. (2018). How are Anthropogenic Pressures Facilitating the Invasion of *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, Bryopsida) in Mainland Portugal? *Cryptogamie, Bryologie*, 39(2), 283-292. <https://doi.org/10.7872/cryb/v39.iss2.2018.283>
- Smith, A. J. E. (2004). *The Moss Flora of Britain and Ireland. Second edition*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541858>
- Sotiaux, A., & Vanderpoorten, A. (2015). *Atlas des Bryophytes (mousses, hépatiques, anthocérotes) de Wallonie (1980-2014)*. Publication du Département de l'Etude du Milieu Naturel et Agricole (SPW-DGARNE).

- Van Zuijlen, K., Nobis, M. P., Hedenäs, L., Hodgetts, N., Calleja Alarcón, J. A., Albertos, B., Bernhardt-Römermann, M., Gabriel, R., Gariletti, R., Lara, F., Preston, C. D., Simmel, J., Urmi, E., Bisang, I., & Bergamini, A. (2023). *Bryophytes of Europe Traits (BET) dataset*. EnviDat. <https://www.envidat.ch/dataset/bet>
- Vanderpoorten, A., & Goffinet, B. (2009). *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511626838>
- Wickham, H., Chang, W., Henry, L., Pedersen, T. L., Takahashi, K., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., Dunnington, D., Brand, T. van den, Posit, & PBC. (2024). *ggplot2 : Create Elegant Data Visualisations Using the Grammar of Graphics* (3.5.1) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/ggplot2/index.html>
- Yandell, B. S. (1997). *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. <https://www.routledge.com/Practical-Data-Analysis-for-Designed-Experiments/Yandell/p/book/9780412063411>
- Żarnowiec, J., Stebel, A., & Chmura, D. (2019). Thirty-year invasion of the alien moss *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. In Poland (East-Central Europe). *Biological Invasions*, 21(1), 7-18. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1818-9>

Annexes

Annexe 1 Liste exhaustive des bryophytes recensés sur l'ensemble des sites sélectionnés dans les vallées de la Warche et du Bayehon, en aval du barrage de Robertville, avec leur appartenance aux mousses (M) ou aux hépatiques (H), leur fréquence en Wallonie et en Ardenne, leur degré de menace, si leur habitat principal est un milieu rocheux, leur habitat qualitatif ainsi que leur amplitude de niche (Hill et al., 2007; Van Zuijlen et al., 2023).

	espèces	M/H	indice de rareté en Wallonie	indice de rareté en Ardenne	degré menace	typique des habitats rocheux	habitat qualitatif
1	<i>Amphidium mougeotii</i>	M	assez rare	AC (22,1)	non menacée	oui	rochers siliceux riches en bases, frais et ombragés, suintants
2	<i>Andreaea rupestris</i>	M	rare	AR (11,2)	non menacée	oui	rochers siliceux acides
3	<i>Anomodon viticulosus</i>	M	commune	AC (22,2)	non menacée	non	affleurements rocheux, éboulis et racines de divers feuillus en sous-bois calcaire
4	<i>Barbilophozia attenuata</i>	H	assez rare	C (31,9)	non menacée	non	espèce acidophile des affleurements rocheux siliceux et pierriers ombragés, plus rarement sur troncs pourrissants
5	<i>Bartramia pomiformis</i>	M	assez commune	C (47,8)	non menacée	oui	sols acides des talus secs et ombragés de chemins creux, fissures des rochers siliceux
6	<i>Bazzania trilobata</i>	H	rare	AR(7,3)	non menacée	oui	espèce acidophile et sciaphile, habitat allant de l'affleurement rocheux à l'humus d'une pessière
7	<i>Brachythecium rutabulum</i>	M	très commune	CC (99,7)	non menacée	non	tendance nitrophile - absente des substrats trop acides
8	<i>Bryum capillare</i>	M	très commune	CC (100)	non menacée	non	substrat neutre ou faiblement basique : rocher, maçonnerie, béton, écorce
9	<i>Calypogeia muelleriana</i>	H	commune	CC (73,2)	non menacée	oui	espèce acidophile colonisant de nombreux substrats : talus terreux, troncs pourrissants

