

---

## Etude diachronique de l'évolution de la composition des cortèges bryologiques de deux habitats en Forêt Domaniale de Brotonne (Haute-Normandie, France)

---



**Antoine BECKER SCARPITTA**

Mémoire de MASTER 1 Environnement  
Spécialité : Ecologie Biodiversité et Evolution  
Université Paris-Sud 11, UFR Orsay

Soutenu en Juin 2012 (pour année universitaire 2011-2012)

Stage de recherche sous la direction de **Jacques BARDAT**  
Département de Systématique et Evolution  
UMR 7205 MNHN - CNRS : Origine, Suivi et Evolution de la Biodiversité

Jury

Président : Jaleh GHASHGHAIE  
Rapporteur : Stéphane BAZOT  
Membre : Nathalie FRASCARIA-LACOSTE

Professeur, Université Paris-Sud 11, Orsay  
Maître de conférences, Université Paris-Sud 11, Orsay  
Professeur, AgroParisTech

*« Ainsi, dans le temps, aucune connaissance ne précède l'expérience, et toutes commencent avec elle »*

Kant : « Critique de la raison pure », 1781

## **Résumé**

L'objectif de ce travail était d'étudier l'évolution de la composition des cortèges bryofloristiques de deux habitats forestiers du programme *Natura2000* sur un pas de temps de 35 ans. L'étude diachronique est basée sur l'*Endymio-Fagetum* et l'*Ilici-Fagteum* en Haute Normandie. Au sein de chaque syntaxons, deux sous associations sont distinguées et 4 compartiments écologiques sont étudiés : le sol, les souches, le bois mort au sol (branches) ainsi que les pierres et rochers. Un inventaire systématique des mousses et hépatiques a été fait.

Les évolutions sont abordées sous l'angle de l'autoécologique (indice d'Ellenberg modifié par J. Bardat) des espèces en travaillant essentiellement sur des comparaisons de fréquences d'occurrences, d'abondances-dominances et d'agréations.

Globalement, pour l'ensemble des syntaxons, il y a un enrichissement en espèces. Cette évolution s'explique par une multitude de facteur, réagissant de façon non homogène en fonction des sous associations et des compartiments étudiés.

The aim of this work was to study the evolution (in 35 years) of the composition of bryophyte vegetation in two forest habitats of Natura2000. The diachronic study based on *Endymio-Fagetum* and *Ilici-Fagteum* in Normandy. In each habitat, two syntaxa were distinguished and 4 ecological compartments were studied: soil, strains, dead branches and rock. A systematic inventory of mosses and liverworts was made.

Evolutions were analyzed by a Ecological indicators for each species (autécological approach). We work essentially on comparisons of frequency of presence, cover-abundance and aggregation (sociability indicator).

Overall, all syntaxa showed an enrichment in species. This evolution, is explained by a multitude of factors, which different reaction depending on the syntax and compartments.

**Mots-clés** : Bryophytes, évolution des cortèges bryologique, Forêt Domaniale de Brotonne, Analyse diachronique, Habitats communautaires, *Endymio-Fagetum*, *Ilici-Fagetum*

## Remerciements

---

Je tiens ici à exprimer mes sincères remerciements à ceux qui m'ont aidé de près ou de loin dans cette étude.

Tout d'abord à mon responsable de stage Jacques Bardat qui a pris de son précieux temps pour me former à la bryologie. Merci pour votre aide dans la dure tâche de déterminations d'espèces ainsi que pour l'analyse de mes résultats. Un grand merci également pour tout l'enseignement scientifique associé à l'écologie, la botanique, au travail de détermination au laboratoire, au relevé de terrain ainsi que sur la méthodologie générale...

*« De la rigueur, encore de la rigueur et toujours de la rigueur ».*

Merci à Arnault Lalanne sans qui je ne serais jamais arrivé jusqu'à ce stage, merci de m'avoir permis d'accéder à toutes ces conférences, ces colloques et ces workshop dans lesquels j'ai rencontré de nombreuses personnes. Merci me proposer tous ces projets futurs auxquels je répondrai présent avec grand plaisir.

Merci à Jean François Cheny pour la soirée qu'il a consacré à répondre à nos incessantes questions, à La Mailleraye-sur-Seine.

Merci à Maximilien Bulot, étudiant en BTSA Gestion Forestière, qui recueille de précieuses données sur nos points pendant son stage. Merci pour ces feux que tu nous as fait pendant les soirées passées à Aizier après ces longues journées sur le terrain. Merci également pour ton aide dans la recherche des « Bryo » sur le terrain, surtout dans la détermination du *Mnium* que tu maîtrise, maintenant, au moins aussi bien que sa diction!

Merci à Jean Yves Massenet (mon ancien professeur), enseignant d'écologie forestière au Lycée Forestier de Mesnières en Bray, pour son aide dans ces stages et ses précieux conseils.

Merci à Françoise Bonnin pour son accueil dans sa chaumière d'Aizier, qui devient la base forestière des étudiants en stage à Brotonne. Merci de nous offrir toujours autant de bonne humeur, de dynamisme, après nos journées de terrain sous la pluie normande (que nous ne remercierons pas). Merci également de nous avoir fourni en mets local, frais et faits maison.

Je tiens à remercier mes parents qui, une fois de plus, m'ont soutenu moralement, financièrement et matériellement (merci papa pour ta voiture qui est maintenant au moins aussi forestière que moi ☺ !!). Merci également pour les longues et fastidieuses relectures de mes rapports.

Une grande pensée pour Krouss, Maudus, Pepette et Paulette pour le soutien mutuel durant ce stage. Ces journées de terrain, ces soirées de rédaction, ces voyages, ces rigolades et cette présence.

Pour finir merci à Etienne, ancien collègue forestier, passionné par les mousses belges, laborieusement récoltées pendant son stage et déterminer avec engouement et passion ! Quelle belle prévision sur la spécialité « Mousse ZNIEFF de type II »...

|          |                                                            |           |
|----------|------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>Introduction .....</b>                                  | <b>2</b>  |
| <b>2</b> | <b>Contexte de l'étude .....</b>                           | <b>3</b>  |
| 2.1      | Présentation du massif de Brotonne .....                   | 3         |
| 2.2      | Conditions climatiques .....                               | 4         |
| 2.3      | Géologie et géomorphologie .....                           | 4         |
| 2.4      | Syntaxons étudiés .....                                    | 5         |
| 2.4.1    | <i>La Hêtraie chênaie mésotrophe à jacinthe [EF]</i> ..... | 5         |
| 2.4.2    | <i>La Chênaie-hêtraie acidiphile à Houx [IF]</i> .....     | 7         |
| <b>3</b> | <b>Matériels et Méthodes .....</b>                         | <b>9</b>  |
| 3.1      | Nomenclatures utilisées.....                               | 10        |
| 3.2      | Données sources .....                                      | 10        |
| 3.3      | Données actuelles .....                                    | 11        |
| 3.4      | Principe de l'étude diachronique.....                      | 14        |
| 3.5      | Traitement de données .....                                | 15        |
| <b>4</b> | <b>Résultats .....</b>                                     | <b>16</b> |
| 4.1      | Bilan global de la bryoflore.....                          | 16        |
| 4.1.1    | <i>Ilici aquifolii-Fagetum sylvaticae [IF]</i> .....       | 16        |
| 4.1.2    | <i>Endymio non scriptae-Fagetum sylvaticae [EF]</i> .....  | 17        |
| 4.2      | Evolution de la bryoflore en IF .....                      | 18        |
| 4.2.1    | <i>Ilici-Fagetum typicum</i> .....                         | 18        |
| 4.2.2    | <i>Ilici-Fagetum vaccinetosum</i> .....                    | 20        |
| 4.3      | Evolution de la bryoflore en EF .....                      | 22        |
| 4.3.1    | <i>Endymio-Fagetum holcetosum</i> .....                    | 23        |
| 4.3.2    | <i>Endymio-Fagetum dryopteridetosum</i> .....              | 26        |
| <b>5</b> | <b>Discussion .....</b>                                    | <b>29</b> |
| 5.1      | Analyse des résultats pour l'IFt.....                      | 29        |
| 5.2      | Analyse des résultats pour l'IFv .....                     | 31        |
| 5.3      | Analyse des résultats pour EFh .....                       | 32        |
| 5.4      | Analyse de l'EFd .....                                     | 33        |
| <b>6</b> | <b>Conclusion et perspectives .....</b>                    | <b>34</b> |

## 1 Introduction

Si l'étude de la végétation herbacée sous ligneuse prend une part active de la recherche en écologie forestière (phytosociologie, phytogéographie, dynamique de végétation, autécologie, migration et adaptation des espèces, ...), la bryoflore reste peu étudiée. Elle permet pourtant de disposer de nombreuses informations complémentaires sur les conditions écologiques, édaphique, climatiques, atmosphériques, ainsi que sur la dynamique et l'évolution des écosystèmes.... en particulier dans l'étude de la végétation forestière (GAUTROT, 2011 ; FREGO, 2007) car elles occupent de nombreux micro-habitats (compartiments écologiques) tels que : les troncs des arbres (compartiment corticole), les rochers (compartiment saxicole ou épilithique) le bois mort (compartiment sapro-lignicole), le complexe sol/humus (compartiment terro-humicole), les cadavres d'animaux (compartiment fimicole), les bouses (compartiment coprophile)... et également certaines interfaces entre ces compartiments se déclinant de diverses manières (humo-corticole, humo-saxicole, terro-épilithique...).

Actuellement les écosystèmes sont largement victimes des activités anthropiques impliquant de nombreux facteurs : pollution chimique agricole, dépôt de particules et de molécules issues des industries ou de l'usage d'énergie fossile, intensification de la production forestière (sylviculture – exploitation forestière) réchauffement climatique... Il est donc intéressant et important d'étudier l'impact global que peut avoir ces diverses sources de perturbations sur les communautés vivantes (FREGO, 2007). Le tapis végétal semble être un bon moyen d'appréhender ces variations et les bryophytes, en particulier, peuvent constituer une source importante de données permettant d'évaluer l'état de conservation des écosystèmes face aux perturbations anthropiques.

*« Une des formes modernes de la responsabilité au regard du long terme passe par la mise en place et la maintenance de réseaux de suivi (“monitoring”) sur plusieurs décennies, capables de détecter des évolutions de la réponse des écosystèmes forestiers aux variations de milieu ou de sylviculture. »* (BARTHOD, LANDMANN, 2002).

Les forêts de Haute-Normandie ont été étudiées d'un point de vue phytosociologique, bryologique et bryosociologique notamment au travers des travaux de : THERIOT (1890, 1922), BARDAT (1978, 1980, 1989a, 1989b, 1993a, 1993b, 2002), LECOINTRE (1979, 1981a, 1981b, 1988), LECOINTRE et BOUDIER (1989), WERNER (2006); WERNER *et al.* (2009a, 2009b). De manière plus précise la végétation forestière du massif de Brotonne a été décrite de manière très fine dans la thèse de Bardat (1978). Grâce à l'obligeance de ce chercheur nous avons pu



disposer de l'ensemble des fiches de relevés (phanérogamiques et bryologiques) ainsi que les cartes de terrain réalisées entre 1975 et 1977 avec une localisation très précise de Ses relevés. Pour le massif de Brotonne, les données phytosociologiques liées aux communautés de spermaphytes et de ptéridophytes ont déjà été reprises en compte à l'occasion d'études diachroniques récentes (ROUGIER, 2005 ; AUGER, 2005 ; BOULANT, 2007; BECKER SCARPITTA, 2010) mais jamais d'étude de ce type n'a pris en compte le volet bryologique. La présente étude est donc la première de type diachronique réalisée sur la base de données bryologiques, précisément localisées et sur un pas de temps de 35 ans.

Ce travail s'attachera à dresser une comparaison puis une analyse de l'évolution de la composition entre 1976 et 2012 du cortège bryologique des compartiments terro-humicole, saxicole et sapro-lignicole (sur souche et branche au sol) pour deux habitats forestiers figurant à l'annexe I de la Directive Habitat, Faune-Flore: d'une part la hêtraie chênaie à jacinthe des bois et d'autre part la hêtraie chênaie à houx.

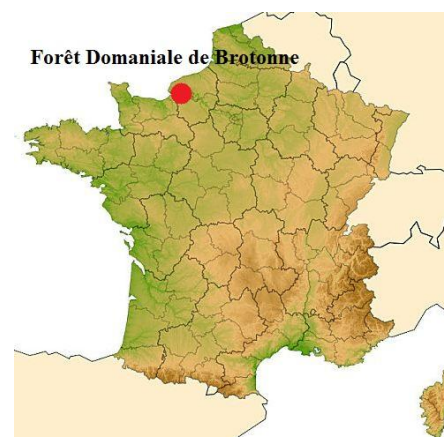
Pour ceci l'évolution de la diversité taxonomique (en composition, en fréquence et en abondance) au cours du cycle sylvigénétique de la chênaie hêtraie sera étudiée, toutes les placettes sélectionnées sont celles qui ont conservé une couverture forestière durant ces 35 ans et n'ont subi que des coupes d'amélioration. Ont été exclues toutes les parcelles ayant subi une trop forte ouverture du couvert a des fins de régénération.

L'objectif de ce stage est de se familiariser aux protocoles d'études bryologiques, de se former en bryologie (méthode d'échantillonnage, de récoltes et de détermination *in situ* , au laboratoire, utilisation d'ouvrages d'identification...) et enfin de réaliser l'étude diachronique mettant en jeux deux contingents de données issus de relevés effectués à 35 ans d'écart

## 2 Contexte de l'étude

### 2.1 Présentation du massif de Brotonne

La forêt de Brotonne se situe en région Haute-Normandie dans le département de la Seine-Maritime (76) ([carte 1](#)). Elle fait partie du Parc Naturel Régional des Boucles de la Seine.



**Carte 1** : Localisation du site d'étude

A égale distance du Havre et de Rouen, le massif s'étend sur la rive gauche de la Seine, il couvre environ 7450 hectares d'un seul tenant (6717 hectares pour la forêt domaniale, le reste est en forêt privée et communale).

Elle se situe à cheval sur le plateau du Roumois et la vallée de la Seine. Elle occupe le plateau d'altitude moyenne de 160 à 200 m dans sa partie sud limité à l'est et à l'ouest par des falaises abruptes dominant la Seine. Les pentes nord plus douces parsemés de vallons secondaires sans cours d'eau sont constitués de colluvions et des terrasses sablo- graveleuses, dont l'altitude minimale varie de 15 à 50 m.

Le massif de Brotonne est, dans sa plus vaste surface, occupée par des hêtraies, des hêtraies chênaies et chênaies traitées en futaie régulière de structure dite en « futaie cathédrale ».

