

## INTÉRÊT DES BRYOPHYTES DES MICRO-HABITATS POUR LE DIAGNOSTIC FONCTIONNEL DES PHYTOCÉNOSES FORESTIÈRES : L'EXEMPLE DE LA FORÊT DOMANIALE DES CHAMBONS (ARDÈCHE, FRANCE)

Jaoua CELLE<sup>1</sup>, Vincent HUGONNOT<sup>1</sup> & Benoît RENAUX<sup>1</sup>

**SUMMARY.** — *Interest of micro-habitat bryophyte communities for the functional diagnosis of forest phytocenoses: the case of Chambons forest (Ardèche, France).* — In the Chambons forest (Ardèche, France), the ecological determinism of bryophyte communities and their links with structural and functional characteristics were assessed. Substrate, light, and moisture are the main discriminating factors for the different recognized communities. Among the 10 groups identified, saxico-humicolous are the most diverse, followed closely by the corticolous. These microhabitats are all strictly dependent upon the various phases of the sylvigenesis cycle. Most of humicolous communities are determined by the successive phases of the organic matter cycle. The humicolous community richness relies heavily upon the diversity of potential repository (soil, rocks and base of trunks). Forest management leads to disturbances which severely restrict the spreading out of these bryophytic assemblages. To preserve the great bryological interest of this site and ecosystem, urgent conservation and management measures are required.

**RÉSUMÉ.** — Dans la forêt domaniale des Chambons (Ardèche, France), le déterminisme écologique des groupements bryophytiques a été étudié ainsi que leur dépendance vis-à-vis des caractéristiques structurelles et fonctionnelles du complexe forestier. Le substrat, la luminosité, et l'humidité sont les principaux facteurs discriminant les communautés des différents micro-habitats. Parmi les 10 groupements identifiés, les saxico-humicoles sont les plus diversifiés, suivis de près par les corticoles. Ces micro-habitats sont tous strictement dépendants des différentes phases du cycle sylvigénétique. Les stades successifs du cycle de la matière organique conditionnent la plupart des groupements humicoles. La richesse des communautés humicoles dépend étroitement de la diversité des réceptacles potentiels (sol, rochers et base des troncs). La gestion sylvicole des peuplements entraîne des perturbations qui limitent largement l'expression des communautés bryophytiques. La préservation du patrimoine bryophytique remarquable de ce site et plus largement de cet écosystème nécessite la mise en place urgente de mesures de conservation et de gestion.

---

Les forêts anciennes sont des écosystèmes de grande valeur pour la conservation de nombreuses espèces remarquables qui leur sont strictement inféodées (Schnitzler-Lenoble, 2002 ; Quézel & Médail, 2003 ; Gilg, 2004 ; Vallauri *et al.*, 2006 ; Vallauri, 2007 ; Paillet *et al.*, 2010) parmi lesquelles un grand nombre de bryophytes (Söderström, 1989 ; ECCB, 1995 ; Ódor, 2002). Le couvert forestier favorise une forte humidité atmosphérique, filtre les radiations lumineuses et engendre un tamponnement thermique et hydrique, ce qui permet l'expression de communautés bryophytiques spécialisées (Pike *et al.*, 1975 ; Edwards, 1986 ; Lesica *et al.*, 1991 ; Rambo & Muir, 1998). Les troncs et les branches des arbres vivants accueillent des bryocénoses diversifiées (Pike *et al.*, 1977 ; Sillett, 1995 ; Lyons *et al.*, 2000). Sur le bois mort,

---

<sup>1</sup> Conservatoire botanique national du Massif central, Le Bourg. F-43230 Chavanic-Lafayette. E-mail : jaoua.celle@cbnmc.fr

la richesse des cortèges bryophytiques dépend fortement du caractère naturel des forêts (Gustafsson & Hallingbäck, 1988 ; Vellak & Paal, 1999 ; Hallingbäck & Hodgetts, 2000 ; Laaka-Lindberg *et al.*, 2005).

La complexité de structure d'une forêt à forte naturalité au sens de Schnitzler-Lenoble (2002) est source d'une grande richesse d'habitats, s'exprimant à des échelles spatiales qui vont du massif forestier (éco-mosaïque voire éco-complexe) au micro-habitat (cavité humide dans un tronc, rocher, bois mort, etc.), en passant par l'éco-unité à l'échelle de la trouée ou du bouquet d'arbres (Schnitzler-Lenoble, 2002). Ces unités sont imbriquées spatialement et évoluent dans le temps selon un cycle sylvigénétique qui voit se succéder une phase d'innovation (ouverture d'une trouée), une phase d'aggradation, une phase biostatique de maturité, et enfin une phase de sénescence ou d'écroulement (Bormann & Likens, 1979 ; Oldeman, 1990).

En France, si les forêts constituent 29 % du territoire métropolitain (dont 12,5 % de plantations), seules 0,2 % peuvent être qualifiées de « subnaturelles » et non perturbées depuis au moins 50 ans (DERF, 1995). Les forêts faisant l'objet d'une protection stricte ou d'une gestion minimale sont également très rares, puisque seules 1,2 % des forêts françaises bénéficient d'un tel niveau de protection (DGFAR, 2006 ; IFN, 2009). Dans les forêts gérées, la diversité de structure et la richesse en micro-habitats est nettement plus faible que dans les forêts à caractère naturel (Vallauri, 2007). L'artificialisation généralisée de ces dernières rend difficile l'observation de dynamiques non contraintes et entraîne des changements profonds de la bryoflore (Gustafsson & Hallingbäck, 1988 ; Ódor & Standovár, 2001).

Dans le site modèle de la forêt domaniale des Chambons (Ardèche) qui présente certains boisements anciens soumis à une exploitation forestière grandissante, le déterminisme écologique des groupements bryophytiques et leur lien avec les micro-habitats forestiers ont été étudiés. Dans un second temps, les micro-habitats bryophytiques ont été analysés au travers des caractéristiques structurelles et fonctionnelles des différentes phases du cycle sylvigénétique. Sur ces bases, un outil d'évaluation des bryocénoses permettant le diagnostic fonctionnel du site a été élaboré. La gestion forestière pratiquée actuellement est évaluée sur des bases objectives et les mesures de gestion et de conservation qui en découlent sont énoncées.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### LE SITE D'ÉTUDE

Le massif du Tanargue est situé dans la partie sud-ouest du département de l'Ardèche et constitue la bordure sud-est du Massif central. Il est bordé au nord par le Devès et les monts du Vivarais, à l'ouest par la Margeride, au sud-ouest par le mont Lozère et au sud-est par les plateaux du Vivarais. Les principaux sommets du massif atteignent 1400 mètres et le Grand Tanargue (1511 mètres) est le point culminant. Sur ce massif très majoritairement boisé, on dénombre trois forêts domaniales (FD), qui sont d'est en ouest : la FD de la Souche, la FD du Tanargue et la FD des Chambons. Située sur le versant ouest du massif du Tanargue, la FD des Chambons occupe une superficie de 1089 ha. Elle s'étend sur les communes de Borne et de Saint-Étienne-de-Lugdarès, et son altitude varie de 1000 m à 1490 m. Elle est traversée par la rivière la Borne qui occupe le fond de gorges relativement encaissées (Fig. 1). Établies très majoritairement à l'étage montagnard, les forêts relèvent pour l'essentiel des hêtraies-sapinières montagnardes des sols peu acides à *Calamintha grandiflora* et *Geranium nodosum* (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae* (S. Gentile 1974) Ubaldi & Speranza 1985) et des hêtraies-sapinières montagnardes acidiphiles (*Luzulo luzuloidis-Fagion sylvaticae* Lohmeyer et Tüxen in Tüxen 1954). Les forêts subalpines de l'*Acerion pseudoplatani* (Oberdorfer 1957) Rameau in Rameau, Mansion et Dumé 1993 *nom. nud.* sont peu fréquentes et ne se rencontrent que dans les zones les plus élevées du site (Choisnet & Mulot, 2008). Les principales essences sont *Abies alba* (60 %), *Fagus sylvatica* (35 %), et de manière plus anecdotique *Picea abies* (3 %) qui n'est ici pas indigène.

Le climat est de type montagnard avec des précipitations supérieures à 2000 mm/an, réparties inégalement sur l'année avec un déficit important en été et un maximum en automne (ONF, 2001). Les hivers sont longs et rigoureux avec un enneigement irrégulier, parfois important. Les gelées sont nombreuses et les brouillards fréquents. Les vents, bien qu'irréguliers, sont souvent très violents.

La position occidentale de cette forêt au sein du massif du Tanargue lui confère une spécificité géologique. En effet, contrairement à l'essentiel du massif, les roches granitiques sont peu abondantes et les roches métamorphiques majoritaires. Ces dernières sont essentiellement constituées de migmatites, avec une alternance de lentilles de granite et de texture gneissique, de gneiss ceillés et de micaschistes (Elmi *et al.*, 1974). Les vallons sont constitués de colluvions et de dépôts périglaciaires.