10	<i>Campylopus flexuosus</i>	M	commune	CC (87)	non menacée	non	espèce acidophile essentiellement terricole, présente aussi sur souches pourrissantes et rochers siliceux humifères
11	<i>Campylopus introflexus</i>	M	commune	CC (84,4)	invasive	non	espèce acidophile thermophile, évitant les zones fortement ombragées, abondantes dans les coupes forestières
12	<i>Campylopus pyriformis</i>	M	commune	CC (71,4)	non menacée	non	sols sablonneux ou tourbeux acides en sous-bois clairs, très fréquente dans les coupes à blanc, rochers schisteux
13	<i>Cephalozia lunulifolia</i>	H	rare	AR (5,2)	non menacée	non	souches pourrissantes, en pessières, rochers siliceux dans les stations fraîches et ombragées
14	<i>Cephaloziella divaricata</i>	H	commune	CC (78,2)	non menacée	oui	espèce acidophile des rochers siliceux, rochers forestiers ombragés acides
15	<i>Ceratodon purpureus</i>	M	très commune	CC (97,9)	non menacée	non	espèce pionnière acidophile, fréquente dans les coupes à blanc
16	<i>Cynodontium bruntonii</i>	M	assez commune	C (42,3)	non menacée	oui	rochers siliceux ombragés
17	<i>Dicranella heteromalla</i>	M	très commune	CC (100)	non menacée	non	espèce forestière acidophile sur les talus, bois pourrissants, bases de troncs d'arbres, rochers siliceux
18	<i>Dicranodontium denudatum</i>	M	assez rare	C (37,9)	non menacée	non	sous-bois fangeux à la base des arbres, les branches mortes et souches pourrissantes, aussi sur des blocs rocheux humifères
19	<i>Dicranoweisia cirrata</i>	M	très commune	CC (95,8)	non menacée	non	épiphyte sur de nombreux feuillus, colonise aussi les rochers siliceux bien éclairés
20	<i>Dicranum majus</i>	M	assez rare	AR (10,1)	non menacée	oui	espèce acidophile des rochers siliceux et pierriers en exposition nord, talus forestiers acides
21	<i>Dicranum montanum</i>	M	très commune	CC (99,7)	non menacée	non	épiphyte très répandue sur les arbres à écorce acide, plus rarement sur rochers siliceux

22	<i>Dicranum scoparium</i>	M	très commune	CC (100)	non menacée	oui	espèce acidophile sur sol en milieu forestier et milieu ouvert, sur les rochers siliceux, parfois épiphyte
23	<i>Diphyscium foliosum</i>	M	assez rare	AR (11,2)	non menacée	oui	talus forestiers acides, pentus, ombragés, parfois rocailleux, anfractuosités de rochers schisteux
24	<i>Diplophyllum albicans</i>	H	commune	CC (93,2)	non menacée	oui	espèce acidophile des talus forestiers, rochers siliceux éclairés à ombragés
25	<i>Encalypta streptocarpa</i>	M	commune	CC (72,8)	non menacée	oui	espèce calciphile des sables calcarifères, pelouses calcaires, rochers calcaires, bord de chemins forestiers recouvert de dolomie, troncs poussiéreux des arbres en bordure des carrières
26	<i>Fissidens dubius</i>	M	commune	C (36,5)	non menacée	non	divers types de substrats calcarifères : rochers calcaires, rochers siliceux plus ou moins riches en bases, pelouses calcaires, sables calcarifères
27	<i>Grimmia trichophylla</i>	M	assez commune	C (43,1)	non menacée	oui	rochers siliceux acides bien éclairés
28	<i>Heterocladium heteropterum</i>	M	assez commune	C (44,6)	non menacée	oui	rochers siliceux ombragés
29	<i>Hylocomium splendens</i>	M	commune	CC (86,2)	non menacée	oui	espèce acidophile sur humus des landes et forêts et sur les talus des ourlets forestiers en bordure des voies de communication, également sur substrat calcaire partiellement lessivé
30	<i>Hypnum cupressiforme</i>	M	très commune	CC (100)	non menacée	oui	terricole, saxicole (rochers siliceux et calcaires), corticole, habitats anthropisés (maçonnerie, béton)
31	<i>Hypnum jutlandicum</i>	M	très commune	CC (99,7)	non menacée	non	espèce terricole fréquente dans les bois et les landes sur substrat acide