## **2.2 Conditions climatiques**

Le climat est de type océanique tempéré avec un faciès bioclimatique humide. Il se caractérise par l'abondance (750 à 900 mm) ainsi que la régularité des précipitations, la douceur (10°C en moyenne annuelle) et la faiblesse des amplitudes thermiques saisonnières (entre 7 et 8°C en moyenne annuelle des écarts de température) (FREMONT, 1977).

L'indice d'aridité de DE MARTONNE (1948) nous renseigne sur l'aridité et l'humidité relative de l'air régnant sur une région. La méthode de calcul de ce dernier est simple : c'est le rapport entre la hauteur moyenne annuel des précipitations et la température moyenne annuelle ajoutée de 10 degrés, soit :

$$I = \frac{P}{T + 10}$$

Où  $P$  = les précipitations totales annuelles  
 $T$  = la température moyenne annuelle

Sur Brotonne le rapport affiche environ 40,5 (BECKER SCARPITTA, 2010) ce qui sous entend que la forêt est sous un climat humide.

## **2.3 Géologie et géomorphologie**

Le massif forestier s'étend globalement sur des étages crayeux du Crétacé supérieur (Santonien /Campanien), la craie apparaît ponctuellement à la faveur d'affleurements dans les



pent des vallées sèches ou les falaises du bord de Seine. Toutefois ce massif à la particularité d'occuper en grande partie un méandre fossile de la Seine où s'étagent plusieurs terrasses alluviales rissiennes et wurmiennes, ce qui lui confère une topographie et une géologie (une géomorphologie) tout à fait remarquable.

Les formations superficielles couvrent la quasi-totalité de la forêt, les plus représentées sont les suivantes :

- formations à silex (RS), matériaux d'altération au socle crayeux, elles sont représentées sur les plateaux au sud de la forêt,

- le limon des plateaux (LP), matériau d'origine éolienne, il est représenté très ponctuellement au sud du massif en particulier sur le plateau du Roumois,

- les alluvions anciennes (FY...), matériaux très présents au nord de la Seine, appartiennent aux anciennes terrasses de la Seine,

- les colluvions (C), matériaux issus des phénomènes d'érosion des formations superficielles dans les versants, sont situées en bas de pentes et dans les vallons du sud du massif.

## 2.4 Syntaxons étudiés

Deux grandes associations forestières font l'objet de cette étude, leur position syntaxonomique est précisée ci-dessous:

### 2.4.1 La Hêtraie chênaie mésotrophe à jacinthe [EF]

Classe : *Quercus robur-Fagetum sylvaticae* BRAUN-BLANQUET, VIEGER, 1937

Ordre : *Fagetalia sylvaticae* PAWLOWSKI, 1928

Sous-ordre : *Carpinus betuli-Fagetalia sylvaticae* RAMEAU (1981) 1996 *nom. inval.*

Alliance : *Carpinus betuli-Fagetum sylvaticae* nov. all. prov.

Sous-alliance : *Endymion-Fagetum sylvaticae* RAMEAU ex TIMBAL *et al.*, 2009 nov. all. prov.

Association : *Endymion non scriptae-Fagetum sylvaticae* DURIN *et al.*, 1967

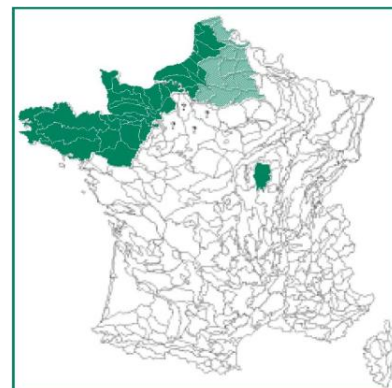
### Caractéristiques géographiques, stationnelles, et physiologies

Les hêtraies chênaies mésotrophes à jacinthe sont des forêts de type atlantique, présentes dans les régions océaniques du nord-ouest de la France ([carte 2](#)). Leur trait distinctif est la présence d'espèces différentielles atlantiques dont la plus notable est la jacinthe des bois (*Hyacinthoides non scripta*) dont l'aire principale de distribution coïncide précisément, avec celle des hêtraies atlantiques (Normandie, Bretagne, Picardie, Boulonnais). Ce type d'habitat est classé d'intérêt communautaire d'après la directive Européenne « Habitats Faune Flore ». Elles occupent des situations topographiques variées (plateaux, versants, dépressions...) sur

limons plus ou moins épais et de richesse chimique variable (BRETHES, 1984), développées sur des sols plutôt lessivés à humus type moder ou dysmoder

**Carte 2** : Carte de la répartition nationale de l'*Endymio-Fagetum* DURIN *et al.*, 1967 (d'après RAMEAU *et al.*, 2000)

Le cortège floristique est composé d'espèces acidiclinales à neutroclines. Les espèces herbacées caractéristiques de cet habitat sont : *Hyacinthoides non-scripta*, *Anemone nemorosa*, *Lamium galeobdolon*, *Dryopteris filix mas*, *Dryopteris carthusiana*, *Melica uniflora*, *Galium odoratum*, *Polygonum multiflorum*, *Milium effusum*. Les principales bryophytes terrico-humicoles sont: *Polytrichastrum formosum*, *Mnium hornum*, *Eurhynchium striatum*, *Atrichum undulatum*, *Kindbergia prealunga*.



Pour le massif de Brotonne, ce type d'habitat est marqué par une structure de peuplement représenté surtout par la futaie régulière (type futaie cathédrale).

Deux sous-associations ont été retenus dans cette étude ; La sous association à fougères et la sous association à houlque molle.

➤ Hêtraie-chênaie à Jacinthe et à fougères (*Endymio-Fagetum dryopteridetosum*)  
**[EFd]**

Cette sous association est limitée aux stations fraîches sur pentes colluviales limono-argileuses, souvent supérieures ou égales à 15° et en exposition nord-ouest à nord-est. Le sylvo-faciès dominant est la futaie de Hêtre. Ce syntaxon est fortement représenté en forêt de Brotonne mais nettement plus rare dans le reste de la Haute Normandie où il reste cantonné aux grands massifs du nord-ouest de la Seine (généralement domaniaux : Lyons, Eu, Roumare...).

Le cortège floristique est relativement pauvre par rapport aux autres sous associations de l'*Endymio-Fagetum* (non présentées ici). La richesse spécifique est de 24.9 et les espèces caractéristiques sont les suivantes (BARDAT, 1993a):

|   |                               |                |
|---|-------------------------------|----------------|
| - | <i>Dryopteris filix mas</i>   | V <sup>1</sup> |
| - | <i>Dryopteris carthusiana</i> | V              |
| - | <i>Milium effusum</i>         | V              |
| - | <i>Athyrium filix femina</i>  | V              |
| - | <i>Rubus sp.</i>              | V              |

<sup>1</sup> Classes de fréquence : [I : 0-20% ; II : 21-40% ; III : 41-60% ; IV : 61-80% ; V : 81-100%]

|   |                                                |    |
|---|------------------------------------------------|----|
| - | <i>Melica uniflora</i>                         | IV |
| - | <i>Oxalis acetosella</i>                       | IV |
| - | <i>Dryopteris dilatata</i>                     | IV |
| - | <i>Dryopteris affinis</i>                      | IV |
| - | <i>Polytrichastrum formosum</i> * <sup>2</sup> | IV |
| - | <i>Minium hornum</i> *                         | IV |

D'un point de vu botanique, ce cortège est marqué par la présence d'espèces mésophiles hygrosциaphiles acidiclinales.

### ➤ Hêtraie-chênaie à Jacinthe et Houlque molle (*Endymio-Fagetum holcetosum*) [EFh]

C'est la sous association la plus acidiphile localisée généralement sur des fonds de vallons plus secs ou des bas de pentes. Elle affectionne les limons plus ou moins argileux, les limons purs ou sableux avec une charge modérée en silex. Les sols sont lessivés avec un humus de type mull à moder. Cette sous-association est la plus pauvre de tout l'*Endymio-Fagetum* DURIN *et al.*, 1967 avec une richesse spécifique de 17.35. Nous pouvons trouver deux sylvo-faciès, un à *Corylus avellana* et un autre à *Carpinus betulus*. Les espèces les plus caractéristiques sont les suivantes (BARDAT, 1993a).

|   |                                  |    |
|---|----------------------------------|----|
| - | <i>Holcus mollis</i>             | V  |
| - | <i>Hyacinthoides non scripta</i> | V  |
| - | <i>Lonicera periclymenum</i>     | V  |
| - | <i>Rubus sp.</i>                 | V  |
| - | <i>Anemone nemorosa</i>          | IV |
| - | <i>Pteridium aquilinum</i>       | IV |

## 2.4.2 La Chênaie-hêtraie acidiphile à Houx [IF]

Classe : *Querco roboris-Fagetea sylvaticae* BRAUN-BLANQUET, VIEGER, 1937

Ordre : *Quercetalia roboris* TUXEN, 1931

Alliance : *Quercion roboris* (MALCUT, 1929) BRAUN-BLANQUET, 1931

Sous-alliance : *Ilici aquifolii - Quercenion petraeae* RAMEAU *sub-all. prov.*

Association : *Ilici aquifolii-Fagetum sylvaticae* (DURIN *et al.*, 1967) ROYER *et al.*, 2006

Ou *Vaccinio myrtilli-Quercetum petraeae typicum* GEGOUT *et al.*, 2008

### Caractéristiques géographiques, stationnelles, et physionomies

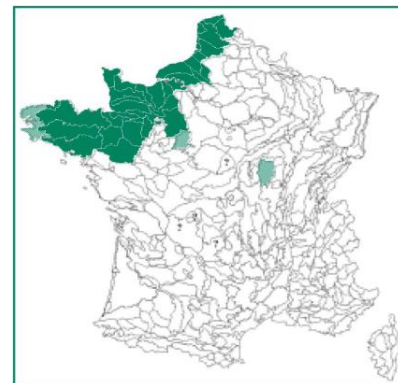
Tout comme l'habitat précédent, l'*Ilici Fagetum* (DURIN *et al.*, 1967) ROYER *et al.*, 2006 est un habitat d'intérêt communautaire lié au domaine atlantique. Il n'est pas rare en Haute-

<sup>2</sup> Bryophytes cités dans les listes d'espèces caractéristiques des syntaxons

Normandie mais bien plus à l'échelle Française ([Carte 3](#)) et Européen, car comme *l'Endymio Fagetum* DURIN *et al.*, 1967 il a une aire de répartition très localisée (domaine nord atlantique Européen).

Il occupe toutes les situations topographiques : plateaux, versants, et dépressions avec une grande variabilité des sols. Les sols sont cependant généralement acides, lessivés à podzoliques et l'humus est de type moder à mor.

**Carte 3** : Carte de répartition nationale de l'*Ilici-Fagetum* (DURIN *et al.*, 1967) ROYER *et al.*, 2006 (d'après Rameau *et al.*, 2000)



Dans le massif de Brotonne, ce type de forêt est conduit en futaie régulière. La strate arborescente est principalement dominée par le Hêtre, accompagné du chêne sessile et du chêne pédonculé (suivant les stations). Le sous-étage est composé de Houx pouvant former des fourrés denses et relativement élevés. La strate herbacée est par contre peu dense, à cortège spécifique assez réduit pouvant parfois disparaître presque totalement. *A contrario*, la strate muscinale est généralement plus fournie. Le cortège floristique est largement dominé par les espèces acidiphiles et sciaphiles, dû au fort couvert qu'entretiennent le sous-étage de Houx et le peuplement dominant de Hêtre.

Les espèces caractéristiques sont *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Holcus mollis*, *Carex pilulifera*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, [*Calluna vulgaris* et *Molinia caerulea*, pour les individus d'association présentant des signes de dégradation forestières (BARDAT, 1993a)]. Les bryophytes les plus fréquents sont *Polytrichastrum formosum*, *Mnium hornum*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium* et *Leucobryum glaucum*.

L'étude porte sur deux sous associations :

➤ La chênaie-hêtraie à Houx typique (*Ilici-Fagetum typicum*) [IFt]

Cette sous association est intrinsèquement pauvre en espèces végétales à cause du fort recouvrement des strates arborescentes et arbustives (Hêtre et Houx) qui ne permettent pas le développement et la diversité des strates herbacées et bryophytiques.

Localisée dans de nombreuses situations topographiques, mais plus souvent dans des stations exposées au sud et au sud-ouest. Il existe 4 variantes floristiques à ce syntaxon, que nous ne différencierons pas ici. Les espèces les plus fréquentes sont :

|   |                                   |                                            |
|---|-----------------------------------|--------------------------------------------|
| - | <i>Ilex aquifolium</i>            | V                                          |
| - | <i>Pteridium aquilinum</i>        | V                                          |
| - | <i>Deschampsia flexuosa</i>       | IV                                         |
| - | <i>Leucobryum glaucum</i> *       | IV                                         |
| - | <i>Dicranum scoparium</i> *       | III                                        |
| - | <i>Rubus</i> sp.                  | III                                        |
| - | <i>Polytrichastrum formosum</i> * | III                                        |
| - | <i>Mnium hornum</i> *             | III (plus fréquent dans variante n°3)      |
| - | <i>Lonicera periclymenum</i>      | II (plus fréquent dans variante n° 1 et 2) |
| - | <i>Dryopteris carthusiana</i>     | II (plus fréquent dans variante n°4)       |
| - | <i>Dryopteris dilatata</i>        | I (plus fréquent dans la variante n°4)     |

➤ Chênaie-hêtraie à Houx et Myrtille (*Ilici-Fagetum vaccinetosum*) [IFv]

C'est la plus acidiphile de toutes les sous associations de la Chênaie-hêtraie à Houx, bien qu'elle possède un cortège floristique plus riche que *I.F. typicum*. Elle se distingue par un contingent d'espèces acidiphiles plus héliophiles que dans la sous association typique dont les plus notables sont : *Vaccinium myrtillus* (répartition du syntaxon calquée sur celle de cette espèce), *Calluna vulgaris*, pour les phanérogames, et *Hypnum jutlandicum*, *Pleurozium schreberi* pour les bryophytes. C'est un groupement de plateau ou de faible pente à orientation nord-ouest. Lorsqu'on la rencontre sur des expositions plus orientales, c'est généralement sur forte pente (BARDAT, 1993a). Voici les espèces à plus forte fréquence :

|   |                                   |     |
|---|-----------------------------------|-----|
| - | <i>Dicranum scoparium</i> *       | V   |
| - | <i>Ilex aquifolium</i>            | V   |
| - | <i>Pteridium aquilinum</i>        | V   |
| - | <i>Vaccinium myrtillus</i>        | V   |
| - | <i>Deschampsia flexuosa</i>       | IV  |
| - | <i>Lonicera periclymenum</i>      | IV  |
| - | <i>Leucobryum glaucum</i> *       | IV  |
| - | <i>Polytrichastrum formosum</i> * | IV  |
| - | <i>Rubus</i> sp.                  | IV  |
| - | <i>Mnium hornum</i> *             | III |

### 3 Matériels et Méthodes

L'objectif est de comparer deux séries de relevés séparés par un pas de temps de 35 ans, en s'appuyant d'une part sur un jeu de relevés réalisés par Jacques BARDAT en 1976-1977 ( $t_0$ ) et d'autre part sur un second jeu de données actuelles ( $t_1$ ) obtenu suite à des relevés effectués en mars avril 2012 par nos soins.