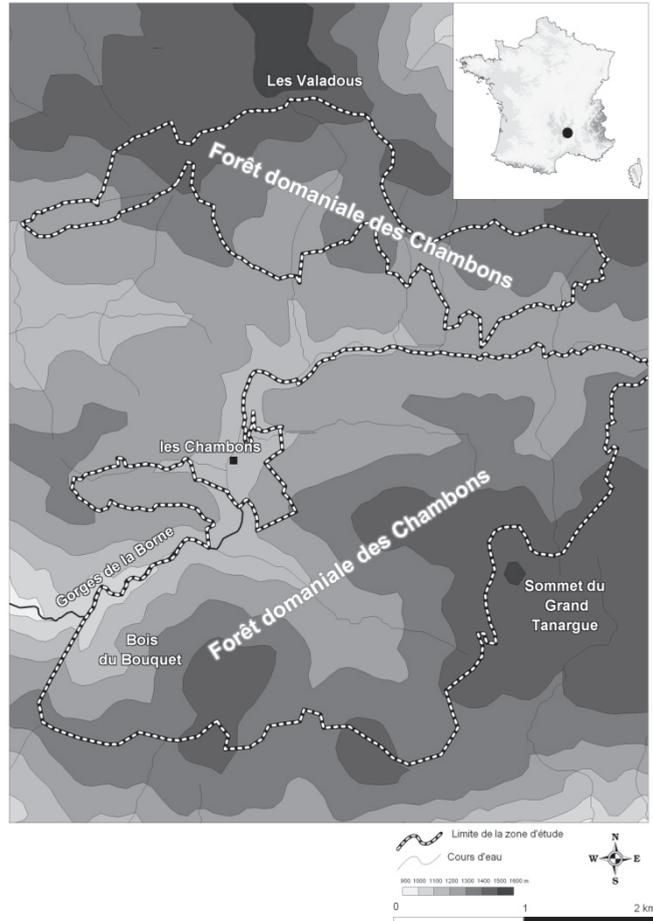


Figure 1. — Localisation et périmètre de la Forêt domaniale des Chambons.

Au sein du Parc naturel régional des Monts d'Ardèche, la Forêt domaniale des Chambons et plus largement le massif du Tanargue sont reconnus comme dotés d'un riche patrimoine naturel. Le premier inventaire des Zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) avait déjà mis en évidence l'intérêt de ce site. Suite à la modernisation récente des ZNIEFF en région Rhône-Alpes, le périmètre de la Forêt domaniale des Chambons recoupe aujourd'hui trois ZNIEFF de type I. Les ZNIEFF ne sont toutefois qu'un document d'alerte et d'information et ne constituent pas un statut de protection. Une partie de la forêt fait également partie du réseau européen Natura 2000, puisque le site des « Cévennes Ardéchoises » (FR8201670) concerne les secteurs du Bois du Bouquet et des Gorges de la Borne. À ce titre, des engagements visant à maintenir le bon état de conservation des forêts du site ont été pris.

## MÉTHODOLOGIE

L'ensemble du massif forestier de la Forêt des Chambons a fait l'objet de prospections et d'un inventaire bryologiques en 2009 et 2010. Un relevé a consisté ici en la liste des idiotaxons quantifiés (recouvrement au sol en pourcentage) à l'échelle du micro-habitat concerné. Lors de la réalisation des relevés, différents paramètres écologiques ont été notés à l'échelle de la phytocénose (principales essences, structure forestière, rattachement à un syntaxon, altitude, exposition, substrat géologique, etc.) et à l'échelle du micro-habitat (nature du substrat, présence ou non d'humus, etc.). Sur ces bases, des groupements bryophytiques ont été constitués pour chacun des micro-habitats d'accueil (occurrence du taxon dans un micro-habitat bryophytique supérieure à un seuil arbitraire de 60 %, seuil qui permet une attribution exclusive d'une espèce à un seul groupement). Seuls les groupements présentant un intérêt pour le diagnostic fonctionnel forestier ont été traités dans le présent travail. Les valeurs écologiques indicatrices calculées pour chacun des groupements (lumière, température, humidité, continentalité et réaction chimique) sont les moyennes des valeurs des espèces signalétiques issues d'Ellenberg *et al.* (1991) et Dierssen (2001).

Deux micro-habitats spécifiques ont fait l'objet de prospections ciblées afin de rechercher certains taxons potentiels ou anciennement mentionnés. Il s'agit des arbres à cavités (dendrotelmes), pouvant potentiellement héberger *Anacamptodon splachnoides* et *Zygodon forsteri*, et des bois morts pourrissants pour *Anastrophyllum hellerianum* et *Harpanthus scutatus*.

La taxinomie et la nomenclature sont issues de Hill *et al.* (2006) et de Ros *et al.* (2007) dans la plupart des cas sauf en ce qui concerne les genres *Bucklandiella*, *Codriophorus* et *Niphotrichum* pour lesquels nous adoptons les propositions d'Ochyra *et al.* (2003). La synonymie des végétations trachéophytiques suit Bardat *et al.* (2004).

L'évaluation de la valeur patrimoniale des bryophytes à l'échelle européenne se base sur le « Red Data Book of European Bryophytes » (ECCB, 1995) et l'annexe II de la directive « Habitats » (Aboucaya *et al.*, 2002). À l'échelle nationale, l'absence d'un livre rouge des bryophytes menacées actualisé ne facilite pas l'évaluation du patrimoine bryologique. Seule une étude préalable existe actuellement (Depériers-Robbe, 2000) qui comporte de nombreuses lacunes. C'est pourquoi l'évaluation à une échelle nationale (rareté nationale) et régionale (rareté locale) a été faite à « dire d'expert ».

## RÉSULTATS

### FLORISTIQUE

L'inventaire de la bryoflore a permis de recenser 199 taxons, dont 74,3 % de mousses et 25,7 % d'hépatiques dans l'ensemble du site (Annexe 1). 35 espèces ont une valeur patrimoniale à l'échelle européenne, nationale ou régionale (Tab. I). Deux espèces, *Buxbaumia viridis* et *Orthotrichum rogeri*, sont inscrites à l'annexe II de la directive « Habitats » et trois autres sont listées dans le « Red Data Book of European Bryophytes » [*Encalypta microstoma* (statut IUCN R), *Rhynchostegiella tenuicaulis* (IK), *Pseudoleskea saviana* (RT)]. Cinq espèces sont considérées comme rares à l'échelle nationale (*Anastrophyllum hellerianum*, *Douinia ovata*, *Orthotrichum shawii*, *Orthotrichum urnigerum*, *Plagiothecium piliferum*) et 24 sont rares à l'échelle locale (notamment *Isothecium holtii*, *Frullania fragilifolia*, *Scapania lingulata*).

Les recherches spécifiques menées sur le bois mort ont permis d'observer *Anastrophyllum hellerianum*, mais pas *Harpanthus scutatus*. Les prospections ciblées sur *Anacamptodon splachnoides* et de *Zygodon forsteri* dans les rares arbres à cavités du site se sont révélées infructueuses.

### CARACTÉRISATION ÉCOLOGIQUE DES GROUPEMENTS BRYOPHYTIQUES

Dix groupements bryophytiques occupant des micro-habitats en lien avec le cycle sylvigénétique ont été individualisés (Tab. II et Fig. 2). Ils sont globalement relativement peu fréquents à rares, hormis le groupement 9 (terricole pionnier), très fortement représenté. Le nombre de groupements saxicoles est le plus important, suivis de près par les corticoles. Les groupements inféodés aux autres supports (bois mort et sol) sont plus rares dans le site. Les trois premiers groupements (groupements 1 à 3 ; Tableau II), inféodés aux écorces, se distinguent par un caractère neutrocline marqué et une relative rareté dans le site. Les groupements 1 et 3 présentent un caractère relativement héliophile et sont constitués majoritairement par des taxons du genre *Orthotrichum*. Le groupement 1 peut être considéré comme modérément thermophile au regard de l'ensemble des autres groupements. Le groupement 4 à *Pseudoleskea saviana*, assez fréquent à la base des troncs de la hêtraie subalpine, se démarque des autres groupements corticoles par une assez forte continentalité. Le groupement des bois morts pourrissants (groupement 5), riche en hépatiques, se caractérise par son caractère hygrophile et acidiphile marqué. Trois groupements humo-saxicoles, tous assez rares dans le site, se développent au sein de la hêtraie-sapinière montagnarde, dans des micro-habitats distincts les uns des autres. Le groupement 6 à *Frullania fragilifolia* et *Douinia ovata*, plutôt héliophile, montre une nette tendance océanique, tandis que celui à *Ptilidium ciliare* et *Ptilium crista-castrensis* (groupement 8), nettement plus héliophile, révèle une certaine continentalité. Un troisième groupement à *Plagiothecium denticulatum* et *P. piliferum*, très sciaphile (groupement 7), colonise les surplombs rocheux. Deux groupements humo-terricoles acidiphiles ont été identifiés. Le groupement 9 est riche en espèces acrocarpes, mésophile et héliophile. Le groupement 10 plus sciaphile et hygrophile, montre une certaine tendance océanique.