32	<i>Isothecium alopecuroides</i>	M	très commune	CC (71,7)	non menacée	oui	espèce forestière corticole, souvent associée à de vieilles futaies feuillues, ou rupicole sur rochers riches en bases
33	<i>Isothecium myosuroides</i>	M	très commune	CC (92,7)	non menacée	non	taxon forestier corticole et saxicole acidophile, rochers siliceux
34	<i>Jungermannia hyalina</i>	H	rare	R (3,1)	non menacée	oui	rochers siliceux suintants faiblement pourvus en bases, humus brut dans les landes humides
35	<i>Lejeunea cavifolia</i>	H	assez commune	C (30,1)	non menacée	oui	rochers calcaires ou siliceux riches en bases, rochers éclaboussés dans le lit des cours d'eau neutres à légèrement acides, épiphytes sur divers feuillus (saule, frêne, érable, hêtre) en milieu forestier
36	<i>Lepidozia reptans</i>	H	commune	CC (87)	non menacée	oui	espèce acidophile sur divers substrats : humus brut des talus forestiers, souches pourrissantes, rochers siliceux humifères humides et ombragés, épiphytes à la base des feuillus à écorce acide (bouleaux, chênes) en milieu forestier
37	<i>Leucobryum glaucum</i>	M	commune	C (58,2)	non menacée	non	espèce strictement acidophile : humus brut en sous-bois de feuillus, landes sèches ou tourbeuses, affleurements rocheux
38	<i>Loeskeobryum brevirostre</i>	M	assez commune	C (37,7)	non menacée	non	espèce caractéristique des pierriers calcaires ou schisteux, en particulier des érablières de ravin, parfois terricole sur sol forestier humide et corticole à la base du tronc de divers feuillus
39	<i>Lophocolea heterophylla</i>	H	très commune	CC (99,5)	non menacée	oui	espèce acidophile, forestières, pionnière sur la base d'arbres à écorce acide (chênes, bouleaux, hêtres), sur souches et bois pourrissants, plus rarement terricole sur talus boisé

40	<i>Lophozia excisa</i>	H	assez rare	AC (15,1)	non menacée	oui	espèce acidophile des rochers et éboulis siliceux, terrils et déblais schisteux, landes sablonneuses humides
41	<i>Lophozia longidens</i>	H	rare	AR (8,1)	non menacée	non	espèce acidophile sur rochers siliceux ombragés, rochers siliceux éclairés, également épiphytes sur troncs de hêtres dans les vieilles futaies mûres
42	<i>Lophozia sudetica</i>	H	rare	AR (13)	non menacée	oui	espèce acidophile des rochers siliceux ombragés en exposition nord et rochers acides siliceux xériques
43	<i>Lophozia ventricosa</i>	H	assez commune	C (50,6)	non menacée	oui	espèce acidophile des rochers siliceux, talus rocheux et pierriers ombragés en exposition nord, rochers siliceux xériques exposés, souches pourrissantes, landes tourbeuses
44	<i>Marsupella emarginata</i>	H	assez rare	AC (25,2)	non menacée	non	espèce acidophile des rochers siliceux suintants, rochers et pierres de ruisseaux acides oligotrophes
45	<i>Metzgeria conjugata</i>	H	assez rare	AR (14,5)	non menacée	oui	rochers siliceux ombragés humides riches en bases, rochers calcaires ombragés en exposition nord, plus rarement épiphyte dans des stations fraîches en fonds de vallées
46	<i>Metzgeria furcata</i>	H	très commune	CC (99,7)	non menacée	oui	substrats neutres à calcaires : écorce de feuillus en situation isolée, milieux forestiers, rochers siliceux riches en bases et rochers calcaires
47	<i>Mnium hornum</i>	M	très commune	CC (100)	non menacée	non	espèce terricole acidiphile forestière présente dans presque tous les bois même sur substrat calcaire où elle colonise des souches pourrissantes
48	<i>Mnium stellare</i>	M	assez commune	AR (12,5)	non menacée	oui	espèce calciphile, typiquement sur rochers calcaires forestiers, rochers calcarifères et également berges de rivières