L'étude est basée sur les relevés bryologiques effectués au sein de deux associations végétales, correspondant à deux habitats bien distincts selon les typologies européennes (CORINE BIOTOPE et EUR 15):

- La Hêtraie chênaie à jacinthe [*Endymio non scriptae-Fagetum sylvaticae* DURIN *et al.*, 1967], [Code CORINE 41.13 ; Référence EUR 15 : 9130-3]
- La Chênaie-hêtraie acidiphile à Houx [*Ilici aquifolii-Fagetum sylvaticae*, (DURIN *et al.*, 1967) ROYER *et al.* 2006, décrite également sous le nom de *Vaccinio myrtilli - Quercetum petraeae typicum*, GEGOUT *et al.*, (2008)] [Code CORINE 41.12 ; Référence EUR 15 : 9120-2]

### 3.1 Nomenclatures utilisées

L'ensemble des références taxonomiques et syntaxonomiques utilisées sont les suivantes :

Flore vasculaire:

- LAMBINON *et al.* (2005)

Flore bryologique

- Mousses : HILL *et al.* (2006)
- Hépatiques et Anthocérotes : ROS *et al.* (2007)

Pour les groupements végétaux :

- syntaxons à végétation vasculaire : BARDAT (1993a), BARDAT *et al.*, (2004)
- syntaxons bryophytiques : BARDAT et HAUGUEL (2002)

### 3.2 Données sources

La clef de voûte d'une étude diachronique consiste en la disponibilité d'anciennes données de végétation (relevés, données d'herbiers) jointes à des données géographiques suffisamment précises pour permettre avec précision de les localiser ultérieurement (VOLKERT, 2008).

Lors de ses recherches entre 1975 et 1977, Jacques BARDAT a réalisé de nombreux relevés phytécologiques dans cette forêt domaniale. L'auteur, dans sa grande clairvoyance, a réalisé une cartographie de chacun de ses points de relevés avec une précision au 1/5000<sup>e</sup>, (1cm sur carte pour 50 m sur le terrain). La précision des points égalant celle d'un GPS, nous disposons d'une ressource de grande valeur pour l'étude que nous menons dans le cadre de ce master.

Cependant, malgré ce travail très précis de localisation de terrain basée sur un parcellaire de l'époque, il nous a fallu ajuster ces pointage car entre temps l'Office National des Forêts a modifié le parcellaire de la forêt (découpage de parcelle, décalage de limites...). Un important



travail de correspondance à dû être effectué pour replacer ces points sur un fond de carte IGN, sous logiciel de cartographie (SIG, Mapinfo®) [Annexe 1](#).

Face au grand nombre de relevés, il a fallut restreindre le choix des points. Le but étant d'étudier l'évolution de la composition du « *pool* » d'espèces au cours du cycle sylvicole, nous avons sélectionné les relevés ayant gardé un état boisé depuis la première étude (exclusion des parcelles ayant subi des coupes de transformation, de conversion, ou de régénération). Celles-ci correspondent à des peuplements ayant plus de 60 ans c'est-à-dire aux stades C/D.

- Stade A : classe d'âge 0-30 ans
- Stade B : classe d'âge 31-60 ans
- **Stade C** : classe d'âge 61-120 ans
- **Stade D** : classe d'âge >120 ans
- Stade E : Parcelle en régénération >120 ans

Le stage de Master 1 étant très limité dans le temps, il a fallut réduire le nombre de relevés, ainsi n'ont été conservés que 14 points par sous association (sauf pour l'*Endymio-Fagetum dyopteridetoum* où nous disposions de 18 relevés), soit 28 et 32 points par association et 60 points de relevés au total. Ce choix a été fait par rapport aux relevés de 1976-1977 qui avaient gardés un état boisé depuis 35 ans (renseignements tirées de l'aménagement forestier de Brotonne 1996 - 2015). Sur le terrain, bon nombre de parcelles ayant subi des coupes récentes, ont été retirées du plan d'échantillonnage (cf. résultats pour le plan d'échantillonnage final).

Les données botaniques ont été encodées en tableur M.O. Excel® sous forme de tableaux phytosociologiques classés par sous-association.

### **3.3 Données actuelles**

Notre phase de relevés de terrain s'est effectuée du 18 avril au 5 mai 2012.

Sur chacun des points de relevé, nous avons prospecté sur une surface allant de 400 à 1000 m<sup>2</sup> (en fonction de la surface des relevés initiaux effectués par Jacques Bardat) afin d'inventorier des divers micro-habitats potentiellement présents et occupés par les bryophytes.

Il a été possible de décliner les différents micro-habitats en fonction de leur place dans l'écosystème, ainsi nous distinguerons d'après BARDAT & HAUGUEL (2002). :

- les groupements **subordonnées** qui colonisent des supports issus du produit de la phytocoenose phanérogamique dominante : type bois mort, humus, branches... (compartiment humicole, saprolignicole sur souches et sur branches).
- les groupements **associés** indépendants du peuplement environnant, mais qui exploitent des supports non issus de la nécromasse sylvatique : rochers, terre décapée, ornières de débardages... (compartiment terricole et épilithique)

Une fois ces compartiments identifiés *in situ*, nous avons inventorié chaque compartiment en effectuant 3 relevés sur même type de support, lorsque cela était possible et si ces micro habitats étaient occupés par des bryophytes (trois relevés de branche, trois relevés sur souche...).

Sur chacun des compartiments, toutes les espèces ont été inventoriées et récoltées afin d'assurer une vérification complète des déterminations et de conserver une trace des relevés afin de sauvegarder du matériel bryologique inventorié en forêt de Brotonne (dans le cadre d'études futures). Pour chaque espèce, un coefficient d'abondance dominante ainsi qu'un coefficient de sociabilité, selon la codification phytosociologique Sigmatiste<sup>3</sup>, ont été attribués à chaque taxon.

Le coefficient d'abondance-dominance correspond *pro parte* au nombre d'individus par unité de surface dans le cas où les populations sont très réduites et au recouvrement total des individus de l'espèce considérée dans l'espace étudié lorsque les populations sont étendues (projection de la partie aérienne de tous les individus d'une même espèce par rapport à la surface totale du relevé phanérogamique de référence) (ROYER, 2009). L'abondance individuelle est surtout sensible pour les petits coefficients et le recouvrement pour les coefficients supérieurs.

#### Coefficient d'abondance-dominance (BRAUN-BLANQUET *et al.* 1952)

- i : Un ou quelques individus
- + : Espèce peu abondante, à recouvrement très faible
- 1 : Espèce avec un recouvrement < 5 %
- 2 : Recouvrement compris entre 5-25 %
- 3 : Recouvrement compris entre 25-50 %
- 4 : Recouvrement compris entre 50-75 %
- 5 : Recouvrement compris entre 75-100 %

---

<sup>3</sup> Vient de SIGMA., acronyme de la Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine fondée et animée par Braun-Blanquet durant la première moitié du XXe siècle à Montpellier.

Le coefficient de sociabilité (ou d'agrégation) permet d'apporter une indication sur la densité des individus, celle-ci étant fonction du port et de la forme de l'espèce considérée. Elle peut être mise en relation avec le type biologique RAUNKIAER (1904). Cet élément analytique est souvent accusé d'une trop forte subjectivité, car selon RAMEAU (1988) il n'a pas la même signification pour chaque espèce. En effet, même pour des *bryophytes*, ce coefficient ne représente pas la même configuration spatiale des individus, il suffit de se rapporter au deux grands types de mousse et de comparer une acrocarpe type *Dicranaceae* (*Dicranum montanum*) par rapport à une pleurocarpe type *Brachytheciaceae* (*Kindbegia praelonga*). La première est dressée, non ramifiée, agglutinée en coussinet formant de petits îlots composée d'une multitude d'individus, la seconde est couchée, rampant au sol possédant d'importantes ramifications dont on peut plus aisément distinguer les individus. C'est pourquoi il est de plus en plus abandonné dans les études de végétation. Toutefois le terme de coefficient d'agrégation est exploité par Jacques Bardat qui rend plus compte de la physionomie des populations plutôt que le simple décompte des individus qui n'a pas de sens en bryosociologie. De ce fait, Jacques BARDAT ayant relevé ce coefficient, il nous a paru capital de le relever aujourd'hui afin de ne pas passer à côté de données qui nous informent sur l'aspect des populations de bryophytes.

Coefficient de sociabilité (BRAUN-BLANQUET *et al.*, 1952, DELPECH, 2006, MEDDOUR, 2011)

- 1 : Individus isolés (répartie de façon ponctuelle ou diluée)
- 2 : Petit groupe restreint ou touffe (peuplements ouverts à contour diffus +/- étendus)
- 3 : Groupes étendus, en tâches ou en troupes nombreuses (peuplements fermés mais fragmentés)
- 4 : Petite colonie, ou tapis discontinus avec des îlots étendus aux contours nets)
- 5 : Peuplement très dense, tapis continu

Dans certains cas, nous avons multiplié les relevés par compartiment afin d'avoir une vue d'ensemble du cortège bryologique. Il y a donc, pour quelques points, plusieurs coefficients pour une espèce. Afin de simplifier les analyses, un coefficient moyen a été attribué à l'espèce traduisant son abondance et son agrégation spatiale au niveau de l'ensemble de la placette de relevé.

Suite à la phase de terrain, deux sessions de détermination ont été effectuées au Muséum National d'Histoire Naturelle. (8 jours de détermination au total). Le prélèvement de chaque espèce inventoriée a permis de faire une vérification puis une détermination des individus impossible à nommer sur le terrain ou bien découverts à l'examen sous binoculaire.

### 3.4 Principe de l'étude diachronique

L'objectif est d'établir un bilan diachronique de la composition des cortèges bryologiques de plusieurs compartiments écologiques dans deux habitats forestiers. L'étude est basée sur trois grands types de micro-habitats : les souches, les branches au sol, et le sol (celui-ci pouvant être plus ou moins riche en humus).

L'évolution sera abordée d'un point de vue **qualitatif** et **quantitatif**.

L'approche qualitative aborde les changements uniquement sous l'angle de la présence/absence des espèces (codification booléenne). Pour analyser et interpréter ce premier jeu de résultats, nous nous appuierons sur une approche basée sur l'autoécologie des espèces. A ce titre, six facteurs explicatifs ont été associés à chaque espèce :

- le substrat (où l'espèce trouve son optimum écologique): terricole, humo-terricole, humicole, corticole, humo-corticole, saprolignicole... (d'après BARDAT & HAUGUEL, 2002, modifié et adapté pour la Haute-Normandie, BARDAT, 2012, *com. pers.*)
- le stade dynamique : climacique, nomade-climacique, post-pionnière, pionnière (d'après BARDAT & HAUGUEL, 2002, modifié et adapté pour la Haute-Normandie, BARDAT, 2012, *com. pers.*)
- quatre qualificatifs écologiques : lumière, température, humidité et pH (indices d'ELLENBERG, 1991, modifié d'après BARDAT, 2012, doc. inédit, *com. pers.* ([Annexe 2](#)).

L'approche quantitative permettra d'aborder les variations sous un aspect numérique (codification en fréquence, coefficients d'abondance-dominance et d'agrégation). Pour cela, nous utiliserons des tableaux diagonalisés ainsi que des tableaux synoptiques (« type phytosociologique »). Notons que les coefficients d'abondance-dominance et d'agrégation seront utilisés avec toute la prudence qu'ils requièrent. L'effet opérateur induit un biais qui n'est pas à négliger dans l'analyse des données. C'est pourquoi, l'interprétation se fera majoritairement par les proportions d'occurrences (fréquences de présence d'une espèce dans le syntaxon considéré).

Nous présenterons les résultats d'une manière générale pour chaque association, en regroupant les compartiments pour avoir une vue d'ensemble sur la bryoflore (richesse spécifique). Ensuite, chaque sous association sera présentée selon les deux approches : Premièrement d'un point de vue général (tableau diagonalisé en fonction des espèces),

deuxièmement en complément d'une manière plus précise, en fonction des compartiments occupés, afin de voir le comportement des espèces (tableau de fréquence).

### **3.5 Traitement de données**

Un tableau présente les données brutes par sous association, diagonalisées suivant l'ensemble des espèces présentes en 2012, ([Annexe 3, 4](#) pour IFt et IFv ; [5, 6](#) pour EFh et EFd). Il permet d'avoir une vue d'ensemble sur la répartition des espèces dans les différents compartiments et pour chaque relevé sur un pas de temps de 35 ans. Il sera utile pour l'analyse des données afin de voir comment se distribue chaque espèce en fonction du compartiment pour les deux années (1976-77 ; 2012).

Egalement pour chaque sous association, un tableau synoptique ([tableau 1, 2, 3, 4](#) IFt, IFv, EFh, EFd) résume les occurrences des espèces en fonction de leur fréquence par compartiment (nombre de présences/nombre de relevés). Les nouvelles espèces sont surlignées en bleu et les espèces d'hépatiques sont marquées d'un astérisque avant leur nom. Les espèces sont triées par ordre de fréquence par rapport au cortège de 2012.

Des graphiques ont été construits pour mettre en parallèle l'ensemble du cortège de 1976-77 avec les espèces en augmentation et apparues en 2012, ils sont exprimés en fréquences pondérées relatives.

#### **Calcul de la Fréquence pondérées relative :**

La fréquence de l'espèce est figurée par un indice correspondant à sa classe de fréquence (**1** pour les espèces ayant une fréquence comprise entre 0 et 20% ; **2** : 21-40% ; **3** :41-60% ; **4** :61-80% ; **5** :81-100%).

Pour l'étude d'un paramètre, (*e.g.* la température) la somme des indices pour une modalité est effectuée pour chaque année. Par exemple, on fait les sommes des indices pour chaque modalité de température (froide, tiède, chaude...). Cette somme est ensuite divisée par la somme des indices du compartiment (donc somme de toutes les modalités) et ce pour chaque année. Ceci nous donne un pourcentage qui permet de comparer les deux années.

## 4 Résultats

### 4.1 Bilan global de la bryoflore

Pour cette partie, les associations seront traitées d'une manière globale en rassemblant les sous-associations. Nous aborderons les évolutions essentiellement d'un point de vue qualitatif.