TABLEAU I

Statut de rareté des espèces observées

Taxons	DH	LRE	LRF	Rareté nationale	Rareté locale
<i>Buxbaumia viridis</i> (Moug. ex Lam. & DC.) Brid. ex Moug. & Nestl.	X	Vulnerable	X		
<i>Orthotrichum rogeri</i> Brid.	X	Vulnerable	X		
<i>Hamatocaulis vermicostus</i> (Mitt.) Hedenäs	X	Insufficiently known	X		
<i>Encalypta microstoma</i> Bals.-Criv. & De Not.		Rare	X		
<i>Rhynchostegiella tenuicaulis</i> (Spruce) Kartt.		Insufficiently known			
<i>Pseudoleskea saviana</i> (De Not.) Latzel		Regionally threatened			
<i>Anastrophyllum hellerianum</i> (Nees ex Lindenb.) R.M.Schust.				X	
<i>Douinia ovata</i> (Dieks.) H.Buch				X	
<i>Orthotrichum shawii</i> Wilson				X	
<i>Orthotrichum urnigerum</i> Myrin				X	
<i>Plagiothecium piliferum</i> (Sw.) Schimp.				X	
<i>Bazzania flaccida</i> (Dumort.) Grolle					X
<i>Bazzania trilobata</i> (L.) Gray var. <i>trilobata</i>					X
<i>Calypogeia suecica</i> (Arnell & J.Perss.) Müll. Frib.					X
<i>Cololejeunea calcarea</i> (Lib.) Schiffn.					X
<i>Dicranum fuscescens</i> Sm.					X
<i>Diplophyllum taxifolium</i> (Wahlenb.) Dumort.					X
<i>Fontinalis squamosa</i> Hedw.					X
<i>Frullania fragilifolia</i> (Taylor) Gottsche, Lindenb. & Nees					X
<i>Hookeria lucens</i> (Hedw.) Sm.					X
<i>Isoetecium holtii</i> Kindb.					X
<i>Kiaeria byttii</i> (Bruch & Schimp.) Broth.					X
<i>Lescuraea mutabilis</i> (Brid.) Lindb. ex I.Hagen					X
<i>Lophozia heterocolpos</i> (Thed. ex C.Hartm.) M. Howe					X
<i>Lophozia longiflora</i> (Nees) Schiffn.					X
<i>Neckera pumila</i> Hedw.					X
<i>Orthotrichum acuminatum</i> H.Philip.					X
<i>Plagiothecium platyphyllum</i> Mönk.					X
<i>Plagiothecium undulatum</i> (Hedw.) Schimp.					X
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.					X
<i>Pseudamblystegium subtile</i> (Hedw.) Vanderp. & Hedenäs					X
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.					X
<i>Scapania lingulata</i> H.Buch					X
<i>Scapania umbrosa</i> (Schrad.) Dumort.					X
<i>Solenostoma sphaerocarpum</i> (Hook.) Steph.					X

Abbreviations : DH : annexe II de la directive « Habitats » ; LRE : Red Data Book of European Bryophytes ; LRF : étude préalable au Livre Rouge de la bryoflore de France

TABLEAU II

Les groupements bryophytiques identifiées dans la forêt des Chambons et leur écologie

N° Grpt	Phytocénose	Support	Micro-habitat	L	H	T	C	R	Espèces signalétiques	Nb. relevés
1	Hêtraie montagnarde	Ecorces	Troncs isolés de gros diamètre de <i>Fagus sylvatica</i> en bord de piste	7,5	4,5	4,5	5,0	5,5	<i>Orthotrichum acuminatum</i> , <i>O. helyii</i> , <i>O. striatum</i> , <i>O. shawii</i> , <i>Pterigynandrum filiforme</i>	4
2	Hêtraie montagnarde	Ecorces	Troncs de gros diamètre de <i>Fagus sylvatica</i>	4,3	5,0	3,3	4,3	5,3	<i>Neckera complanata</i> , <i>N. pumila</i> , <i>Isoetecium myosuroides</i>	11
3	Trouée arbutive du <i>Sambuco-Salicion</i>	Ecorces	Troncs de <i>Salix caprea</i> et <i>Sambucus nigra</i>	6,8	4,2	3,0	5,2	5,6	<i>Orthotrichum affine</i> , <i>O. pallens</i> , <i>O. rogeri</i> , <i>O. speciosum</i> , <i>O. stramineum</i> , <i>O. striatum</i>	10
4	Hêtraie subalpine	Ecorce avec dépôt d'humus	Base de troncs tourmentés de <i>Fagus sylvatica</i>	5,7	5,0	2,7	6,6	4,4	<i>Lescuraea mutabilis</i> , <i>Pseudoleskea saviana</i> , <i>Paraleucobryum longifolium</i> , <i>Porella cordaeana</i> , <i>Pseudoamblystegium subtile</i> , <i>Rhynchostegiella tenuicaulis</i> , <i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	24
5	Hêtraie-sapinière montagnarde	Bois pourrissants	Troncs pourrissants ( <i>Abies alba</i> ou <i>Fagus sylvatica</i> ) à un stade de décomposition avancé	4,1	5,8	3,2	5,1	2,1	<i>Anastrophyllum hellerianum</i> , <i>Buxbaumia viridis</i> , <i>Calypogeia suecica</i> , <i>Dicranum tauricum</i> , <i>Lepidozia reptans</i> , <i>Lophozia longiflora</i> , <i>Nowellia curvifolia</i> , <i>Scapania umbrosa</i> , <i>Tetraphis pellucida</i> , <i>Tritomaria exsecta</i>	32
6	Hêtraie-sapinière montagnarde	Humus sur rochers	Parois et blocs rocheux sub-verticaux	4,8	5,4	3,8	3,6	4,2	<i>Cololejeunea calcarata</i> , <i>Douinia ovata</i> , <i>Diplophyllum albicans</i> , <i>Frullania fragilifolia</i> , <i>Isoetecium myosuroides</i>	10
7	Hêtraie-sapinière montagnarde	Humus sur rochers	Surplombs et revers rocheux	4,0	5,0	2,5	5,5	3,5	<i>Plagiothecium denticulatum</i> , <i>P. piliferum</i>	8
8	Hêtraie-sapinière montagnarde	Humus sur rochers	Blocs rocheux des marges d'éboulis intraforestiers	6,0	4,7	3,0	6,0	3,3	<i>Ptilium crista-castrensis</i> , <i>Ptilidium ciliare</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	3
9	Hêtraie et Hêtraie-sapinière montagnardes	Terre et humus	Galettes (assiettes) de chablis et talus de bords de pistes	6,0	5,0	3,3	5,2	3,0	<i>Pogonatum aloides</i> , <i>P. urnigerum</i> , <i>Pohlia lutescens</i> , <i>Tortula subulata</i> , <i>Diphyscium foliosum</i> , <i>Dicranella heteromalla</i>	11
10	Hêtraie montagnarde	Terre et humus	Sols humifères	3,0	6,3	3,0	3,7	3,7	<i>Plagiothecium undulatum</i> , <i>Hookeria lucens</i> , <i>Rhizomnium punctatum</i>	5

Signification des valeurs d'Ellenberg : L : Lumière (1. hypsciaphile ; 3. sciaphile ; 5. hemisciaphile ; 7. hemisciaphile ; 8. heliophile ; 9. hyperheliophile) ; H : Humidité (1. hyperxérophile ; 3. xérophile ; 5. mésohydrophile ; 7. hydrophile ; 9. hydrophile) ; T : Température (1. cryophile ; 5. mésotherme ; 7. thermophile ; 9. hyperthermophile) ; C : Continentalité (1. euocéanique ; 2. océanique ; 4. subocéanique ; 6. subcontinental ; 8. continental ; 9. eucontinental) ; R : Réaction chimique (1. hyperacidophile ; 3. acidophile ; 5. acidocline ; 7. neutrocline ; 9. basophile)

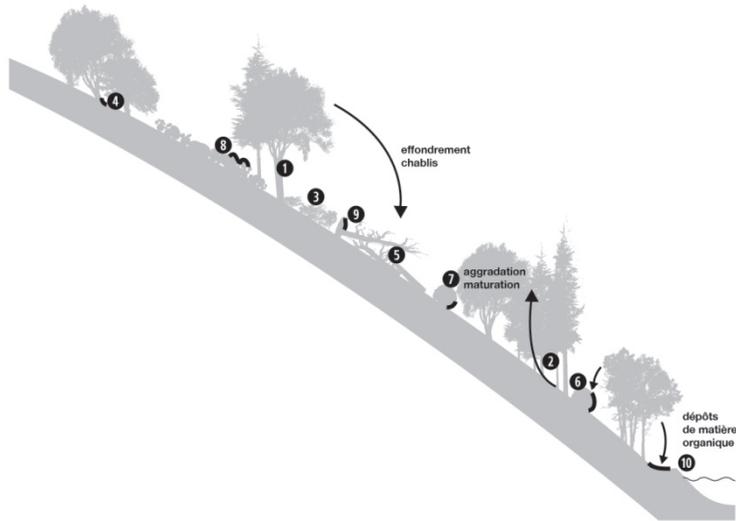


Figure 2. — Les différents groupements bryophytiques positionnés sur un transect schématisé de la Forêt domaniale des Chambons en lien avec les phases du cycle sylvigénétique. Les ronds noirs numérotés correspondent aux groupements bryophytiques, les traits épais noirs représentent les dépôts humifères, et les flèches symbolisent les principales phases du cycle de la matière organique.