49	<i>Neckera complanata</i>	M	commune	C (36,9)	non menacée	oui	espèce calciphile, sur rochers calcaires et maçonneries, corticole dans les vieilles futaies de chênes et hêtres
50	<i>Neckera crispa</i>	M	assez commune	AC (16,9)	non menacée	non	espèce calciphile sur rochers calcaires et maçonneries, corticole dans les vieilles futaies de chênes et hêtres + bonne indicatrice de sites de haute valeur biologique : rochers calcaires, futaies anciennes
51	<i>Orthodontium lineare</i>	M	assez commune	C (39,2)	invasive	oui	base d'arbres à écorce acide (pins, chênes, hêtres) et souches pourrissantes, substrats tourbeux ou sablonneux humide
52	<i>Oxystegus tenuirostris</i>	M	assez rare	AR (12,7)	non menacée	oui	espèce saxicole des rochers siliceux plus ou moins riches en bases, suintants, rochers siliceux éclaboussés dans le lit des ruisseaux en eaux neutres à légèrement acides
53	<i>Paraleucobryum longifolium</i>	M	assez rare	AC (29,1)	non menacée	oui	rochers forestiers très acides non schisteux (poudingue, quartzite), rarement sur troncs feuillus
54	<i>Plagiochila asplenioides</i>	H	commune	C (50,6)	non menacée	oui	terricole dans des milieux frais à humides, basiques à légèrement acides, tels que berges de ruisseaux, talus forestiers en face nord, zones de source
55	<i>Plagiochila porelloides</i>	H	commune	C (47,3)	non menacée	oui	espèce calcicole des rochers calcaires, des rochers siliceux riches en bases, également sables calcarifères
56	<i>Plagiothecium curvifolium</i>	M	commune	CC (75,6)	non menacée	non	espèce acidophile sur les talus, rochers et souches pourrissantes, particulièrement commune dans les plantations de résineux
57	<i>Plagiothecium denticulatum</i>	M	commune	C (55,1)	non menacée	oui	espèce acidophile sur humus brut, rochers siliceux, bases des arbres et souches pourrissantes, bas-marais tourbeux acides

58	<i>Plagiothecium laetum</i>	M	commune	C (57,7)	non menacée	oui	espèce acidophile typiquement présente sur la base des feuillus à écorce acide (bouleaux, hêtres, chênes), rochers siliceux
59	<i>Plagiothecium succulentum</i>	M	très commune	CC (60)	non menacée	oui	espèce moins acidophile, sur talus, base de feuillus, rochers siliceux légèrement acides à faiblement basiques
60	<i>Plagiothecium undulatum</i>	M	commune	CC (80,5)	non menacée	oui	espèce strictement acidiphile sur humus brut, également sur rochers siliceux, souvent dans les pessières à myrtilles
61	<i>Pleurozium shreberi</i>	M	commune	CC (94,5)	non menacée	oui	espèce acidophile, typiquement dans les talus à myrtilles, pelouses, prairies et landes sèches
62	<i>Pohlia nutans</i>	M	commune	CC (69,9)	non menacée	non	sols acides filtrants, à forte charge sableuse, également sur rochers siliceux acides secs, ensoleillés, zones tourbeuses, déblais industriels riches en métaux lourds
63	<i>Polytrichum formosum</i>	M	très commune	CC (100)	non menacée	oui	espèce acidophile sur humus brut et rochers siliceux dans les forêts, landes et pelouses acides, absente dans des massifs boisés trop jeunes ou perturbés
64	<i>Polytrichum piliferum</i>	M	commune	C (59,7)	non menacée	oui	habitat xérique, sur affleurements de roches siliceuses xériques
65	<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	M	très commune	CC (88,6)	non menacée	non	espèce calcifuge des talus forestiers compacts, acides, des berges pentues des ruisseaux, crevasses des rochers siliceux, plus rarement à la base des arbres à écorce acide (bouleaux, chênes)
66	<i>Racomitrium aciculare</i>	M	assez commune	C (53,5)	non menacée	oui	rochers siliceux éclaboussés émergeant du lit ou sur les berges des ruisseaux aux eaux oligotrophes acides, plus rarement sur rochers siliceux frais à humides loin des cours d'eau