#### 4.1.1 *Ilici aquifolii–Fagetum sylvaticae* (DURIN *et al.*, 1967) ROYER *et al.*, 2006 [IF]

Le plan d'échantillonnage a été modifié par rapport au plan théorique. En effet, suite à la prospection sur le terrain, les parcelles ayant été régénérées ont été supprimées du plan d'échantillonnage. Ainsi, l'échantillonnage final s'est établi de la sorte :

- |                                     |                   |
|-------------------------------------|-------------------|
| ✓ <i>Ilici-Fagetum typicum</i>      | <b>7 relevés</b>  |
| ✓ <i>Ilici-Fagetum vaccinetosum</i> | <b>10 relevés</b> |

La Chênaie-hêtraie acidiphile à Houx présentait en 1976 une richesse spécifique de **16 espèces** (Annexe 7), dont **14 mousses** et **2 hépatiques**. En 2012, sur les mêmes relevés, elle est de **39 espèces** avec **30 mousses** et **9 hépatiques**, le cortège s'est donc largement enrichi.

Parmi le cortège initial, 13 espèces sont en commun et 4 n'ont pas été retrouvées en 2012 : *Brachythecium velutinum*, *Hylocomnium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus loreus*. *A contrario*, un contingent positif de 35 nouvelles espèces est observé, dont 3 taxons qui peuvent être considérés comme peu communs en Haute Normandie :

- *Herzogiella seligeri*, elle n'a été signalée que rarement en Haute-Normandie (LECOINTE, BOUDIER, 1989 ; BARDAT, 1993) ;
- *Leucobryum juniperoideum*, petite acrocarpe pulvinée, rencontrée plus fréquemment sur bois mort (souches pourrissantes ou bois au sol). Sa répartition et sa rareté sont mal connues du fait d'un manque de données. En effet, étant très proche du *Leucobryum glaucum*, elle est souvent confondue dans les inventaires botaniques anciens ;
- *Dicranum majus*, espèces oréo-atlantique (océanique et moyenne montagne) à large répartition mondiale. Peu fréquente en Normandie, elle présente un intérêt régional.



#### 4.1.2 *Endymio non scriptae-Fagetum sylvaticae* DURIN *et al.*, 1967 [EF]

De la même manière que pour l'association précédente un ajustement du plan d'échantillonnage a été fait :

✓ *Endymio-Fagetum dryopteridetosum* **18 relevés**

✓ *Endymio-Fagetum holcetosum* **11 relevés**

En 1976 la richesse spécifique des bryophytes *lato sensu* de cette association était de **16 espèces** (Annexe 7). Elle comprenait **14 espèces de mousses** (Bryophytes *stricto sensu*) et **2 hépatiques** (Marchantiophytes). Aujourd'hui elle est de **48 espèces** avec **37 mousses** et **11 hépatiques**. Le cortège s'est considérablement enrichi, l'augmentation la plus spectaculaire revient aux hépatiques dont le nombre d'espèces a été multiplié par 5.5.

Nous retrouvons 14 espèces en commun entre les deux séries de relevés. Seules deux espèces n'ont pas été retrouvées : *Brachythecium velutinum* et *Eurhynchium swartzii*.

Parmi les nouvelles espèces, 5 sont signalées comme d'intérêt local (à l'échelle de la Haute-Normandie) :

- *Orthodontium lineare* espèce introduite dans nos régions, originaire de l'hémisphère sud (SMITH, 2004). Elle a été signalée pour la première fois en Haute-Normandie, près d'Étretat par WERNER en 2006 et vient encore d'être observée par les auteurs dans les forêts qui encadrent le Marais Vernier, Eure (27) (WERNER *et al.*, 2009). Elle était absente de toute la Forêt de Brotonne en 1976 (BARDAT 2012, *com. pers.*) ;
- *Dicranum montanum*, cortico-humicole, non observé en forêt de Brotonne en 1976 (BARDAT *com. pers.*, 2012). Mais elle y est actuellement en forte progression dans les forêts acidiphiles, notamment dans les hêtraies de l'*Ilici-Fagetum* (DURIN *et al.*, 1967) ROYER *et al.*, 2006 (BARDAT, 2012 *com. pers.*),
- *Dicranum majus*, (pour commentaire voir *supra*, 2.1.1.) ;
- *Leucobryum juniperideum*, (pour commentaire voir *supra*, 2.1.1.) ;
- *Rhytidiadelphus loreus*, espèce oréo-atlantique, humicole sciaphile plus ou moins hygrophile, assez rare dans la région. Elle se cantonne dans des stades forestiers plus fermés évitant le stress des stations trop éclairées et plus sèches (BARDAT, 2002). Cette espèce a disparue de l'EFh et est apparue de l'EFd.

## 4.2 Evolution de la bryoflore en IF

### 4.2.1 *Ilici-Fagetum typicum*

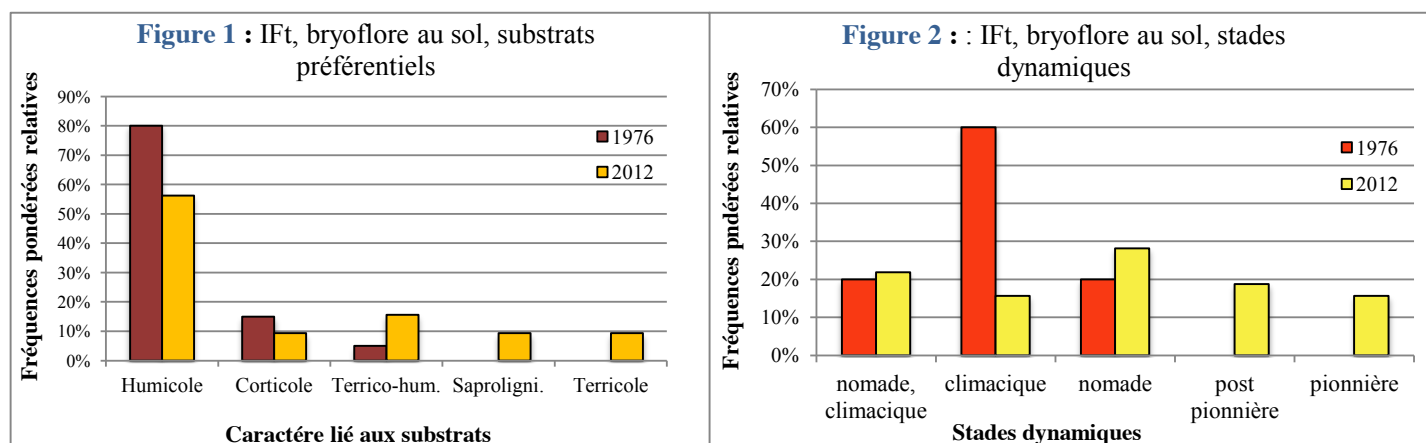
Avant toute présentation de résultat, précisons que pour cette sous-association nous ne disposons que de 7 relevés seulement (voir causes exposées dans 2.1.2.). Les résultats qui suivent sont à prendre avec précaution car l'évolution d'un cortège floristique doit s'appuyer sur un nombre suffisant de relevés pour établir des tendances évolutives pertinentes. Nous présenterons donc des propositions et des hypothèses qu'il sera nécessaire de vérifier par un plan d'échantillonnage plus exhaustif si l'on veut les admettre comme robuste, mais pour cela il faudrait que les peuplements actuels aient vieilli de 30 à 40 ans !

Après traitement du [tableau 1](#), plusieurs éléments ressortent.

#### **Bryophytes au sol**

En 1976, nous comptons 8 espèces, une n'a pas été retrouvée et 12 sont apparues. Il y a une régression de deux espèces humicoles climaciques *Dicranum scoparium* et *Leucobryum glaucum* complété par la disparition de *Rhytidiadelphus loreus*. En contre partie il y a augmentation de quatre espèces, dont 3 dites nomades (espèces occupant une place intermédiaire dans la dynamique de colonisation d'un support) ou post-pionnière (espèces arrivant secondairement dans la colonisation) présentes dans différents stade de maturation des peuplements et une climacique terrico-humicole (espèces occupant les stade finaux de colonisation d'un support) vivant sur un sol organique imprégné de matière organique (*Thuidium tamariscinum*, *Diplophyllum albicans*). Parmi les apparitions, la majorité sont des terricoles, humo-terricoles, vivant sur bois mort ou vivant recouvert d'une couche humifère (humu-corticoles, saprolignicoles humicoles saprolignicoles) ([figure 1](#)).

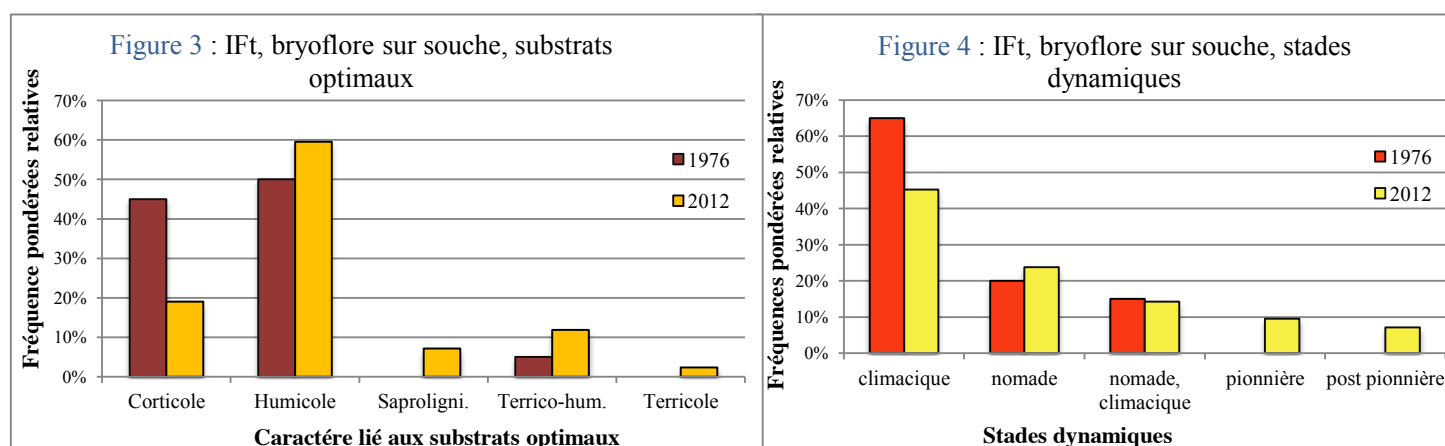
Le graphe suivant ([figure 2](#)) montre l'évolution des caractères dynamiques des



espèces. Il y a un appauvrissement dans le groupe des climaciques et un enrichissement de tout les autres stades dynamiques. Parmi les facteurs écologiques étudiés, la température et la lumière indiquent une évolution cohérente et similaire : hausse des espèces des stations tempérées (indice 4) et semi éclairées (indice 4) contre une régression des espèces des stations froides à très fraîches (indice 2 et 3) et des semi-ombragées [tendance à l'éclaircissement et au réchauffement de la température]. Pour l'acidité, la seule évolution notable est la hausse des espèces acidiphiles préférées,

### **Bryophytes sur souches**

Dans ce compartiment, il y avait 8 espèces contre 19 aujourd'hui, nous ne constatons aucune perte en espèces et seulement deux diminutions *Hypnum cupressiforme* et *Isothecium myosuroides*. Ces deux espèces sont des corticoles climaciques (corticole, sur tronc ou cortico-humicole, interface tronc-humus). En outre il y a augmentation de fréquence de tout le cortège initial. L'ensemble de l'aéropage de nouvelles espèces semble lier à une plus grande diversité des micro-habitats où se côtoient des espèces saprolignicoles, humicoles et terrico humicoles (figure 3). De la même façon que précédemment, il y a une réduction des espèces climaciques humicoles et une augmentation des espèces des autres stades dynamiques (figure 4).



Pour finir, parmi les indicateurs écologiques testés, le pH répond par une augmentation des espèces acidiphiles strictes (indice 2 passé de 6% à 31%), acidiphiles préférées (indice 3 passé de 6% à 15%) ainsi qu'une baisse des espèces acidiclinales (indice 4 passé de 89% à 51%) [tendance à l'acidification du cortège]. Les autres indicateurs n'apportent pas d'informations notables.

### **Bryophytes sur branches**

Dans ce compartiment, on note une augmentation de 10 espèces alors qu'en 1976-77 seules deux espèces étaient signalées.

Mais ce constat doit être pris avec beaucoup de prudence car les nouvelles espèces offrent pour la plupart des fréquences faibles (une seule occurrence dans 7 relevés) et leur présence dépend totalement de la disponibilité en bois mort au sol, dont la configuration à 35 ans d'intervalle a pu fortement changer.

### **Bilan général**

L'étude des deux principaux compartiments étudiés montre trois types d'évolutions :

- ✓ une réduction de la proportion du nombre d'espèces humicoles au sol et sur les souches au profit respectivement d'espèces plus terricoles, terrico-humicoles ou de saprolignicoles ;
- ✓ une réduction de la proportion des espèces climaciques au profit d'espèces appartenant à des stades pionniers post-pionniers et nomades ;
- ✓ enfin l'emploi des indices d'ELLENBERG (1991) a permis de faire ressortir une tendance à l'acidification du cortège bryophytique sur souches et très légère pour celles au sol ;

## **4.2.2 *Ilici-Fagetum vaccinetosum***

Ce syntaxon a été étudié sur 10 relevés, tel que pour l'IFt, les résultats seront présentés sous forme de tendance.

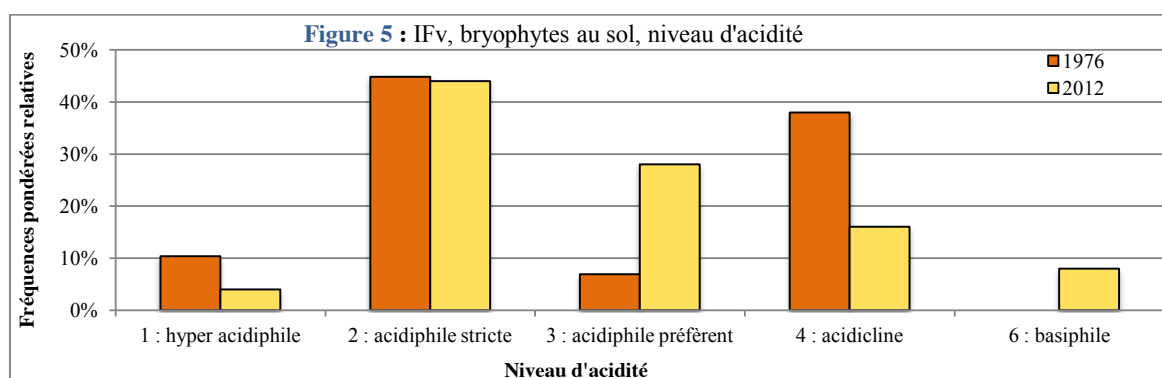
### **Bryophytes au sol**

Sur l'ensemble des 12 espèces du cortège initial ([tableau 2](#)), 3 n'ont pas été retrouvées et 14 sont nouvelles. Parmi les 3 espèces disparues\* et les 4 espèces en régression\*\*, 4 sont marqueurs d'acidité (*Dicranum scoparium\*\** (acidiphile), *Pleurozium schreberi\** et *Lepidozia reptans\** (acidiphile stricte), *Leucobryum glaucum\*\** (hyper acidiphile)), une est héliophile : (*Pseudoscleropodium purum\*\**)

Toutes les espèces du nouveau cortège présentent une faible fréquence (10 ou 20% soit une ou deux occurrences).