## RÉPARTITION DES GROUPEMENTS BRYOPHYTIQUES

La répartition de chacun des 10 groupements montre clairement différents patrons de distribution spatiale à l'échelle du site (Fig. 3). Le groupement 9 (terricole pionnier) a une répartition assez différente des autres groupements puisqu'il est abondant et réparti le long de grands linéaires de pistes forestières. La grande majorité des groupements sont situés sur les marges de la forêt, en particulier le long des gorges de la Borne (entre 1100 et 1200 mètres d'altitude) et à la limite supérieure de la forêt (entre 1400 et 1500 mètres), ce qui est le cas par exemple du groupement des bois pourrissants (groupement 5). Ces marges correspondent aux parcelles où les prélèvements de bois ont été nuls ou faibles depuis plusieurs décennies. D'autres groupements sont également rares au sein de leur habitat d'accueil. C'est le cas du groupement 4, lié aux écorces dans les hêtraies subalpines qui est peu fréquent dans la ceinture altitudinale correspondante. Sur la plupart des cartes, très peu de groupements figurent dans la zone centrale de la forêt. En effet, cette vaste zone centrale est occupée par des espèces relativement ubiquistes, peu spécialisées, ne formant pas de réels groupements.

## DISCUSSION

### FLORISTIQUE

La Forêt domaniale des Chambons apparaît comme un site riche en bryophytes puisque 199 taxons y ont été recensés. Des inventaires conduits ces dernières années dans d'autres sites forestiers permettent de disposer de premiers éléments de comparaison. Ainsi, 149 taxons ont été recensés dans les Gorges de la Bouble (Allier) (Hugonnot, 2006), 192 dans les Gorges de la Sioule (Puy-de-Dôme) (Hugonnot, 2010) et un peu moins de 200 dans les Gorges de la Rhue (Cantal) dont l'inventaire est en cours. Ces chiffres représentent de 12 à 17 % de la bryoflore de France. Dans l'état actuel des connaissances, la forêt des Chambons se distingue donc clairement comme l'une des gorges les plus riches du Massif central. D'autre part, ces

données chiffrées mettent en lumière l'intérêt des gorges boisées qui apparaissent comme de véritables lieux de concentration de la richesse bryophytique. L'élément atlantique, avec des espèces comme *Douinia ovata*, *Frullania fragilifolia* ou *Neckera pumila* (toutes présentes aux Chambons), y est particulièrement bien représenté. Ces espèces affectionnent les habitats tamponnés du point de vue climatique : fortes précipitations, humidité ambiante élevée avec nombreux jours de brouillards, températures hivernales assez douces, ensoleillement et luminosité faibles. Elles sont largement répandues sur la façade océanique de l'Europe tempérée mais peuvent pénétrer, pour certaines d'entre elles, loin vers l'intérieur du continent à la faveur de sites boisés encaissés (Gaume, 1948 ; Bisang, 1985 ; De Zuttere *et al.*, 1985).

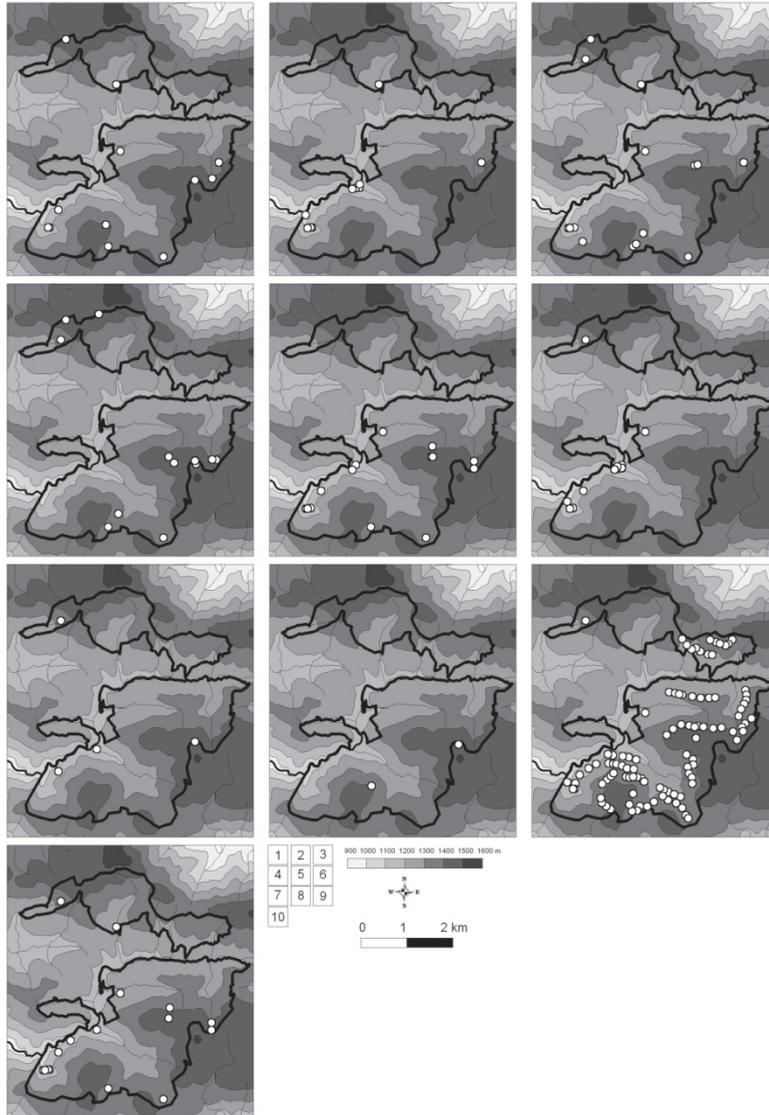


Figure 3. — Localisation des dix groupements bryophytiques au sein de la de la Forêt domaniale des Chambons.

Les genres les mieux représentés dans le site sont les *Orthotrichum* avec 10 espèces, et les *Plagiothecium* et *Grimmia* qui comportent tous deux 7 espèces. La forte représentation du genre *Orthotrichum*, très majoritairement corticole (Lara & Mazimpaka, 2001), s'explique par l'importance de la forêt dans le site et des différents groupements forestiers (*Geranio nodosi-Fagenion sylvaticae*, *Luzulo luzuloidis-Fagion sylvaticae* et *Acerion pseudoplatani*) favorables à la diversité des cortèges épiphytiques. Le genre *Plagiothecium*, dont la plupart des taxons sont plus ou moins humicoles ou humo-saxicoles (Dierssen, 2001), trouve sur les placages d'humus (revêtant les rochers, la base des troncs ou le sol) une large gamme de conditions d'accueil. Néanmoins, dans le détail, les espèces présentent des optima écologiques assez dissemblables (Greene, 1957 ; Lewinsky, 1974). *Plagiothecium platyphyllum* et *P. undulatum* sont deux taxons hygrophiles et très acidiphiles (Fagerstén, 1998 ; Wattez & De Foucault, 1990). Localement, le premier est inféodé aux placages de matière organique sur les rochers ruisselants tandis que le deuxième se développe sur d'épais placages humifères dans le fond des vallons. *Plagiothecium denticulatum* et *P. piliferum* sont typiquement liés aux surplombs rocheux plus secs. *Plagiothecium nemorale* est un taxon mésophile assez plastique écologiquement et fréquent localement sur les bourrelets de matière organique dans les entrelacs racinaires des hêtres. Enfin, l'importance du genre *Grimmia*, essentiellement saxicole (Maier, 2010), est à mettre en relation avec la présence de parois rocheuses d'expositions diverses et d'éboulis fixés dans des clairières, qui offrent autant d'habitats favorables aux espèces de ce genre. En ce qui concerne les hépatiques, c'est le genre *Lophozia* qui prédomine avec 7 espèces recensées dans le site. L'importance et la diversité des micro-habitats forestiers humicoles à saprolignicoles où s'est spécialisée une majorité des espèces de ce genre (Bakalin, 2011) peut expliquer la prépondérance de ce genre.