67	<i>Racomitrium heterostichum</i>	M	assez commune	C (44,9)	non menacée	oui	affleurements rocheux siliceux exposés, xériques affleurements de roches siliceuses exposées xériques, en particuliers pierriers et anciennes carrières où l'espèce peut former des peuplements dominants
68	<i>Racomitrium lanuginosum</i>	M	assez rare	AC (20,3)	non menacée	oui	anfractuosités d'affleurements rochers schisteux ombragés zones de source, pierres de ruisseaux sur substrat acide à basique, également souches pourrissantes humides
69	<i>Rhabdoweisia fugax</i>	M	rare	AR (9,4)	non menacée	oui	espèce acidophile sur humus forestier brut frais à humide, souches pourrissantes, particulièrement sur les pentes nord à myrtilles
70	<i>Rhizomnium punctatum</i>	M	très commune	CC (88,1)	non menacée	non	espèce des milieux humides, surtout corticole, principalement sur les branches horizontales des buissons de saules dans les saulaies et boulaies fangeuses à tourbeuses à sphaignes, aussi sur blocs rocheux des éboulis
71	<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	M	commune	CC (93,8)	non menacée	non	espèce acidophile des rochers siliceux ombragés, pierriers d'anciennes carrières, chemins forestiers, talus
72	<i>Sanionia uncinata</i>	M	assez rare	C (33,5)	non menacée	oui	petites cavités dans les rochers siliceux, sous les surplombs de la végétation au sommet des talus le long des chemins forestiers creux
73	<i>Scapania nemorosa</i>	H	commune	CC (75,3)	non menacée	non	espèce forestière, souvent en pessière sur les versants rocheux pentus
74	<i>Schistostega pennata</i>	M	assez rare	AC (21)	non menacée	oui	affleurements de rochers siliceux ombragés, sensible à l'enrésinement
75	<i>Sphagnum quinquefarium</i>	M	assez rare	AC (22,9)	non menacée	non	
76	<i>Sphenolobus minutus</i>	H	rare	R (4,7)	non menacée	non	

77	<i>Tetraphis pellucida</i>	M	commune	CC (81,6)	non menacée	non	espèce acidophile des souches pourrissantes, humus brut, plus rarement sur troncs à écorce acide d'arbres vivants
78	<i>Thamnobryum alopecurum</i>	M	commune	C (42,6)	non menacée	oui	rochers calcaires frais et ombragés , également à la base des feuillus et sur humus forestier en milieu calcaire, sur des maçonneries ombragées, des pierres siliceuses de ruisseaux aux eaux non acides
79	<i>Thuidium tamariscinum</i>	M	très commune	CC (98,7)	non menacée	non	espèce terricole ou saxicole, neutro- à légèrement acidophile, très fréquente dans les bois de feuillus ou de conifères
80	<i>Tortella tortuosa</i>	M	assez commune	AC (24,4)	non menacée	oui	rochers calcaires, rochers siliceux riches en bases, également sur divers substrats artificiels (maçonnerie, béton)
81	<i>Trilophozia quinquedentata</i>	H	rare	AR (6)	menacée	oui	rochers siliceux en bases et pierriers

Légende

classe de rareté	fréquence
rare (R)	1 - 4.9%
assez rare (AR)	5 - 14.9%
assez commune (AC)	15 - 29.9%
commune (C)	30-60%
très commune (CC)	> 60%