L'exploitation des indices d'Ellenberg permet de déceler une évolution de deux facteurs : le  $pH$  et la lumière. On constate une hausse du  $pH$ , (figure 5) avec une proportion d'espèces moins acidiphiles, pour le facteur lumière, on observe une légère hausse du groupe des espèces sciaphiles strictes et sciaphiles préférées (indice 2 et 3). On observe en particulier la disparition de *Pleurozium schreberi*, une réduction des fréquences de *Leucobryum glaucum* (à caractère héliophile) et une augmentation de celle de *Mnium hornum* qui pourrait signifier une tendance à la fermeture du couvert forestier (espèce sciaphile). Couplé a cela on constate une très nette progression des espèces meso-hygrophytes (indice 6 double sa fréquence) contre une baisse des méso-xéroclines (indice passe de 45% à 25%).

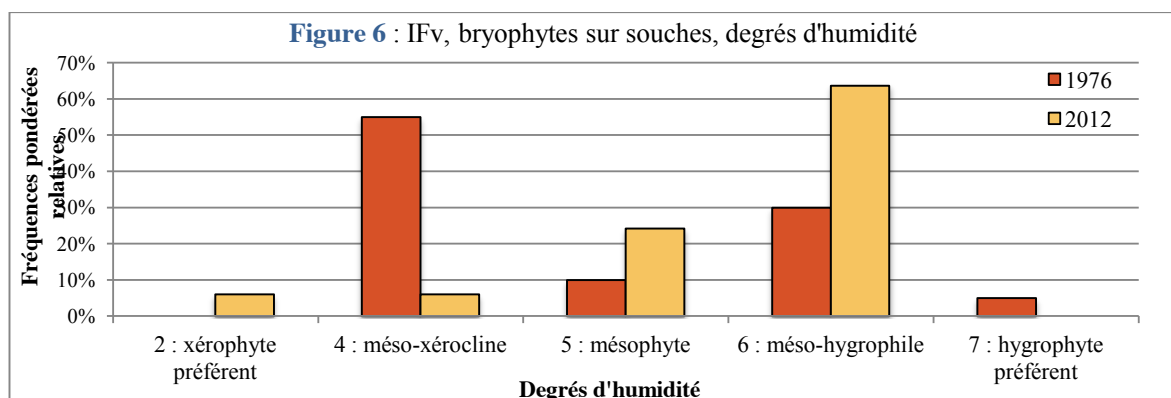
En ce qui concerne le statut dynamique des espèces on notera une augmentation sensible du contingent d'espèces pionnières et post-pionnières, contre une baisse des climaciques. De manière concomitante une plus grande proportion d'espèces à caractère terricole ou terrico-humicole sans perte des espèces humicoles



### **Bryophytes sur souches**

Ce compartiment compte 12 espèces dans le cortège initial et 20 dans celui de 2012. Il y a apparition de 11 nouvelles espèces et disparition de 3. Les résultats de ce compartiment sont complexes, il est difficile de mettre en avant un facteur significatif. Il apparaît néanmoins que les stades dynamiques suivent l'évolution des autres compartiments (perte des espèces climaciques et hausse de celles appartenant aux autres stades). Il y a disparition des espèces hyper acidiphiles et progression des acidiphiles strictes. Toutefois il est délicat de tirer une tendance pour ce facteur. L'étude des caractères liés aux supports optimaux montre un appauvrissement des corticoles contre un enrichissement des humicoles, terrico-humicoles et terricoles. Il semble y avoir une hausse de l'humidité (figure 6) mise en relation avec l'arrivée d'un contingent d'espèces hygro-sciaphiles strictes (indice 2 passé de 17% à 36%) ou

préférentes : *Isothecium myosuroides*, *Mnium hornum*, *Thuidium tamariscinum*, *Lepidozia reptans*.



### **Bryophytes sur branches**

C'est dans ce micro habitat qu'il y a la plus grande augmentation du nombre de taxons : 3 en 1976 contre 16 espèces 35 ans plus tard. Notons que toutes les espèces en commun sont en augmentation. Le compartiment sur branche étant extrêmement variable dans le temps, en terme de disponibilité de substrat, nous ne chercherons pas à l'expliquer l'évolution en détail dans la mesure où ni 1976-77, ni 2012 une étude sur du volume et la qualité du bois mort au sol dans les relevés a été faite.

### **Bilan générale**

En résumé l'IFv, est marqué par quatre types d'évolution :

- ✓ perte globale au niveau de l'ensemble des compartiments des espèces à caractère climacique contre une augmentation des pionnières, post-pionnières et nomades.
- ✓ perte des corticoles et un gain en humicoles, terrico-humicoles et terricoles,
- ✓ baisse des espèces indicatrices d'acidité marquée et un gain des espèces basiphiles
- ✓ hausse des espèces appréciant un bon degré d'humidité (méso-hygrophiles) et un niveau d'ombrage important (sciaphiles stricts).

## **4.3 Evolution de la bryoflore en EF**

Cet habitat bénéficie d'un plan d'échantillonnage plus important, ce qui nous permet d'observer des tendances évolutives plus significatives.

### 4.3.1 Endymio-Fagetum holcetosum

#### **Bryophytes au sol**

Dans les relevés de 1976-77, 9 espèces étaient observées, aujourd'hui nous en avons dénombré 24 (tableau 3). Une espèce n'a pas été revue: *Rhytidiadelphus loreus*, et deux espèces ont nettement régressé : *Thuidium tamariscinum*, *Eurhynchium striatum*, espèces climaciques plutôt hygrosclaphiles liées à des conditions stables de leur environnement. A contrario 16 espèces nouvelles ont été observées et 5 taxons déjà présents voient leur fréquence augmenter. Parmi ce contingent, un fait marquant est l'augmentation ou l'arrivée d'espèces indicatrices de forte acidité : *Dicranum scoparium*, *Leucobryum glaucum*, *Leucobryum juniperoideum*, *Pseudotaxiphyllum elegans*...

Nous constatons une évolution certaine vis-à-vis du support optimal des espèces notamment une progression des sapralignicoles/humicoles et des terrico-humicoles. Du point de vue dynamique on note une nette progression des post pionnières (0%<sup>4</sup> en 1976 contre 18% aujourd'hui) et une légère augmentation des espèces pionnières (10% initialement et 18% en 2012). Cette évolution s'illustre par la progression ou l'apparition d'*Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla* ainsi que certaines Jungermaniales<sup>5</sup> (hépatiques).

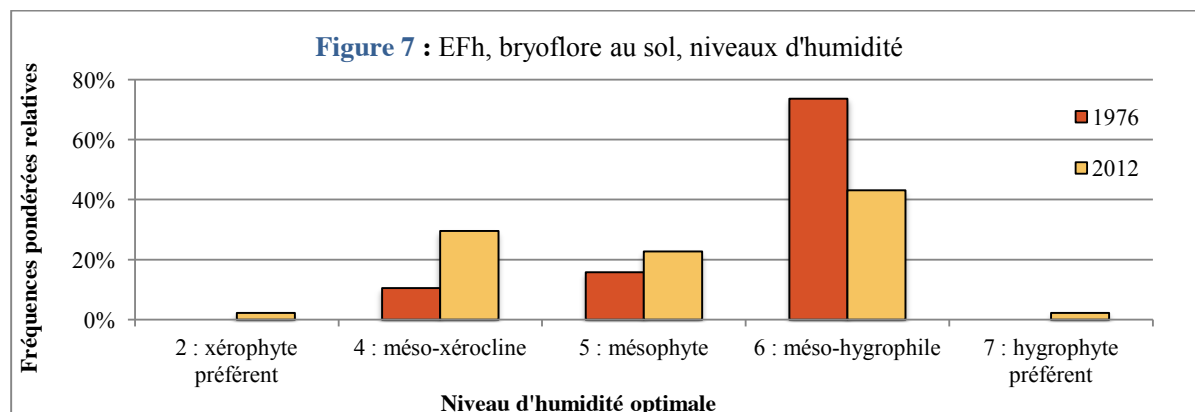
Au niveau de l'humidité, on constate une chute des espèces vivant dans des stations sub-humides à humides (hygrophytes préférents à méso-hygrophytes, indices 6 et 5) (figure 7). Couplé à cela, deux autres paramètres suivent la même évolution. Le premier est la température, on observe une hausse des espèces des stations mésothermes tempérées (indice 4) et une chute des espèces des stations très fraîches à froides (cryophytes préférents et cryophytes oligothermes indices 2 et 3). Le second est la lumière, il y a une baisse du nombre d'espèces sciaphiles strictes (42% en 1976 contre 30% en 2012) mais cette tendance est à nuancer, car dans le même temps on note une progression, certes plus modeste, (de 37% initialement et 50% aujourd'hui) des sciaphiles préférents (indice 2) telles que : *Mnium hornum*, *Plagiothecium succulentum* et *Pseudotaxiphyllum elegans*.

---

<sup>4</sup> En fréquences pondérées relatives

<sup>5</sup> Ici, *Calypogeia arguta*, *C. fissa*, *C. muelleriana*, *Diplophyllum albicans*, *Lepidozia reptans* et *Lophocolea heterophylla*.



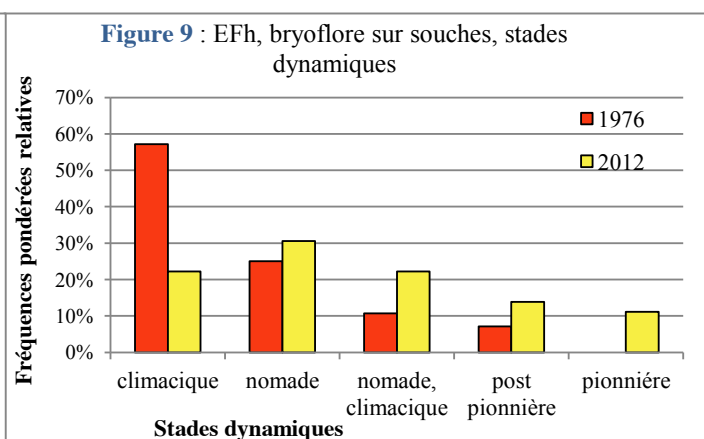
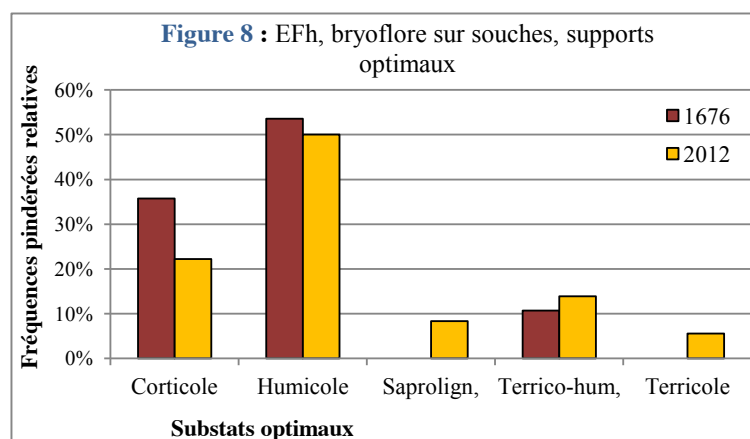


### **Bryophytes sur souches**

Composé de 11 taxons initialement le compartiment « souches » compte, 35 ans plus tard, 28 espèces avec deux disparitions et 19 nouvelles espèces. Cinq espèces sont en augmentation et trois en diminution.

Comme sur le compartiment précédent, il y a une tendance à l'acidification illustrée par *Dicranum montanum*, *Leucobryum glaucum*, *Leucobryum juniperoideum*...

La figure 8 illustre la répartition des supports optimaux, et la figure 9 présente la répartition des fréquences des espèces suivant les stades dynamiques. Il apparaît que les corticoles s.l. et les climaciques chutent en fréquence (alors que leur occurrence prouvent l'inverse, plus d'espèce ayant ce caractère mais en fréquence moins importante). En contre partie, il y a apparition des saprolignicoles, terricoles et progression des terrico-humicoles. Parallèlement à cela, on constate l'arrivée d'espèces pionnières et la hausse en fréquence d'espèces nomades et post pionnières.



Enfin, les paramètres liés à l'humidité et la lumière ne réagissent pas de façon homogène. Cependant, pour l'humidité, les espèces semblent se concentrer autour d'une valeur de 5 (groupes des mésophytes). L'indication du niveau lumineux annonce une hausse des

sciaphytes strictes (indice 2) et une chute de fréquence pour les sciaphytes préfèrents (indice 3) [tendance à une fermeture du couvert forestier]. *A contrario*, il y a une progression des héli-sciaphytes (indice 4) et apparition d'espèces photophytes préfèrents (indice 5) [tendance à une ouverture du couvert]. Ce qui ne permet pas de mettre en avant une tendance nette dans un sens ou un autre. Néanmoins les souches sont les indices d'anciennes coupes de gros bois qui ont permis durant plusieurs dizaines d'années de créer des clairières. Leur fermeture progressive est peut être la cause de la cohabitation temporaire de ces groupes écologiques. Ces changements de structure et ces variations dynamiques induisent des variations spécifiques spatio-temporelles où se rencontrent, au hasard des phases, des groupements végétaux héliophiles et des groupements végétaux plus ou moins sciaphiles, tous à caractère plus ou moins transitoire (LALANNE, 2006).

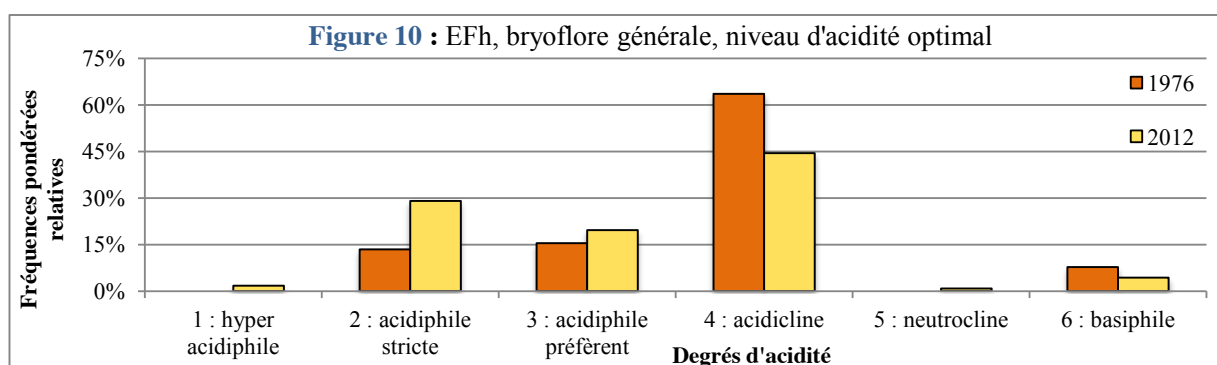
### **Bryophytes sur branches**

Le contingent de taxons de 1976 était de 6, il est maintenant passé à 16 avec trois disparitions, et 13 apparitions. Une fois de plus ce compartiment sera présenté de manière succincte car beaucoup trop influencé par la disponibilité en support, au moment des observations de terrain. Notons tout de même qu'il y a une acidification du cortège avec l'arrivée d'espèces à caractère acidiphile stricte et acidiphile préfèrent (indices 2 et 3).