#### MICRO-HABITATS ET CYCLE SYLVIGÉNÉTIQUE

##### *Stades de maturation et de sénescence du peuplement*

En forêt des Chambons, les écorces hébergent des communautés corticoles à forte spécialisation (groupements aérohygroclines sciaphiles 2 et 4). Dans la phase biostatique de maturité du peuplement, la structure forestière pluristratifiée entraîne une augmentation sensible de l'humidité atmosphérique (Pike *et al.*, 1975 ; Lesica *et al.*, 1991 ; Rambo & Muir, 1998) et crée un ombrage diffus favorable à de tels groupements spécialisés. Toutefois, Söderström (1988) et Fenton & Frego, (2005) ont montré que les éclaircies et les coupes à blanc, en générant des mises en lumière brutales, peuvent entraîner la quasi-disparition des cortèges les plus sciaphiles. Dans la forêt des Chambons, l'exploitation forestière mise en œuvre ces dernières décennies, notamment le prélèvement de la plupart des gros arbres (hêtres et sapins) et la simplification des structures arborées, pourrait expliquer la raréfaction de ces groupements.

##### *Accumulation de bois mort, dépôt de matière organique et humification*

Dans les systèmes forestiers préservés, les bois morts pourrissants hébergent des communautés saprolignicoles diversifiées (Ódor *et al.*, 2005). Les bryophytes saprolignicoles montrent une grande spécialisation en fonction des micro-habitats disponibles, notamment du stade de décomposition et constituent des assemblages floristiques de grande valeur patrimoniale (Söderström, 1988 ; Jonsson *et al.*, 2005 ; Jansová & Soldán, 2006 ; Frego, 2007 ; Haeussler *et al.*, 2007). Dans la FD des Chambons, seuls quelques secteurs à fortes accumulations de bois mort (fonds de vallons encaissés aux bords de la Borne) abritent un cortège avec une certaine diversité. La seule communauté (groupement 5) observée sur bois morts pourrissants est composée d'un cortège assez réduit d'espèces peu exigeantes quant à l'état de décomposition du bois mort et à l'hygrométrie ambiante. La plupart de ces espèces sont assez largement répandues, du fait de leur recours à la production de diaspoires (spores et propagules) permettant une dispersion efficace. *Harpanthus scutatus*, hépatique saprolignicole rarissime en France (Augier, 1966) et signalée par Dismier (1928) dans la forêt des Chambons n'a pu être retrouvée et l'on peut supposer qu'elle a disparu. Cette hépatique, considérée comme menacée dans plusieurs pays d'Europe (Schnyder *et al.*, 2004 ; Kučera *et al.*, 2012) se développe sur

des grès ou des bois morts, mais reste fortement liée à des forêts anciennes (Maksimov *et al.*, 2003 ; Kučera, 2004). Elle s'est spécialisée dans la colonisation des bois morts spongieux à des stades assez avancés de décomposition dans des ambiances confinées et humides au fond de ravins forestiers (Paton, 1999). La faible fréquence des cortèges saprologiques associée à leur cantonnement aux marges du site et la disparition probable d'*Harpanthus scutatus* pourraient constituer plusieurs indices d'une dégradation des conditions d'accueil pour les espèces saprologiques en lien avec les perturbations affectant le stade d'écroulement. Il est probable que dans une forêt mature moins altérée, les cortèges du bois morts seraient répartis aléatoirement de façon plus équitable sur le site.

Les communautés forestières humicoles trachéophytiques et bryophytiques sont principalement conditionnées par les différents types d'humus à une échelle réduite (Lalanne *et al.*, 2010). Ces différents types d'humus dépendent directement de la dégradation de litière issue des retombées foliaires et du type de roche-mère (Toutain, 1987). De plus, bien que le type d'humus soit relativement stable au cours du temps, plusieurs travaux ont montré, sur des forêts d'altitude, que la dynamique forestière imprime des modifications parfois rapides aux formes d'humus en lien avec le cycle sylvigénétique (Bernier & Ponge, 1993, 1994 ; Salmon *et al.*, 2006) formant ainsi une fine mosaïque à l'échelle du système forestier (Ponge *et al.*, 1998). Caner *et al.* (2000) montrent également que les pratiques sylvicoles, et en particulier les coupes forestières, entraînent des changements dans le processus d'humification. La diversité des communautés humicoles observées dans la FD des Chambons (groupements 4, 6, 7, 8, 9 et 10) dépend étroitement des différents types des réceptacles potentiels (sol, rochers et base des troncs), mais aussi des phénomènes d'accumulation de matière organique. La fréquence relativement faible de ces groupements au sein de la zone centrale de la forêt et leur cantonnement à la périphérie laissent à penser qu'ils sont directement ou indirectement touchés par les pratiques sylvicoles, et témoignent ainsi d'une altération du cycle de la matière organique. Le déterminisme et la sensibilité des communautés humicoles en lien avec les modifications des processus d'humification mériteraient d'être étudiés en détail.

### *Chablis, trouées et régénération*

Dans les systèmes non perturbés, la chute des arbres engendre la formation d'assiettes de chablis formées d'un monticule (entrelacs de sol et de racines) et d'une cuvette aux propriétés pédologiques originales (Beatty & Stone, 1986). Ces monticules sont rapidement débarrassés de la matière organique de surface laissant apparaître le sol minéral (Beatty & Stone, *op. cit.*). Ces micro-habitats sont favorables à certaines communautés d'arthropodes terricoles (Schulz, 1998). Dans la FD des Chambons, ces surfaces de terre mises à nue sont colonisées par un groupement bryophytique terricole pionnier (groupement 9). Relativement rare au sein des parcelles forestières, ce groupement est en revanche très fréquent dans des habitats linéaires d'origine anthropique (le long de talus, bords de pistes, etc.). Cette disproportion dans l'occurrence de ce groupement au sein de ces deux micro-habitats, l'un naturel, l'autre anthropique, pourrait être un signe du degré d'artificialisation de cette forêt.

Les trouées dans la canopée, provoquées par les chablis, constituent des perturbations naturelles à l'échelle d'un massif forestier (Johnson & Miyanishi, 2007). Ces chablis entraînent des modifications microclimatiques importantes, en particulier au niveau de l'intensité lumineuse et du régime hydrique au niveau des trouées (Vaillancourt, 2008 ; Peterson *et al.*, 1990). Cette mise en lumière de la trouée offre des conditions favorables au développement des espèces héliophiles (Peterson & Pickett, 1995 ; Castelli *et al.*, 1999 ; Palmer *et al.* 2000). Ce phénomène engendre la création de deux micro-habitats originaux potentiellement favorables à des groupements plus héliophiles : les troncs d'arbres vivants situés à la périphérie immédiate des trouées ainsi que les fourrés arbustifs de cicatrisation *Sambuco racemosae-Salicion capreae* Tüxen & Neumann in Tüxen 1951 (Rameau, 1996a et 1996b). Nous n'avons pas identifié le groupement héliophile à *Orthotrichum shawii* (groupement 1) sur les troncs d'arbres éclairés en bordure de trouée étant donné la rareté des chablis sur ce site. En revanche ce groupement a été observé quelques rares fois sur les parties moyennes des troncs de hêtres alignés au bord des pistes de cette forêt. Ce constat rejoint d'autres observations faites sur des

arbres isolés en contexte non forestier en Haute-Loire, dans le Vaucluse, ou ailleurs en France (Dismier, 1922 ; Bardat & Boudier, 2006). Il convient donc de s'interroger sur la niche d'un tel groupement en système naturel sylvatique peu anthropisé. En effet, aujourd'hui, en Europe de l'ouest, de tels groupements à Orthotrichacées ne s'observent plus qu'exceptionnellement au sein d'écosystèmes forestiers naturels (Bosanquet, 2012 ; Van der Pluijm, 2004). Il ne nous semble pas invraisemblable que ce groupement à *Orthotrichum shawii* puisse trouver sa place sur des arbres de gros diamètres bordant les trouées naturelles au sein de peuplements forestiers matures. Des recherches spécifiques, menées sur des trouées naturelles dans d'autres massifs, permettraient de tester cette hypothèse. L'autre communauté héliophile identifiée sur le site est le groupement corticole à *Orthotrichum rogeri* (groupement 3). Ce groupement n'a été observé que de rares fois dans la FD des Chambons au sein de trouées en cours de recolonisation. Tout comme le groupement précédent, celui-ci est rencontré plus fréquemment dans des habitats artificialisés, comme les fourrés colonisant les coupes forestières ou les lisières de plantation. (Hugonnot, 2008 ; Poncet *et al.*, soumis). Le maintien de ces groupements héliophiles au sein d'habitats secondaires de substitution dans des systèmes fortement anthropisés peut avoir tendance à masquer leur quasi disparition de leurs habitats originels au sein de systèmes forestiers actuels.