Annexe 2 Fréquence des espèces dans chaque site

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5	Site 6	Site 7	Site 8	Site 9	Site 10	Site 11
<i>Amphidium mougeotii</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Andreaea rupestris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0
<i>Anomodon viticulosus</i>	0	0.3077	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Barbilophozia attenuata</i>	0	0	0	0.8	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.4
<i>Bartramia pomiformis</i>	0	0	0	0	0	0.1	0	0.5	0.1	0.3	0
<i>Bazzania trilobata</i>	0	0	0	0.4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brachythecium rutabulum</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bryum capillare</i>	0	0.2308	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calyptogeia muelleriana</i>	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campylopus flexuosus</i>	0.5	0.2308	0.4	0.8	0.8	0.6	0.8	1	0.6	0.2	1
<i>Campylopus introflexus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Campylopus pyriformis</i>	0	0	0	0	0.5	0.1	0.1	0	0.1	0	0
<i>Cephalozia lunulifolia</i>	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cephaloziella divaricata</i>	0.1	0	0	0	0	0.2	0.4	0	0.3	0.1	0
<i>Ceratodon purpureus</i>	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0
<i>Cynodontium bruntonii</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0.7	0.5	0.9	0.7	0
<i>Dicranella heteromalla</i>	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0
<i>Dicranodontium denudatum</i>	0	0.0769	0.6	0.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicranum majus</i>	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0
<i>Dicranum montanum</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dicranum scoparium</i>	0	0.2308	0.1	0.4	0.8	0.9	0.8	0.1	0.9	0.5	0.1
<i>Diphyscium foliosum</i>	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0
<i>Diplophyllum albicans</i>	0.4	0	0	0.1	0.2	0.5	0.2	0.8	0.1	0.4	0.4
<i>Encalypta streptocarpa</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fissidens dubius</i>	0	0.3846	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Grimmia trichophylla</i>	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0.1	0	0

<i>Heterocladium heteropterum</i>	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0
<i>Hylocomium splendens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypnum cupressiforme</i>	0	0.6154	0.9	0.1	1	0.3	0.6	0.1	0.9	0.5	0.5
<i>Hypnum jutlandicum</i>	0	0	0.4	0.1	0	0.4	0	0.1	0	0.2	0
<i>Isothecium alopecuroides</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Isothecium myosuroides</i>	0	0.3077	0.1	0	0	0	0	0	0	0.1	0
<i>Jungermannia hyalina</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lejeunea cavifolia</i>	0	0.1538	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidozia reptans</i>	0	0	0	0.9	0	0	0	0.3	0	0.1	0.4
<i>Leucobryum glaucum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Loeskeobryum brevirostre</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lophozia excisa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0
<i>Lophozia longidens</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0
<i>Lophozia sudetica</i>	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0
<i>Lophozia ventricosa</i>	0	0	0	0.2	0	0	0.3	0.2	0.3	0.6	0
<i>Marsupella emarginata</i>	0	0	0	0	0	0.6	0	0.2	0.1	0	0
<i>Metzgeria conjugata</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Metzgeria furcata</i>	0	0.1538	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mnium hornum</i>	0.1	0	0	0.2	0	0	0.1	0.4	0	0.5	0.5
<i>Mnium stellare</i>	0	0.0769	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neckera complanata</i>	0	0.3077	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neckera crispa</i>	0	0.2308	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orthodontium lineare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	0	0.2308	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0
<i>Plagiochila asplenioides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiochila porelloides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	0	0.1538	0	0	0.2	0.1	0	0.1	0.4	0.5	0

<i>Plagiothecium undulatum</i>	0	0	0.9	0.4	0	0	0	0	0.1	0	0
<i>Pleurozium shreberi</i>	0	0.1	0	0	0	0.2	0	0	0.2	0	0
<i>Pohlia nutans</i>	0.2	0.3	0	0	0.1	0.1	0	0.3	0.3	0.3	0.4
<i>Polytrichum formosum</i>	0.7	0.1	0.7	0.7	0.3	0.2	0.8	0.6	0.2	0.2	0.8
<i>Polytrichum piliferum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	0.6	0	0.8	1	0.2	0	0.6	0.3	0.1	0	0.8
<i>Racomitrium aciculare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Racomitrium heterostichum</i>	0	0.3	0	0	0.3	0.1	0	0.1	0.5	0	0
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.3	0	0
<i>Rhabdoweisia fugax</i>	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizomnium punctatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0.2	0	0	0
<i>Sanionia uncinata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scapania nemorosa</i>	0	0	0.8	0	0	0	0	0.2	0	0	0
<i>Schistostega pennata</i>	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sphagnum quinquefarium</i>	0	0	0	0.4	0	0	0	0	0.2	0	0
<i>Sphenolobus minutus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tetraphis pellucida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Thuidium tamariscinum</i>	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tortella tortuosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trilophozia quinqueidentata</i>	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0

Annexe 3 Valeurs de la médiane, représentée par une ligne noire horizontale dans les boîtes à moustaches, par catégorie. La colonne « médiane (cat) » reprend les valeurs de la médiane pour les boîtes à moustaches de l'analyse de la richesse en fonction des catégories. La colonne « médiane (cat + expo N) » reprend les valeurs de la médiane pour les boîtes à moustaches de l'analyse de la richesse en fonction des catégories et de l'exposition nord. La colonne « médiane (cat + expo S) » reprend les valeurs de la médiane pour les boîtes à moustaches de l'analyse de la richesse en fonction des catégories et de l'exposition sud.