### **Bilan générale**

Pour résumer les évolutions de l'EFh, se caractérisent par :

- ✓ augmentation, pour tous les compartiments étudiés, des espèces indicatrices d'acidité marquée (figure 10) ;
- ✓ apparition nette des espèces post-pionnières et pionnières. Avec chute des espèces climaciques pour le compartiment souche ;
- ✓ tendance à la diminution du caractère humide et une hausse des espèces vivant sur de station moins fraîche (Bryophytes au sol) ;
- ✓ réaction divergente des espèces au facteur lumière.

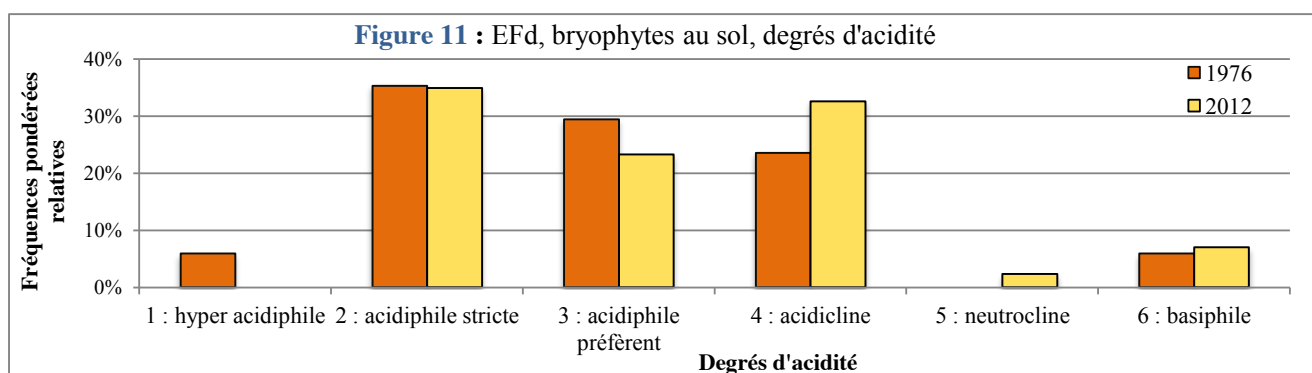


### 4.3.2 Endymio-Fagetum dryopteridetosum

#### **Bryophytes au sol**

Le cortège initial était de 8 espèces, il est aujourd'hui de 28 espèces, avec une disparition et 21 apparitions. Il y a 5 espèces en progression et une espèce présentant une fréquence identique (tableau 4).

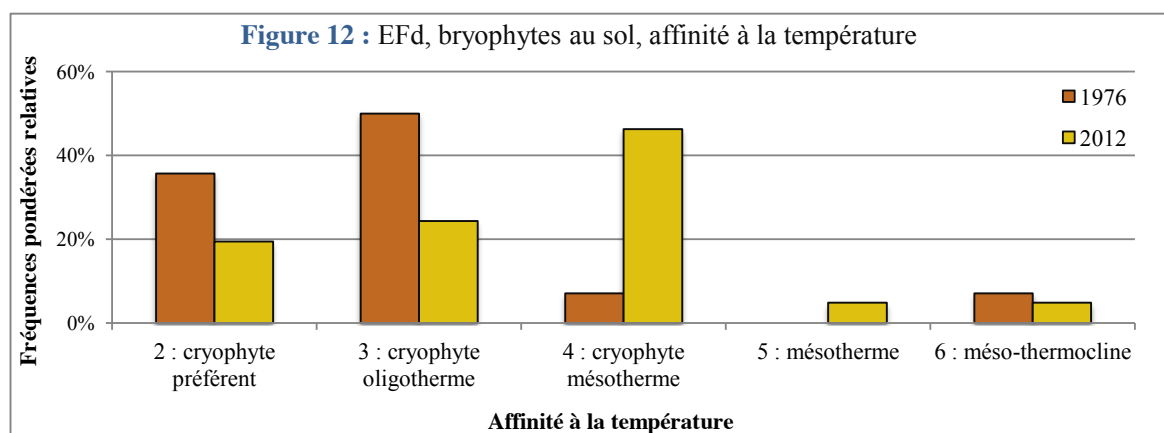
L'ensemble des nouvelles espèces indique une perte d'acidité par rapport à 1976-77 (figure 11). Cela s'illustre par la disparition de *Leucobryum glaucum* (hyper acidiphile) et un gain en espèces neutroclines à basiphiles telle que *Fissidens taxifolius*, *F. viridulus* et *Metzgeria fruticulosa*



Les types de supports optimaux ont également évolués, une chute importante des humicoles est constatée (de 82% à 49%) tandis que des terricoles, terrico-humicoles et des humo-saprolignicoles progressent : *Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla*, *Lophocolea heterophylla*...

En ce qui concerne les stades dynamiques, on observe d'importantes modifications. Hausse considérable de la fréquence des espèces climaciques (de 18% à 40%) et post-pionnières (fréquence multipliée par 4.5) ainsi qu'une importante chute des espèces nomades (fréquence divisée par 5) et plus faiblement des nomades climaciques (de 29% à 16%). Les espèces pionnières progressent elles aussi

Vis-à-vis des facteurs environnementaux, les nouvelles espèces semblent liées à des stations moins froides. La figure 12 montre le recentrage de l'affinité des espèces des

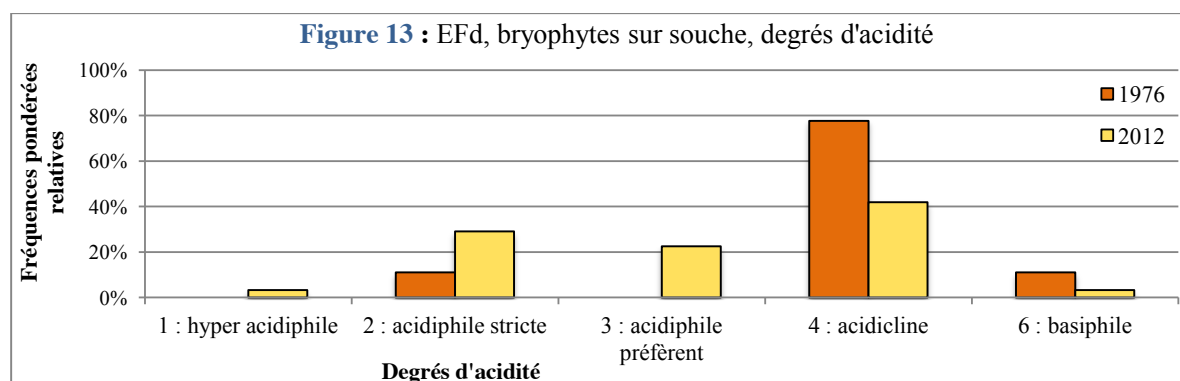


stations mésothermes tempérées (cryophyte mésotherme) [tendance au réchauffement des stations]. *A contrario* la sensibilité de la bryoflore à la lumière indique une diminution des sciaphytes préférents (indice 3 passe de 53% en 1976-77 à 36% en 2012), contre une augmentation des sciaphytes strictes (la proportion d'espèces à indice 2 passe de 29% à 45%). Le caractère lié au niveau d'humidité n'indique pas d'évolution marquante

### **Bryophytes sur souches**

Ce compartiment comptait 8 espèces en 1976-77, et 20 en 2012. Nous n'avons noté aucune disparition espèce.

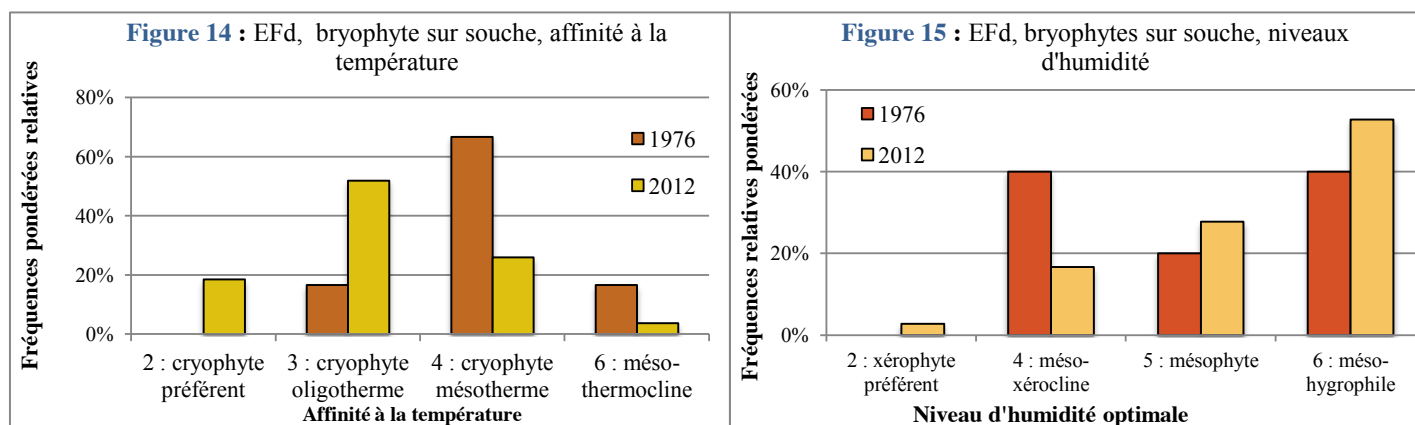
Au niveau de l'acidité, nous constatons l'inverse des bryophytes du compartiment sol, il y a une hausse des espèces acidiphiles, et une régression des acidiclinales et basiphiles (figure 13). Notons la hausse très nette des fréquences de *Brachythecium rutabulum*, espèce indifférente au pH mais qui souligne une charge en azote marquée du support.



Les stades dynamiques évoluent également à l'opposé du compartiment sol, il y a une diminution des climaciques et post-pionnières et une augmentation des nomades, nomade-

climaciques (les pionnières sont nouvelles pour ce compartiment). Les supports optimaux subissent d'important changement, il y a une diminution drastique des corticoles (de 40% à 3%) ainsi qu'une hausse notable des humicoles (de 24% à 53%).

Pour la sensibilité des espèces à la température, nous observons un décalage des fréquences vers des optimums de température plus fraîche (figure 14) (cryophytes préférents et cryophytes oligothermes). En parallèle, on constate une tendance vers une ambiance forestière plus humide (figure 15).



### **Bryophytes sur branches et sur rochers humifères**

Les bryophytes sur branches étaient déjà bien représentées en 1976 avec 6 espèces, aujourd'hui leur nombre a considérablement augmenté, il est passé à 19 espèces. Pour les mêmes raisons que précédemment, nous nous contenterons de signaler que la bryoflore de 2012 est nettement plus acidiphile qu'en 1976.

Pour les rochers humifères, on constate une légère augmentation du nombre de taxons (de 9 à 14). Chacun des caractères testés reste relativement constant hormis l'acidité qui semble légèrement plus faible en 2012 qu'en 1976.

### **Bilan général**

Résumons les principales évolutions de l'EFd :

- ✓ tendance générale de tous les compartiments vers une perte d'acidité du cortège (hausse du pH).
- ✓ réactions opposées en fonction du compartiment pour les stades dynamiques et les supports
- ✓ réaction divergente pour la température et des effets de lumière et d'humidité variable suivant les supports inventoriés.

Pour terminer, il est important de souligner un élément important dans l'évolution générale de la bryoflore de ces 4 syntaxons. Nous constatons pour, presque tous les compartiments de chaque sous association, une évolution systématiquement positive de quelques espèces : *Kindbergia praelonga*, *Brachythecium rutabulum*, *Dicranella heteromalla*, *Dicranum montanum*, *Hypnum cupressiforme*, *Lophocolea heterophylla*.

## 5 Discussion

### 5.1 Analyse des résultats pour l'IFt

Pour commencer rappelons rapidement les observations:

- régression des espèces climaciques humicoles ;
- augmentation des pionnières, post-pionnières, nomades, des terricoles et terrico-humicoles ;
- Réchauffement et éclaircissement des stations ;
- Acidification du cortège.

Cette première série de résultat peut s'interpréter de plusieurs manières en fonction du compartiment considéré. La première explication, pour les bryophytes au sol, serait un changement de l'état de surface du sol dû à l'exploitation forestière. En effet, la disparition d'espèces telles que *Rhytidiadelphus loreus*, *Dicranum scoparium* et *Leucobryum glaucum* indiquent qu'il y a une perturbation des humus. Ces espèces sont signe d'un environnement stable avec un humus brut épais généralement acide. Ces modifications sont imputées à la perturbation localisée de l'état de surface du sol sous forme de mise à nu de limon sous jacent aux humus. Elles ont produit une mosaïque de micro-habitats dispersés multipliant ainsi le contingent d'espèces pionnières terricoles (*Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla*, Hépatiques de l'ordre des Jungermanniales<sup>6</sup>...) souvent à court cycle de vie. Elles sont, généralement à faible fréquence, ceci peut être lié à notre faible plan d'échantillonnage ainsi qu'au caractère localisé des perturbations. Une seconde hypothèse peut être soutenue par la présence d'assiettes de chablis sur les points de relevé qui a pu enrichir le cortège d'espèces colonisant la tranche de sol mise à nu par le dessouchement d'arbres (tempêtes) (BARDAT, 2002) En 2012, nous avons constaté bon nombre d'assiettes de chablis sur nos points, ainsi

---

<sup>6</sup> Hépatiques : *Calypogeia fissa*, *Diplophyllum albicans*, *Lepidozia reptans*, *Lophocolea heterophylla*.

que des traces d'exploitation forestière (orniérage ou décapage du sol dû au débardage des grumes).