#### *Micro-habitats liés aux dendrotelmes*

*Anacamptodon splachnoides* et *Zygodon forsteri* sont deux espèces strictement inféodées aux cavités temporairement humides (dendrotelmes) engendrées par la chute de certaines grosses branches, suite à des phénomènes climatiques violents ou à l'élagage naturel de branches basses (Sandron & Hugonnot, 2012). Bien que les coupes sanitaires soient indubitablement néfastes à ce type de micro-habitat, ces deux espèces peuvent être parfois rencontrées dans certains systèmes anthropisés (forêts anciennement gérées avec création d'arbres têtards, etc.), avec des populations importantes occupant un grand nombre de dendrotelmes (Rumsey, 2005 ; Meinunger & Schröder, 2007 ; Hugonnot, 2010a). Néanmoins, il s'agit là d'habitats secondaires et ces espèces peuvent également trouver des conditions favorables à leur développement dans des forêts très anciennes (Mohan, 1981). Ces espèces dépendent d'une part de la disponibilité en cavités (leur nombre devant vraisemblablement dépasser un certain seuil), et d'autre part de perturbations à l'échelle de l'arbre (cassure de branches, chute d'un arbre voisin, etc.) entraînant localement une augmentation de la radiation lumineuse (Sandron & Hugonnot, 2012). Bien que ces deux espèces soient présentes dans des forêts voisines elles sont absentes de la FD des Chambons. Ces espèces n'ont pourtant pas de limitation ni en termes de reproduction sexuée puisqu'elles sont monoïques et produisent fréquemment des sporophytes, ni en termes de dispersion. L'unique limitation est donc la qualité de l'habitat, c'est-à-dire la disponibilité d'un nombre suffisant de cavités dans un état optimal permettant aux métapopulations de ces espèces de se maintenir et prospérer. Il est probable que la rareté des très vieux arbres et des arbres à cavité dans le site ne permettent plus actuellement le développement de ces bryophytes hautement spécialisées.

#### CONSERVATION

La richesse et la typicité des cortèges bryophytiques est directement liée à l'existence des différentes étapes des cycles sylvigénétiques et de la matière organique, créateurs de nombreux micro-habitats favorables aux bryophytes à des échelles spatiales et temporelles différentes. Les phases de maturité et de sénescence sont des stades-clefs du cycle sylvigénétique pour les bryophytes, de même que les processus d'accumulation de bois mort et d'humification.

La grande sensibilité des bryophytes vis-à-vis de la gestion des écosystèmes forestiers a été maintes fois documentée (Söderström, 1988 ; Andersson & Hytteborn, 1991 ; Vellak & Ingerpuu, 2005 ; Frego, 2007 ; Hodgetts, 1996 ; Ódor & Standovár, 2001). Localement, la gestion sylvicole entraîne des perturbations à tous les niveaux : simplification des structures forestières, rareté des chablis et des bois morts, altération quantitative des processus d'humification et sur-représentation des micro-habitats de substitution.

Il est parfois difficile d'évaluer l'ampleur des impacts en termes d'abondance sur les groupements et les populations bryophytiques d'un tel site en l'absence d'états de référence documentés. De même le manque de données sur la fréquence et la répartition spatiale et temporelle des perturbations naturelles (comme les chablis) dans des systèmes forestiers de référence limite notre compréhension de la niche et du fonctionnement en métapopulations pour les groupements héli-héliophiles des trouées ou ceux liés au bois pourrissants.

Face aux atteintes à la fonctionnalité du système forestier, la préservation du patrimoine bryophytique nécessite la mise en place urgente de mesures de conservation et de gestion. Il conviendra donc d'assurer la conservation dans le temps de cette forêt de grand intérêt pour la bryoflore face à une exploitation forestière grandissante, car les effets négatifs d'une exploitation forestière intensive s'y font d'ores et déjà sentir au niveau de la structure forestière (rareté des gros arbres, présence de souches de très gros diamètre, etc.) et de la raréfaction des groupements bryophytiques les plus sensibles. La conservation des secteurs considérés localement comme des lieux de concentration de la bryoflore requiert la mise en place de mesures de protection fortes.

La non-exploitation forestière des parcelles situées dans les vallons encaissés longeant les Gorges de la Borne est indispensable. Ainsi, la démarche de désignation d'une Réserve biologique intégrale (RBI) en collaboration avec l'Office National des Forêts est actuellement en cours de finalisation. Le périmètre de cette réserve intègre les parcelles présentant les peuplements les plus matures et recelant la plupart des habitats et micro-habitats témoignant de l'ancienneté de la forêt. Ce type de réserve qui interdit toute exploitation forestière semble être un outil efficace pour préserver ce patrimoine (Barthod & Trouvilliez, 2002), en permettant le retour à une sylvigénèse naturelle garante du maintien des principaux facteurs de richesse bryologique du site. Cette non-intervention sera également favorable à d'autres groupes taxinomiques très sensibles comme la faune liée aux arbres morts et à cavité (Vallauri *et al.*, 2002, 2006 ; Vallauri, 2007 ; Paillet *et al.*, 2010).

L'adoption de bonnes pratiques sylvicoles est également indispensable dans les autres parcelles forestières. La mise en place d'îlots de sénescence et l'instauration d'une Réserve biologique dirigée (RBD) sur une partie de la zone centrale de la forêt permettront de compléter le dispositif de conservation de ce patrimoine bryologique. Les vastes coupes rases seront à proscrire, car elles engendrent une minéralisation rapide de la matière organique accumulée et de la litière, du fait de la mise en lumière du sol (Duchauffour, 1950 ; Schnitzler-Lenoble, 2002) et sont très défavorables aux groupements sciaphiles et humicoles. La mise en place d'une sylviculture à couvert continu (de type jardinée) devra donc être encouragée. Des coupes par bouquets ou parquets peuvent être localement indiquées pour permettre le maintien des groupements liés aux écorces de saules et de sureaux. Enfin, un volume de 20 à 30 m<sup>3</sup>/ha de bois mort, comme recommandé par Dudley & Vallauri (2004), (correspondant à environ 6 arbres de diamètre bois moyen à l'hectare, ou 3 de diamètre gros bois) semble être un objectif réaliste et compatible avec les contraintes économiques.

## REMERCIEMENTS

Les deux relecteurs anonymes sont remerciés pour leur relecture critique de notre manuscrit. Thierry Vergne et Stéphane Perera du Conservatoire botanique du Massif central nous ont aidés pour la réalisation des figures (carte et schéma). Cette étude a été financée par le Parc Naturel Régional des Monts d'Ardèche.

## RÉFÉRENCES

- ABOUCAVA, A., BAJON, R., BENSETTITI, F., GARRAUD, L., GAUDILLAT, V., GUYOT, I., HENDOUX, F., LARGIER, G., MAGIMEL, C., MOLINA, J., OTTO-BRUC, C., PÉTÉLIN, A., PINET, F., QUÉRÉ, E., SEZNEC, G., VALADON, A., VILLARET, J.C., RAMEAU, J.C. & BARDAT, J. (2002). — *Cahiers d'habitats Natura 2000 : connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 6 : espèces végétales*. Paris, La Documentation française.
- ANDERSSON, L.I. & HYTTBORN, H. (1991). — Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecol.*, 14: 121-130.