Catégories	Médiane cat	Médiane cat + expo N	Médiane cat + expo S
Résineux	15	18	12
MAB < 1 an	8.5	7	10
MAB 1-3 ans	13	19	11
MAB 3-10 ans	21	21.5	11
MAB 10-25 ans	14	12	16
Feuillus	21.5	23	21

Annexe 4 Coordonnées des espèces, des sites ainsi que celles moyennes des catégories pour les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales basée sur la fréquence des espèces et les variables environnementales comme variable supplémentaire.

Coordonnées des espèces	axe 1	axe 2	Coordonnées des espèces	axe 1	axe 2
<i>Barbilophozia attenuata</i>	0.4281	-0.1798	<i>Sphagnum quinquefarium</i>	0.4086	-0.2038
<i>Bartramia pomiformis</i>	0.447	0.5578	<i>Tetraphis pellucida</i>	-0.0135	-0.2005
<i>Bryum capillare</i>	-0.1428	-0.1906	<i>Thuidium tamariscinum</i>	0.3941	-0.0063
<i>Calypogeia muelleriana</i>	0.5365	-0.259			
<i>Campylopus pyriformis</i>	-0.3258	-0.1026			
<i>Cephaloziella divaricata</i>	-0.5732	0.0668	Coordonnées des sites	axe 1	axe2
<i>Ceratodon purpureus</i>	-0.2937	-0.2054	1	0.8832	-0.5444
<i>Cynodontium bruntonii</i>	-0.4559	0.2012	2	-1.0013	-1.317
<i>Dicranodontium denudatum</i>	0.2958	-0.3233	3	-0.8051	-2.3512
<i>Dicranum majus</i>	0.1492	0.8446	4	4.4245	-1.423
<i>Dicranum montanum</i>	-0.2019	-0.3318	5	-1.7057	-0.7419
<i>Dicranum scoparium</i>	-0.5302	0.2988	6	-0.6376	7.7131
<i>Diplophyllum albicans</i>	0.7974	0.3301	7	-2.1476	0.2383
<i>Grimmia trichophylla</i>	-0.5165	-0.0819	8	3.1978	4.5268
<i>Heterocladium heteropterum</i>	0.6036	0.2121	9	-3.7226	1.7911
<i>Hypnum cupressiforme</i>	-0.7528	-0.3821	10	1.0602	1.1789
<i>Hypnum jutlandicum</i>	-0.2347	0.2814	11	2.1356	-0.6801
<i>Isoetecium myosuroides</i>	-0.1666	-0.4192	12	-2.5169	-2.8823
<i>Lepidozia reptans</i>	0.8757	-0.1054	13	-2.78	-0.0521
<i>Lophozia longidens</i>	0.0234	0.0348	14	7.0685	0.7504
<i>Lophozia ventricosa</i>	0.1593	0.0362	15	5.2648	-2.2725
<i>Marsupella emarginata</i>	-0.0067	0.8693	16	-2.9454	-0.6456
<i>Mnium hornum</i>	0.6516	-0.1898	17	-2.5084	-0.3616
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	-0.1682	-0.2197	18	1.4894	-1.844
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0.2327	-0.2546	19	0.5607	-0.6412
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	-0.2061	0.2714	20	-2.1136	1.3193
<i>Plagiothecium laetum</i>	0.2965	-0.3404	21	-1.9465	-0.3771
<i>Plagiothecium succulentum</i>	0.0358	0.09	22	-1.2541	-1.384
<i>Plagiothecium undulatum</i>	0.8134	0.0567			
<i>Pleurozium shreberi</i>	-0.3781	0.1908	Coordonnées moyennes des catégories		
<i>Pohlia nutans</i>	-0.4839	0.5574	FEUILLUS	0.8901	1.5582
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	0.7076	0.0763	MAB<1an	-0.3518	-0.4865
<i>Racomitrium aciculare</i>	0.0387	0.845	MAB1-3ans	-1.3502	-0.5682
<i>Racomitrium heterostichum</i>	-0.4811	0.5175	MAB3-10ans	-2.4981	-0.5877
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	-0.3028	0.1836	MAB10-25ans	-0.2976	-0.4531
<i>Rhabdoweisia fugax</i>	0.3764	0.7865	RESINEUX	1.5602	-0.7099
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	0.5539	-0.1045			
<i>Scapania nemorosa</i>	0.5379	0.0714			