Pour les bryophytes sur souche, l'analyse est plus délicate car le substrat est intrinsèquement temporaire. En effet, le nombre et la taille des souches ainsi que le degré de décomposition a nécessairement varié dans le temps. Ainsi, depuis 35 ans il est fort improbable que les souches de Hêtre inventoriées en 1976-77 ne l'ont pas été en 2012. De ce fait, nous avons un ensemble de nouvelles souches offrant une nouvelle gamme de stades de décomposition qui nécessairement complique l'analyse comparative. Il est tout fois possible de dire au vu de la composition bryologique que les souches actuelles sont à un stade de maturation dynamique différent de en 1976. En effet, la chute des corticoles climaciques indique que la composition bryofloristique de 1976 était dominée par des espèces vivant sur tronc (ou souche jeune) dans une dynamique stable (climacique). Aujourd'hui, la progression des humicoles, et l'apparition des saprolignicoles, terrico-humicoles, terricoles, des pionnières et post-pionnière annonce une diversification du type de support et une évolution de son niveau de maturation. Les supports présentent en 2012 des stades de décomposition plus avancés ainsi que des structures plus complexes (grosse souche avec zone abritées dans les crevasses des contre fort...).

Nous n'avons pas développé les résultats du compartiment branche car les fréquences sont trop faibles pour faire une analyse quantitative fine. Ce compartiment est directement lié à la présence de rémanents ou de branches tombées des houppiers. Il est donc probable qu'en 1976 la disponibilité en bois mort au sol était bien inférieure à celle constatée aujourd'hui. En effet, les pratiques sylvicoles ont fortement changées en 35 ans, la loi oblige à laisser au sol, l'hors des éclaircies, tous les rémanents inférieur à 7 cm de diamètres. L'évolution de l'expression de la flore bryophytique sur branche est donc liée à la disponibilité de son support.

D'une manière global pour le syntaxon, l'acidification reste cohérente avec l'évolution naturelle de ce type d'écosystème forestier. Le vieillissement des peuplements entraine une accumulation de matière organique non décomposée qui acidifie les horizons superficiels des sols. Les observations vis-à-vis de l'éclaircissement et le réchauffement des stations peuvent s'expliquées par l'ouverture du couvert, ceci pourrait être également une cause de disparition des espèces climaciques.

## 5.2 Analyse des résultats pour l'IFv

Ce syntaxon se caractérise par plusieurs évolutions du cortège bryologique :

- perte des espèces marquant un haut niveau d'acidité ;
- hausse des espèces pionnières, post pionnières et nomades et baisse des espèces climaciques ;
- augmentation des espèces appréciant un degré humidité nettement marqué et modérément humide (espèces méso-hygrophiles et mésophiles) contre une baisse des espèces des stations très sèches à moyennement sèches (réduction des espèces: xérophytes préférées à méso-xéroclines). Evolution parallèle avec le niveau d'éclairement de la station, allant vers un enrichissement en espèces sciaphiles strictes ;
- pour les bryophytes au sol : apparition des terricoles et perte des humicoles ;
- pour les bryophytes sur souches : chute des cortico-humicoles, hausse des humicoles, terrico-humicoles et terricoles.

Cette sous association est plus acide que la précédente, la disparition des acidiphiles et l'apparition des basiphiles indique un élargissement du spectre ionique. L'IFt présente des résultats similaires pour certaines espèces à très fort caractère acidiphiles et l'apparition d'espèces nitratophiles telles que *Brachythecium rutabulum*. Cela va à l'encontre du modèle empirique (approche synchronique) du cycle sylvigénétique. En effet, d'après l'étude du GIP ECOFOR menée par BARDAT, 2002, nous devrions constater une baisse du pH au cours du cycle, dû à l'accumulation de matière organique (acidification des humus). L'interprétation est donc délicate car il semble y avoir une multitude de facteurs entrant en compte, l'hypothèse la plus plausible serait l'effet de certaines dépositions dans l'écosystème. Des études bibliographiques ont montré que les oxydes d'azotes (NOx) entraînent des phénomènes d'augmentation du pH ou d'eutrophisation en condition de pauvreté édaphique (HEIL & AERTS R., 1993). En forêt de Brotonne, il a été constaté une forte concentration de ces éléments (WAUQUIEZ *et al*, 2005) dû à la proximité de deux bassins industriels (Rouen et Le Havre). Une étude précédente (BECKER SCARPITTA, 2010) sur les herbacées de cette association est arrivée aux mêmes constatations, concernant l'effet probable de ces éléments sur la compositions des cortèges floristiques.

La présence d'espèces terricoles, terrico-humicoles nomades, pionnières ou post pionnières suit l'analyse fait pour le syntaxon précédent (perturbation de l'état de surface du sol, présence d'assiette de chablis, orniérages, décapage du sol par débardage...).



L'évolution en faveur des espèces vivant dans des milieux plus humides et sombre s'interprète par la fermeture des peuplements liés à l'évolution « naturelle » (bien que fortement modifié par l'homme) au cours du cycle sylvicole. La surface des houppiers augmente, entraînant une diminution de l'apport lumineux faisant ainsi augmenter l'hygrométrie ambiante de la parcelle. Ces peuplements sont en fin de rotation, ils approchent de la régénération et sont souvent assez fermés. Nous avons constaté sur certaines parcelles de cette sous association, des flachis de martelage, indiquant un marquage des individus à couper afin de préparer la régénération (coupes préparatoires à la régénération).

Pour finir, la diminution relative des cortico-humicoles au profit des humicoles, terrico-humicoles, terricoles dans le compartiment souche, indique une évolution de leur stade de décomposition. Mais d'un autre côté, l'accroissement notable des fréquences d'*Isothecium myosuroides* et de *Thuidium tamariscinum*, qui sont intimement liées à des souches appartenant à des sujets âgés de gros diamètre (stades sylvicoles plus matures et plus ombragés), confirme bien l'hypothèse d'une fermeture de la canopée.

### **5.3 Analyse des résultats pour EFh**

Les tendances générales sont :

- hausse des espèces indicatrices d'acidité ;
- diversification des micro-habitats par l'apparition de terricoles, terrico-humicoles et saprolignicoles. Pour les deux principaux compartiments, on constate une hausse ou une stabilisation des humicoles ;
- les stades dynamiques, il y a perte des climaciques et gain de pionnières et post-pionnières ;
- les bryophytes au sol, on constate une perte d'espèces des stations humides et froides.

Tel que nous l'avons vu pour l'IF, l'apparition des espèces pionnières et post-pionnières est liée aux perturbations d'état de surface sur sol (orniérage, remaniement de l'humus, chablis). Par contre, dans cette sous association pour le compartiment sol, nous ne pouvons pas confirmer par la progression d'espèces terricoles ou terrico-humicoles dont la présence reste très faible. Les perturbations sont probablement localisées produisant un pattern de micro-habitats, d'où les faibles fréquences observées. Les bryophytes sur souches indiquent une évolution des stades de décomposition (liée à la hausse des espèces humicoles, saprolignicoles, terricoles et la perte des corticoles-humicoles). Anciennement, les souches devaient être relativement jeune (de faible surface) d'où la présence des espèces climaciques

vivant sur des troncs. Le vieillissement des arbres a produit des souches de plus gros diamètre offrant une multitude de micro-habitats disponibles.

L'évolution des paramètres écologiques (essentiellement pour les bryophytes au sol), indique très nettement une ouverture de la canopée ou du sous étage dominé de la strate arborée, induisant une perte en humidité, une hausse moyenne des températures et un éclaircissement plus important lié aux puits de lumière induits par une ouverture du couvert. Le compartiment sur souche ne semble pas réagir de la même manière mais notons que bon nombre d'espèces sciaphiles ou hygrophiles se rencontrent dans les zones « abritées » des souches (creux des contre forts, mélangé a de l'humus, offrant des conditions humides, sombres et fraîches) Il est donc délicat de voir les deux compartiments présenter la même trajectoire évolutive face aux conditions moyennes régnant dans ce type de forêt, les souches offrant vraisemblablement des micro niches plus résistantes aux changement physico-chimiques que la bryoflore du sol.

La bryoflore inventoriée sur les branches est délicate à analyser pour les mêmes raisons que celles évoquées pour l'IF. La disponibilité des supports explique la majeure partie de la composition du cortège bryophytique. Le vieillissement naturel du peuplement entraîne un accroissement de la quantité de bois mort au sol et en conséquence un déploiement plus conséquent des micro habitats sur bois mort pourrissant disponibles susceptibles d'être colonisés.

Enfin, nous constatons de manière claire une tendance à l'acidification du cortège bryologique. Ceci est lié à l'évolution naturelle des peuplements monospécifiques de Hêtre en Normandie (BARDAT, 2003). Le vieillissement des peuplements entraîne un épaissement des humus (ralentissement de la décomposition) et donc une acidification de surface influant directement sur la composition botanique des sous bois forestiers.

## 5.4 Analyse de l'EFd

Rappel des constats :

- réactions divergentes vis-à-vis de l'évolution de l'acidité: hausse du  $pH$  pour le sol et acidification pour tous les autres compartiments ;
- réaction divergentes pour les stades dynamiques : gain des climaciques et post pionnières, perte des nomades pour le sol, strict opposé pour les souches ;
- même chose pour les types de supports, perte des humicoles, gain de tous les autres pour le sol contre une perte des corticoles et un gain des humicoles pour les souches ;

- tendance à l'augmentation des sciaphiles strictes pour le sol, au refroidissement et la hausse de l'humidité des stations pour les souches.

La réaction opposée de l'évolution de l'acidité n'est pas évidente à interpréter car le sol semble perdre en acidité, ce qui va à l'encontre des résultats des autres compartiments et des autres sous association de l'EF. Néanmoins, il est possible de rappeler l'hypothèse émise dans l'interprétation des résultats de l'IFv : un phénomène de pollution par déposition de particules ou d'aérosols, modifiant le spectre ionique des sols.

Pour les bryophytes au sol, l'hypothèse sur les perturbations de l'état de surface du sol semblent se confirmer par l'évolution des substrats optimaux (forte présence des terricoles et chute des humicoles). Les perturbations du sol en lien probablement avec les activités de gestion et d'exploitation forestière ne touchent pas de manière directe le compartiment souche, qui bénéficie sans doute aussi de réserve en eau plus régulière que les horizons superficiels du sol et en outre accueillent des espèces qui étaient déjà présentes durant la vie de l'arbre et qui ont eu la possibilité de se maintenir même partiellement après la coupe. Ici nous constatons une perte de ces espèces (corticoles climaciques), ce qui indique un niveau avancé de décomposition des souches qui tendent à intégrer le compartiment sol (écroulement des souches avec apparition d'espèces humicoles nomades à pionnières). La diversité des micro-habitats sur souche, surtout pour les gros bois, a en outre permis de maintenir une richesse micro-stationnelle importante ce qui peut expliquer le nombre important d'espèces ainsi que la diversité des supports dans ce compartiment.

Les facteurs environnementaux ont des effets qui semblent converger, les bryophytes au sol vont dans le sens de la fermeture du couvert par un assombrissement des peuplements. Tandis que ceux sur souches confirment un rafraîchissement et une augmentation de l'humidité stationnelle. Les peuplements sélectionnés sont dans la classe d'âge correspondant aux dernières coupes d'améliorations, ces parcelles sont à la fin de leur rotation, il n'est donc pas étonnant d'avoir des conditions typiquement forestière (sombre, humide et fraîche).

## **6 Conclusion et perspectives**

L'objectif de ce travail était d'étudier l'évolution de la composition des cortèges bryofloristiques de deux habitats forestiers figurants à l'annexe I de la Directive « Faune Flore » sur un pas de temps de 35 ans. L'étude diachronique est basée sur la hêtraie-chênaie à jacinthe des bois et la hêtraie-chênaie à houx. Au sein de chaque syntaxon, deux sous associations sont distinguées.

La forêt de Brotonne dispose de nombreux relevés botaniques et bryologiques finement localisés, permettant la réalisation d'une telle étude. Le plan d'échantillonnage comprend uniquement des parcelles ayant conservé un état boisé depuis 35 ans. Ces points ont été replacés sur le nouveau parcellaire et réinventoriés par nos soins. Sur le terrain, nous avons repris le même protocole qu'en 1976, soit un inventaire systématique des bryophytes (mousses et hépatiques) dans 4 compartiments écologiques : le sol, les souches, le bois mort au sol (branches) ainsi que les pierres et rochers.

Afin de pouvoir interpréter et commenter les évolutions, nous avons caractérisé chaque espèce, du jeu de données, par six paramètres reflétant son écologie :

- son type de support optimal,
- son stade dynamique,
- son affinité à la lumière,
- la température,
- l'humidité,
- et à l'acidité.

De cette manière, les évolutions ont été abordées par rapport à l'autoécologie des espèces en travaillant essentiellement sur des comparaisons de fréquences d'occurrences, d'abondance-dominance et d'agréations.

Il apparaît de ces travaux, une combinaison de plusieurs facteurs qui interviennent de façon non homogène en fonction des sous associations et des compartiments étudiés. Afin de présenter de manière concise les observations, la [figure 16](#) résume les tendances évolutives de chaque compartiment par syntaxon.

D'une manière générale, pour l'ensemble des syntaxons, il y a un enrichissement en espèces. Plus précisément, il apparaît des signes communs de perturbation de l'état de surface du sol, ainsi qu'une nette diversification des micro-habitats sur souche avec pour chaque un rajeunissement du stade de maturation des cortèges.

Un phénomène global d'acidification semble se prononcer, malgré deux comportements opposés interprétés par une hypothèse de déposition de particules conduisant à l'eutrophisation. Enfin le dernier volet d'observation est lié à la structure du paysage sylvicole de chaque sous association. Une fermeture du couvert des peuplements pour IFv et EFd et une ouverture pour IFt et EFh. Nous avons, en 2010, réalisé une étude comparable sur la végétation herbacée (spermaphytes et ptéridophytes) ce qui nous permettra de faire certains parallèles.

Il est évident que nos interprétations pourraient être complétées par d'autres paramètres, l'explication d'une telle évolution intègre bien plus que six facteurs. Une approche statistique plus poussée confirmerait le poids de chaque facteur dans les tendances mises en avant.