- AUGIER, J. (1966). — *Flore des Bryophytes*. Paul Lechevalier, Paris.
- BAKALIN, V. (2011). — Notes on *Lophozia* VI. Taxonomy and distribution of *Lophozia* and *Schistochilosis* (Lophozia-ceae) in North America north of Mexico. *The Bryologist*, 114: 298-315.
- BARDAT, J., BIRET, F., BOTINEAU, M., BOULLET, V., DELPECH, R., GEHU, J.M., HAURY, J., LACOSTE, A., RAMEAU, J.C., ROYER, J.M., ROUX, G. & TOUFFET, J. (2004). — *Prodrome des végétations de France*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- BARDAT, J. & BOUDIER, P. (2006). — Some remarkable bryophytes of the Causse Méjean (Lozère, France). *Cryptogamie, Bryologie*, 27: 165-180.
- BARTHOD, C. & TROUVILLIEZ, J. (2002). — La protection des forêts dans la politique forestière française ; le cas particulier des réserves intégrales. *Rev. forest. fr.*, 1: 7-16.
- BEATTY, S.W. & STONE, E.L. (1986). — The variety of soil microsites created by tree falls. *Rev. can. rech. forest.*, 16: 539-548.
- BERNIER, N. & PONGE, J.-F. (1993). — Dynamique et stabilité des humus au cours du cycle sylvo-génétique d'une pessière d'altitude. *C. R. Acad. Sci. Paris ; Sciences de la vie*, 316: 647-651.
- BERNIER, N. & PONGE, J.-F. (1994). — Humus form dynamics during the sylvo-genetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biol. Biochem.*, 26: 183-220.
- BISANG, I. (1985). — *Plagiochila exigua* (Tayl.) Tayl. neue in Mitteleuropa. *Herzogia*, 7: 1-12.
- BORMANN, F.H. & LIKENS, G.E. (1979). — Catastrophic disturbance and the steady-state in Northern Hardwood Forests. *Amer. Scient.*, 67: 660-669.
- BOSANQUET, S. (2012). — Vagrant epiphytic mosses in England and Wales. *Field Bryology*, 107: 3-17.
- CANER, L., BOUDIN, G. & BRUN, J.-J. (2000). — *Ouvertures forestières et diversité fonctionnelle des humus. L'exemple d'une sapinière des Alpes intermédiaires du Sud : Le bois de Tavanet (Bassin de Gap-Chaudun, Hautes-Alpes)*. Cemagref, Grenoble.
- CASTELLI, J.P., CASPER, B.B., SULLIVAN, J.J. & LATHAM, R.E. (1999). — Early understory succession following catastrophic wind damage in a deciduous forest. *Can. J. For. Res.* 29: 1997-2002.
- CHOISNET, G. & MULOT, P.-E. (2008). — *Catalogue des végétations du Parc naturel régional des Monts d'Ardèche*. Conservatoire botanique national du Massif central / Conseil régional Rhône-Alpes.
- DE ZUTTERE, P., WERNER, J. & SCHUMACKER, R. (1985). — La bryoflore du Grand-Duché de Luxembourg : taxons nouveaux, rares ou méconnus. *Travaux Scientifiques du Muséum d'Histoire Naturelle du Luxembourg*, 5: 1-153.
- DEPÉRIERS-ROBBE, S. (2000). — *Étude préalable à l'établissement du Livre rouge des Bryophytes menacées de France métropolitaine*. Ministère de l'Environnement, DNP - Laboratoire de Phytogéographie, Université de Caen.
- DERF (1995). — *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche – DERF. Paris.
- DGFAR (2006). — *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*. Paris.
- DIERSSEN, K. (2001). — Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum bibliotheca*, 56: 1-289.
- DISMIER, G. (1922). — Une mousse nouvelle pour la France dans la Drôme : *Orthotrichum shawii* Wils., et présence aux environs de Valence des *Camptothecium aureum* Bry. eur. et *Epipterygium tozeri* (Grev.) Lindb. *Bull. Soc. Bot. France*, 69: 221-225.
- DISMIER, G. (1928). — Les muscinées du Vivarais. *Rev. Bryol.*, N.S. 1: 13-25.
- DUCHAUFOUR, P. (1950). — L'humus forestier et les facteurs de sa décomposition. *Rev. forest. fr.*, 9: 479-489.
- DUDLEY, N., & VALLAURI, D. (2004). — *Deadwood living forests*. WWF report.
- EDWARDS, M.E. (1986). — Disturbance histories of four Snowdonian woodlands and their relation to Atlantic bryophyte distributions. *Biol. Conserv.*, 37: 301-320.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (1991). — Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobot.*, XVIII: 1-248.
- ELMI, S., FEYS, R., SAMAMA, J.C. & WEISBROD, A. (1974). — *Notice de la Carte Géologique au 1/50000<sup>ème</sup>*. N°864 – Largentière, BRGM.
- EUROPEAN COMMITTEE FOR CONSERVATION OF BRYOPHYTES (E.C.C.B.) (1995). — *Red Data Book of European Bryophytes*. ECCB, Trondheim.
- FAGERSTÉN, R. (1998). — Taxonomy, distribution and ecology of *Plagiothecium platyphyllum* Mönk. (Musci, Plagiotheciaceae); an example of an endangered moss in spring-fed habitats. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 74: 25-39.
- FENTON, N.J. & FREGO, K.A. (2005). — Bryophyte (moss and liverwort) conservation under remnant canopy in managed forests. *Biol. Conserv.*, 122: 417-430.
- FREGO, K. A. (2007). — Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecol. Managt.*, 242: 65-75.
- GAUME, R. (1948). — Les bryophytes atlantiques des environs de Paris. *Rev. Bryol. Lichénol.*, 17: 40-46.
- GILG, O. (2004). — *Forêts à caractère naturel. Caractéristiques, conservation et suivi*. L'atelier technique des espaces naturels, Cahiers techniques n° 74.
- GREENE, S.W. (1957). — The British species of the *Plagiothecium denticulatum* - *P. silvaticum* group. *Trans. Brit. Bryolog. Soc.*, 3: 181-190.

- GUSTAFSSON, L. & HALLINGBÄCK, T. (1988). — Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in south-west Sweden. *Biol. Conserv.*, 44: 283-300.
- HAEUSSLER, S., MACDONALD, S.E. & GACHET, S. (eds.) (2007). — Understory and epiphytic vegetation as indicators of the ecological integrity of managed forests: a synthesis of the special issue. *Forest Ecol. Managt.*, 242: 1-75.
- HALLINGBÄCK, T. & HODGETTS, N. (compilers) (2000). — *Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes. Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- HILL, M.O., BELL, N., BRUGGEMAN-NANNENGA, M.A., BRUGUÉS, M., CANO, M.J., ENROTH, J., FLATBERG, K.I., FRAHM, J.-P., GALLEGÓ, M.T., GARILLETI, R., GUERRA, J., HEDENÁS, L., HOLYOAK, D.T., HYVÖNEN, J., IGNATOV, M.S., LARA, F., MAZIMPAKA, V., MUÑOZ, J. & SÖDERSTRÖM, L. (2006). — Bryological Monograph - An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.*, 28: 198-267.
- HODGETTS, N.G. (1996). — *The conservation of lower plants in woodland*. Joint Nature Conservation Committee.
- HUGONNOT, V. (2006). — *Première contribution à l'inventaire des bryophytes du projet de Réserve naturelle nationale des gorges de la Sioule*. Conservatoire botanique national du Massif central (ONF).
- HUGONNOT, V. (2008). — Chorologie et sociologie d'*Orthotrichum rogeri* en France. *Cryptogamie, Bryologie*, 29: 275-297.
- HUGONNOT, V. (2010a). — Mousses et hépatiques de Païolive (Ardèche et Gard, France). *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, N.S., numéro spécial, 34: 1-293.
- HUGONNOT, V. (2010b). — *Inventaire des bryophytes du site ENS des Gorges de la Boule (Chantelle et Deneuille-lès-Chantelle, Allier)*. Conservatoire botanique national du Massif central (Département de l'Allier).
- IFN (2009). — *La forêt française.- Résultats des campagnes d'inventaire 2005 à 2009*. Inventaire Forestier National.
- JANSOVÁ, I. & SOLDÁN, Z. (2006). — The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen logs. *Preslia*, 78: 67-86.
- JOHNSON, E.A. & MIYANISHI, K. (eds) (2007). — *Plant disturbance ecology, the process and the response*. Elsevier, Paris.
- JONSSON, B.G., KRUYSS, N. & RANIUS, T. (2005). — Ecology of species living on dead-wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fennica* 39: 289-309.
- KUČERA, J. (2004). — Surprising bryophyte records in the old-growth forests Žofínský prales and Hojnovodský prales (Novohradské hory Mts., South Bohemia). *Bryonora*, 34: 4-15.
- KUČERA, J., VÁŇA, J., & HRADÍLEK, Z. (2012). — Bryophyte flora of the Czech Republic: updated checklist and Red List and a brief analysis. *Preslia*, 84: 813-850.
- LAAKA-LINDBERG, S., POHJAMO, M. & KÖRPÄLÄINEN, H. (2005). — Niche breadth and niche overlap in three epixylic hepatics in a boreal old-growth forest, southern Finland. *J. Bryol.*, 27: 119-127.
- LALANNE, A., BARDAT, J., LALANNE-AMARA, F. & PONGE, J.-F. (2010). — Local and regional trends in the ground vegetation of beech forests. *Flora*, 205: 484-498.
- LARA, F. & MAZIMPAKA, V. (2001). — Diversité et originalité du genre *Orthotrichum* Hedw. (Orthotrichaceae) dans le bassin méditerranéen occidental. *Bocconea*, 13: 101-106.
- LESICA, P., MCCUNE, B., COOPER, S.V. & HONG, W.S. (1991). — Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Can. J. Bot.*, 69: 1745-1755.
- LEWINSKI, J. (1974). — The family Plagiotheciaceae in Denmark. *Lindbergia*, 2: 185-217.
- LYONS, B., NADKARNI, N.M. & NORTH, M.P. (2000). — Spatial distribution and succession of epiphytes on *Tsuga heterophylla* (western hemlock) in an old-growth Douglas-fir forest. *Can. J. Bot.*, 78: 957-968.
- MAIER, E. (2010). — The genus *Grimmia* Hedw. (Grimmiaceae, Bryophyta) - A morpho-anatomical study. *Boissiera*, 63: 1-377.
- MAKSIMOV, A.I., POTEMKIN, A.D., HOKKANEN, T.J. & MAKSIMOVA, T.A. (2003). — Bryophytes of fragmented old-growth spruce forest stands of the North Karelian Biosphere Reserve and adjacent areas of Finland. *Arctoa*, 12: 9-23.
- MEINUNGER, L. & SCHRÖDER, W. (2007). — *Verbreitungsatlas der Mosse Deutschlands. Band 3*. Herausgegeben von O. Dürhammer für die Regensburgische Botanische Gesellschaft, Regensburg.
- MOHAN, G. (1981). — Ecological and bryosociological researches in the species *Anacamptodon splachnoides* from Rumania. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 69: 173-187.
- OCHYRA, R., ŻARNOWIEC, J., BEDNAREK-OCHYRA, H. (2003). — *Census catalogue of Polish mosses*. Polish Academy of Sciences, Institute of Botany, Krakow.
- ÓDOR, P. (2002). — *The importance of coarse woody debris for bryophyte vegetation of semi-natural beech forests*. PhD Thesis, Budapest.
- ÓDOR, P., DORT, K.V., AUDE, E., HEILMANN-CLAUSEN, J. & CHRISTENSEN, M. (2005). — Diversity and composition of dead wood inhabiting bryophyte communities in european beech forests. *Bol. Soc. Española Briol.*, 26-27: 85-102.
- ÓDOR, P. & STANDOVÁR, T. (2001). — Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecol. Bull.*, 49: 219-229.
- OLDEMAN, R. (1990). — *Forests: elements of silvology*. Springer-Verlag, Berlin.
- ONF (2001). — *Révision de l'aménagement forestier (2001-2015) de la forêt domaniale des Chambons*. Office National des Forêts.

- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HJÁLTÉN, J., ÓDOR, P., AVON, C., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BIJLSMA, R.-J., DE BRUYN, L., FUHR, M., GRANDIN, U., KANKA, R., LUNDIN, L., LUQUE, S., MAGURA, T., MATESANZ, S., MÉSZÁROS, I., SEBASTIÁ, M.-T., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., UOTILA, A., VALLADARES, F., VELLAK, K. & VIRTANEN, R. (2010). — Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conserv. Biol.*, 24: 101-112.
- PALMER, M.W., MCALISTER, S.D., ARÉVALO, J.R. & DECOSTER, J.K. (2000). — Changes in the understory during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *J. Veg. Sci.*, 11: 841-854.
- PATON, J.A. (1999). — *The Liverwort Flora of the British Isles*, Harley Books.
- PETERSON, C.J., CARSON, W.P., MCCARTHY, B.C., & PICKETT, S.T.A. (1990). — Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. *Oikos*, 58: 39-46.
- PETERSON, C.J. & PICKETT, S.T.A. (1995). — Forest reorganization: A case study in an old-growth forest catastrophic windthrow. *Ecology*, 76: 763-774.
- PIKE, L.H., DENISON, W.C., TRACY, D.M., SHERWOOD, M.A. & RHOADES, F.M. (1975). — Floristic survey of epiphytic lichens and bryophytes growing on old-growth conifers in Western Oregon. *The Bryologist*, 78: 389-402.
- PIKE, L.H., RYDELL, R.A. & DENISON, W.C. (1977). — A 400-year-old Douglas-fir tree and its epiphytes: biomass, surface area, and their distribution. *Can. J. For. Res.*, 7: 680-699.
- PONCET, R., HUGONNOT, V. & VERGNE, T. (soumis). — Modelling the distribution of the epiphytic moss *Orthotrichum rogeri* Brid. to assess target areas for protected status.
- PONGE, J.F., ANDRÉ, J., ZACKRISSON, O., BERNIER, N., NILSSON, M.C. & GALLET, C. (1998). — The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics.- *BioScience*, 48: 523-530.
- QUÉZEL, P. & MÉDAIL, F. (2003). — *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- RAMBO, T.R. & MUIR, P.S. (1998). — Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist*, 101: 366-377.
- RAMEAU, J.-C. (1996a). — *Typologie phytosociologique des habitats forestiers et associés, manuel de vulgarisation*. 6 Vol. ENGREF, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Paris.
- RAMEAU, J.-C. (1996b). — *Réflexions syntaxonomiques et systématiques au sein des complexes sylvatiques français*. Colloque International de Phytosociologie, Orsay.
- ROS, R.M., MAZIMPAKA, V., ABOU-SALAMA, U., ALEFFI, M., BLOCKEEL, T.L., BRUGUÉS, M., CANO, M.J., CROS, R.M., DIA, M.G., DIRKSE, G.M., EL SAADAWI, W., ERDAĞ, A., GANEVA, A., GONZÁLEZ-MANCEBO, J.M., HERRNSTADT, I., KHALIL, K., KÜRSCHNER, H., LANFRANCO, E., LOSADA-LIMA, A., REFAI, M.S., RODRÍGUEZ-NUÑEZ, S., SABOVJLEVIĆ, M., SÉRGIO, C., SHABBARA, H., SIM-SIM, M. & SÖDERSTRÖM, L. (2007). — Hepatics and Anthocerotales of the Mediterranean, an annotated checklist. *Cryptogamie, Bryologie*, 28: 351-437.
- RUMSEY, F.J. (2005). — *Zygodon forsteri* (Dicks. ex With.) Mitt. (Knot-hole Moss) at Burnham Beeches, a summary of its status (1999-2005) with recommendations for future management. Natural History Museum, London.
- SALMON, S., MANTEL, J., FRIZZERA, L. & ZANELLA, A. (2006). — Changes in humus forms and soil animal communities in two developmental phases of Norway spruce on an acidic substrate. *Forest Ecol. Managt.*, 237: 47-56.
- SANDRON, L. & HUGONNOT, V. (2012). — The habitat of knothole moss *Anacamptodon splachnoides* in the Prats-de-Mollo-La Preste protected area of (Pyrenées-Orientales, France). *Polish Bot. J.*, 57: 317-326.
- SCHNITZLER-LENOBLE, A. (2002). — *Écologie des forêts naturelles d'Europe. Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Éditions Tec & Doc, Londres, Paris, New York.
- SCHNYDER, N., BERGAMINI, A., HOFMANN, H., MÜLLER, N., SCHUBIGER-BOSSARD, C. & URMI, E. (2004). — *Liste Rouge des espèces menacées en Suisse – Bryophytes*. OFEFP.
- SCHULTZ, T.D. (1998). — The utilization of patchy thermal microhabitats by the ectothermic insect predator, *Cicindela sexguttata*. *Ecol. Entomol.*, 23: 444-450.
- SILLETT, S.C. (1995). — Branch epiphyte assemblages in the forest interior and on the clearcut edge of a 700-year-old Douglas-fir canopy in western Oregon. *The Bryologist*, 98: 301-312.
- SÖDERSTRÖM, L. (1988). — The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biol. Conserv.*, 45: 169-178.
- SÖDERSTRÖM, L. (1989). — Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in Northern Sweden. *The Bryologist*, 92: 349-355.
- TOUTAIN, F. (1987). — Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. *Biol. Fertil. Soils*, 3: 31-38.
- VAILLANCOURT, M.-A. (2008). — *Effets des régimes de perturbation par le chablis sur la biodiversité et les implications pour la récupération*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement socio-économique, des partenariats et de l'éducation et Service de la mise en valeur de la ressource et des territoires fauniques.
- VALLAURI, D. (2002). — Si la forêt s'écroule... Quelle gestion forestière française après les tempêtes ? *Rev. forest. Fr.*, 1: 43-54.
- VALLAURI, D. (2007). — *Biodiversité, naturalité, humanité. Application à l'évaluation des forêts et de la qualité de la gestion*. Rapport WWF, Marseille.
- VALLAURI, D., ANDRÉ, J. & BLONDEL, J. (2002). — *Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées*. Rapport scientifique, WWF.
- VALLAURI, D., ANDRÉ, J., DODELIN, B., EYNARD MACHET, R. & RAMBAUD, D. (eds) (2006). — *Bois mort et à cavités : une clé pour les forêts vivantes*. Tec et Doc Lavoisier, Paris.

- VAN DER PLUIJM, A. (2004). — Species of *Orthotrichum* new to the Netherlands. *Lindbergia*, 29: 17-32.
- VELLAK, K. & INGERPUU, N. (2005). — Management effects on bryophytes in Estonian forest. *Biodiv. Conserv.*, 14: 3255-3263.
- VELLAK, K. & PAAL, J. (1999). — Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiv. Conserv.*, 8: 1595-1620.
- WATTEZ, J.-R. & DE FOUCAULT, B. (1990). — Précisions sur la répartition et la socio-écologie de *Plagiothecium undulatum* (Hedw.) B., S. & G. dans le nord de la France. *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, 11: 197-209.