Annexe 5 Coordonnées des espèces ainsi que des sites pour les deux premiers axes de l'analyse de redondance basée sur la fréquence des espèces et les variables environnementales.

Coefficients de corrélation des espèces	axe 1	axe 2	Coordonnées des sites	axe 1	axe2
<i>Barbilophozia attenuata</i>	-0.2739	0.1031	1	-0.3638	-0.6233
<i>Bartramia pomiformis</i>	-0.1125	0.0666	2	0.2832	-0.6644
<i>Bryum capillare</i>	0.018	-0.0258	3	0.2935	-0.9739
<i>Calypogeia muelleriana</i>	-0.0255	0.0042	4	-0.7365	0.3172
<i>Campylopus pyriformis</i>	0.0865	0.0016	5	0.4227	-0.3511
<i>Cephaloziella divaricata</i>	0.1531	0.1512	6	0.0681	0.5972
<i>Ceratodon purpureus</i>	0.0291	0.0269	7	0.3333	0.5493
<i>Cynodontium bruntonii</i>	0.2282	0.295	8	-0.6182	0.1125
<i>Dicranodontium denudatum</i>	-0.0607	-0.1176	9	0.5973	0.9967
<i>Dicranum majus</i>	-0.0105	0.0101	10	-0.2575	0.7114
<i>Dicranum montanum</i>	0.021	-0.028	11	-0.4836	-0.5417
<i>Dicranum scoparium</i>	0.305	0.3503	12	0.1609	-0.0575
<i>Diplophyllum albicans</i>	-0.467	0.0348	13	0.5851	0.1489
<i>Grimmia trichophylla</i>	0.221	0.0869	14	-1.1955	0.3763
<i>Heterocladium heteropterum</i>	-0.1277	0.0482	15	-0.9599	-0.3215
<i>Hypnum cupressiforme</i>	0.4635	-0.1725	16	0.5905	-0.0655
<i>Hypnum jutlandicum</i>	0.0531	0.0799	17	0.5678	0.1153
<i>Isoetecium myosuroides</i>	0.0325	-0.1056	18	-0.1633	-0.4488
<i>Lepidozia reptans</i>	-0.4235	0.076	19	-0.0144	0.1624
<i>Lophozia longidens</i>	0.001	0	20	0.2681	0.7767
<i>Lophozia ventricosa</i>	-0.1185	0.1506	21	0.5156	-0.0556
<i>Marsupella emarginata</i>	-0.0042	0.0715	22	0.1066	-0.7605
<i>Mnium hornum</i>	-0.3895	0.0334			
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	0.0493	-0.0763			
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	-0.0313	-0.0415			
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	0.0317	0.0651			
<i>Plagiothecium laetum</i>	-0.0408	-0.0642			
<i>Plagiothecium succulentum</i>	0.0013	-0.0282			
<i>Plagiothecium undulatum</i>	-0.3698	0.2014			
<i>Pleurozium shreberi</i>	0.1036	0.126			
<i>Pohlia nutans</i>	0.1542	0.2108			
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	-0.5128	-0.0227			
<i>Racomitrium aciculare</i>	-0.0062	0.0305			
<i>Racomitrium heterostichum</i>	0.1245	0.1508			
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	0.0159	0.067			
<i>Rhabdoweisia fugax</i>	-0.0489	0.0189			
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	-0.0938	0.0426			
<i>Scapania nemorosa</i>	-0.1841	0.1228			
<i>Sphagnum quinquefarium</i>	-0.0809	-0.0023			
<i>Tetraphis pellucida</i>	-0.0057	-0.021			
<i>Thuidium tamariscinum</i>	-0.0277	0.0037			