Il serait extrêmement intéressant de reconduire cette étude en sélectionnant un plan d'échantillonnage plus exhaustif, sur plusieurs associations végétales de niveau trophique différent. L'*Endymio* et l'*Ilici-Fagetum* ayant été maintenant étudiés sur tous les niveaux botaniques, il serait possible de mettre en place un réseau de placettes permanentes afin de suivre l'évolution de la végétation avec des approches diachroniques.

|                                  | <i>Ilici-Fagetum<br/>typicum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | <i>Ilici-Fagetum<br/>vaccinetosum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  | <i>Endymio-Fagetum<br/>holcetosum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | <i>Endymio-Fagetum<br/>dryopteridetosum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|----------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>bryophytes<br/>au sol</b>     | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Perturbation des sols</b><sup>7</sup><br/>(perte humicoles, gain saprolignicoles, terrico-humicoles et terricoles)</li> <li>- <b>Rajeunissement des stades de maturation</b><br/>(perte des climaciques, gains post-pionnières, pionnières)</li> <li>- <b>Légère acidification</b></li> <li>- <b>Eclaircissement et réchauffement des peuplements</b></li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Perturbation des sols</b><br/>(pas de perte des humicoles mais gain des terrico-humicoles et terricoles)</li> <li>- <b>Rajeunissement des stades de maturation</b><br/>(perte des climaciques, gains post-pionnières, pionnières)</li> <li>- <b><u>Perte d'acidité</u></b></li> <li>- <b>Fermeture des peuplements</b><br/>(perte des méso-xéroclines, héliophiles, gain des hygros-ciaphiles,)</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Perturbation des sols</b><br/>(perte des humicoles, gain des saprolignicoles, terrico-humicoles et terricoles)</li> <li>- <b>Rajeunissement des stades de maturation</b><br/>(gain des post-pionnières, pionnières)</li> <li>- <b>Acidification</b></li> <li>- <b>Ouverture des peuplements</b><br/>(perte d'humidité, perte des espèces de station froide)</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Perturbation des sols</b><br/>(perte des humicoles, gain des corticoles, saprolignicoles, terrico-humicoles et terricoles)</li> <li>- <b>Rajeunissement des stades de maturation</b><br/>(perte des nomades, gain des climaciques, post-pionnières, pionnières)</li> <li>- <b><u>Perte d'acidité</u></b></li> <li>- <b>Réchauffement des peuplements</b><br/>(perte des espèces de station froide)</li> <li>- <b>Fermeture des peuplements</b><br/>(décalage des sciaphiles tolérants vers sciaphiles strict)</li> </ul> |
| <b>bryophytes<br/>sur souche</b> | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Diversification des micro-habitats et maturation moins avancée</b><br/>(perte des corticoles, gain des humicoles, saprolignicoles, terrico-humicole, terricoles)<br/>(perte des climaciques, gain des post-pionnière, pionnières)</li> <li>- <b>Acidification</b></li> <li>- <b>Réchauffement des stations</b></li> </ul>                                        | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Diversification des micro-habitats et maturation moins avancée</b><br/>(perte des corticoles, gain des humicoles, terricoles)<br/>(perte des climaciques, gains des post-pionnières, pionnières)</li> <li>- <b>Fermeture des peuplements</b><br/>(gain d'espèces hygros-ciaphiles)</li> </ul>                                                                                                              | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Diversification des micro-habitats et maturation moins avancée</b><br/>(perte des corticoles, gain des humicoles, saprolignicoles, terrico-humicole, terricoles)-<br/>(perte des climaciques, gains des post-pionnières, pionnières, nomade)</li> <li>- <b>Acidification</b></li> </ul>                                                                                | <ul style="list-style-type: none"> <li>- <b>Diversification des micro-habitats et maturation moins avancée</b><br/>(perte des corticoles, gain des humicoles)<br/>(perte des climacique, post-pionnières, gain des nomades, pionnières)</li> <li>- <b>Acidification</b><br/>(renforcé par l'aéropage d'espèces sur branches et sur rochers)</li> <li>- <b>Fermeture des peuplements</b><br/>(hausse de l'humidité et baisse de la température : gain d'espèces des stations froides et humide)</li> </ul>                                                            |

**Figure 16** : Résumé des principaux résultats pour chaque compartiment par syntaxon

<sup>7</sup> Perturbation de l'état de surface du sol : présence d'assiettes de chablis, omiérages, décapage du sol par débardage...

## Bibliographie

---

- AUBERT M., ALARD D., BUREAU F., 2002 - Diversity of plant assemblages in managed temperate forests: a case study in Normandy (France) - *Forest ecology and management*, 175: 321-337.
- BARDAT J., 1978 – *La forêt de Brotonne (Seine-Maritime), étude phyto-écologique. Remarques floristiques, pédologiques et climatiques* - Thèse CNAM, Université de Rouen, 266 p.
- BARDAT J., 1989a – Approche phyto-écologique et phytosociologique de quelques groupements bryophytiques terricoles forestiers en Haute-Normandie - *Cryptogamie, Bryologie*, 10, 1 : 1-43.
- BARDAT J., 1989b - *Phytosociologie et écologie des forêts de Haute-Normandie, leur place dans le contexte sylvatique ouest européen* - Thèse de doctorat d'Etat ès sciences naturelles, Université de Rouen, 546 p
- BARDAT J., 1993a - *Phytosociologie et écologie des forêts de Haute-Normandie : leurs place dans le contexte sylvatique ouest européen* - Bulletin de la Société Botanique du Centre Ouest N° 11, 376 p.
- BARDAT J., 1993b – *Analyse phyto-écologique de quelques groupements bryophytiques humicoles et saprolignicoles forestiers de Haute-Normandie* - *Cryptogamie, Bryologie*, 14, 2 : 109-178.
- BARDAT J., 2002 - *Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers* – rapport du GIP-ECOFOR : 90 p.
- BARDAT J., BIORET 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*. Paris, Editions du Muséum National d'Histoire Naturelle, collection du Patrimoine naturel, 150 p.
- BARDAT J., HAUGUEL J.-C., 2002 – Synopsis bryosociologique pour la France – *Cryptogamie, Bryologie*, 23, 4 : 279-343.
- BARTHOD C., LANDMANN G., 2002 - *Pourquoi gérer la végétation forestière ?* – Revue Forestière Française, LIV – 6, p. 617 : 631.
- BECKER SCARPITTA A., 2010 – *Etude de l'évolution du cortège floristique herbacé au cours du cycle sylvicole de futaie régulière de Hêtre. Etude diachronique sur 30 ans en Forêt Domaniale de Brotonne (76)* – Rapport de BTS Gestion Forestière, Lycée Forestier de Mesnières en Bray, 34 p.
- BENSETTITI F., RAMEAU J.-C., CHEVALLIER H., BARTOLI M., GOURC J., 2001- *Cahiers d'habitats Natura 2000. Tome 1 : habitats forestiers* - La Documentation Française, 400 p.

- BRETHES A., 1984 - *Catalogue des stations forestières du Nord de la Haute Normandie* ONF, Paris, 433 p.
- BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N., NEGRE R., 1952 – *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne* – Dir. Carte Group. Vég. Afri. Nord, CNRS, 292 p.
- CHRISTENSEN M., EMBORG J., 1996 - Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark - *Forest Ecology and Management* 85 : 47-51.
- CROISE L., ULRICH E., DUPLAT P., 2005 - *Le suivi des dépôts atmosphériques dans les écosystèmes forestier en France* - ONF, RDV techniques n°7, Fontainebleau, 6 p.
- DECOCQ G, AUBERT M., DUPONT F., ALARD D., SAGUEZ R., WATTEZ-FRANGER A., DE FOUCAULT B., DELELIS-DUSOLLIER A, BARDAT J., 2004 - Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems –*Journal of Applied Ecology*, 41 : 1065-1079.
- DELPECHE R., 2006 – *Méthode pratique de la phytosociologie* – Documentation de TelaBotanica, [[http://www.tela-botanica.org/page:accueil\\_phytosociologie](http://www.tela-botanica.org/page:accueil_phytosociologie)]
- DE MARTONNE E., 1942 – *Annales de géographie nouvelle carte mondiale de l'indice d'aridité* – Annales de Géographie, t. 51, n°288: 241-250.
- DURIN L., GEHU J.-M., NOIRFALISE A., SOUGNEZ N., 1967 - *Les hêtraies atlantiques et leur essaim climatique dans le Nord-Ouest de la France* - *Bulletin de la Société Botanique du Nord Ouest de la France*, Tome 20, n° spécial : 89 p.
- ELLENBERG H., 1991 - *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa* - Scripta Geobotanica, vol.18, p. 248 p.
- FREGO K. A., 2007 - Bryophytes as potential indicators of forest integrity - *Forest Ecology and Management*, 242 : 65–75.
- GEGOUT J.-C., RAMEAU J.-C., RENAUX B, JABIOL B., BAR M., Version provisoire nov. 2008- *Les habitats forestiers de la France tempérée ; typologie et caractérisation phytoécologique* - AgroParisTech, ENGREF, Nancy. 720 p.
- GODRON M., 1984 – *Abrégés d'écologie de la végétation terrestre* – Masson, Paris, 186 p.
- GOSSELIN M., LAROUSSINIE O., 2004 - *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver* - CEMAGREF, GIP ECOFOR, Paris, 320 p.
- GUINOCHET M., 1973 - *Phytosociologie* - Collection d'écologie, Masson, Paris, 177 p.
- HEIL G.W., AERTS R., 1993 - *Heathlands patterns and processes in a changing environment*- Geobotany 20, Kluwer academis publishers, London (Angleterre), 223 pages.
- HILL M. O., N. BELL, M. A. BRUGGEMAN-NANNENGA, M. BRUGUES., CANO M. J, J. ENROTH, K. I. FLATBERG, J.-P. FRAHM, M. T., GALLEGU, R. GARILLETI, J. GUERRA, L. HEDENAS, D. T. HOLYOAK, J. HYVONEN, M. S. IGNATOV, F. LARA, V. MAZIMPAKA, J. MUNOZ,



- L.SODERSTROM, 2006 - Bryological Monograph. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia - *Journal of Bryology* 28 : 198–267.
- HILL M.O., MOUNTFORD J.O., ROY D.B., BUNCE R.G.H., 1999 - *Ellenberg's indicator values for British plants - ECOFACT Volume 2 Technical annex* - Institute of Terrestrial Ecology, 45 p.
- LALANNE A., 2006 – *Systèmes sylvicoles, exploitation forestière : impacts respectifs sur l'état de conservation d'habitats forestiers planitaires atlantiques* – Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 194p.
- LAMBINON J., DELVOSALLE L., DUVIGNEAUD J., GEERINCK D., LEBEAU J., SCHUMACKER R., VANNEROM H., 2005 - *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines* - 5ème Edition, deuxième tirage, Edition du patrimoine du Jardin botanique de Belgique, 1167 p.
- LECOINTE A., 1979 – Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 1. Les cortèges cosmopolite et méditerranéen - *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 107 : 61-70.
- LECOINTE A., 1981a – Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 2. Le cortège atlantique - *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, N.S., 108 : 51-60.
- LECOINTE A., 1981b – Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 3. Le cortège circumboréal - *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, N.S., 109 : 55-66.
- LECOINTE A., 1988 – Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande : 4. Additions, corrections, spectres biogéographiques et écologiques - *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, N.S., 110/111 : 23-40.
- LECOINTE A. et BOUDIER P. (Coll. P., A. FELOSOWICZ, M. HOUMEAU, R. B. PIERROT, M. A. ROGEON, 1989 – Liste des Bryophytes observées lors de la 15e session extraordinaire de la SBCO en Haute-Normandie (11-17 juillet 1988) - *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, 20 : 313-343.
- MARTIN Y., LOBERAUX-STUCKY O., et al, 1997 - *Révision d'aménagement forestier 1996 2015*, ONF, Rouen, 230 p.
- MEDDOUR R., 2011 – *La méthode phytosociologique Sigmatiste ou Braun-Blanquet-Tüxenienne* – Université Mouloud Mammeri, Tizi Ouzou (Algerie), 40p.
- PIERROT R.B., 1982 (deuxième tirage de 2005) – *Les Bryophytes du Centre-Ouest, Classification, Détermination, Répartition* – Bulletin de la Société Botanique Centre Ouest, Numéro spécial 5, 121 p.
- RAMEAU J.C., 1988 – *Le tapis végétale. Structuration dans l'espace et dans le temps, réponses aux perturbations, méthodes d'étude et d'intégration écologique* – ENGREF, Nancy, 102 p.

- RAMEAU J.C., MANSION D., DUME G., 1989 - *Flore forestière française. Tome 1. Plaines et collines* - IDF, Paris, 1785 p.
- RAUNKIAER C., 1904 - *Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider* (traduction : *Sur les types biologiques, avec références à l'adaptation des plantes à la survie en saison défavorable*) - *Botanisk Tidsskrift*, 26..
- ROS R.M., MAZIMPAKA V., ABOU-SALAMA U., ALEFFI M., BLOCKEEL TL., BRUGUES M., CANO M.J., CROS R.M., DIA M.G. DIRKSE G.M., EL-SAADAWI W., ERDAG A., GANEVA A., GONZALES-MANCEBO J. M., HERRNSTADT I., KHALIL K., KÜRSCHNER H., LANFRANCO L., LOSADA-LIMA A., REFAI M.S. ., RUDRIGUEZ NUNEZ S., SABOVJEVIC M., SERGIO C., SHABBARA H.M., SIM-SIM M., SÖDERSTRÖM L., 2007 - Hepatics and Anthocerotae of the Mediterranean an annotated checklist - *Cryptogamie, Bryologie*, 28, 4 : 351-437.
- ROYER J-M., 2009 – *Petit guide de phytosociologie sigmatiste* – Bulletin de la Société Botanique Centre-Ouest, Numéro spécial 33, 79 p.
- SMITH A. J. E., 2004 – *The moss flora of Britain and Ireland* – second edition, Cambridge University Press, 1012 p.
- SMITH A. J. E., 1990 – *The liverworts of Britain and Ireland* –, Cambridge University Press, 362 p.
- THERIOT I., 1890 – Herborisations dans les vallées de Saint-Aubin-Routot et d'Oudalle- *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 4/ 4 : 95-101.
- THERIOT I., 1922 – Le genre *Mnium* dans la Seine-Maritime - *Bulletin de la Société Linnéenne de Seine-Maritime*, 8/9 : 230-234.
- WAUQUIEZ M.X., CHANG J.P., SERVEAU L., et al, 2005 - *Inventaire départementalisé des émissions de polluants atmosphériques en France en 2000, mise à jour en février 2005*- CITEPA, Paris, 356 pages.
- WERNER J., 2006 – La flore bryologique de la région d'Étretat (Pays de Caux, Haute Normandie) - *Bulletin de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 93, 1 : 15-32.
- WERNER J., MAHEVAS T., PREY T., VANOT M., 2009a – Les Bryophytes du « Val Églantier » ou « vallon du Vivier » près de Tancarville (Seine-Maritime, Haute Normandie, France) - *Bulletin de la Société Géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, 96, 1, :149-166.
- WERNER J., BARDAT J., VANOT M., PREY T., 2009b – Check-list des bryophytes (Anthocerotae, Hepaticae, Musci) de Haute-Normandie (France). *Cryptogamie, Bryologie*, 30, 4 : 457-475.

## Liste des cartes, figures, tableaux

Carte 1 : Localisation du site d'étude

Carte 2 : Carte de la répartition nationale de l'*Endymio-Fagetum*

Carte 3 : Carte de la répartition nationale de l'*Ilici-Fagetum*

Figure 1 : IFt, bryoflore au sol, substrat préférentiels

Figure 2 : IFt, bryoflore au sol, stades dynamiques

Figure 3 : IFt, bryoflore sur souche, substrats optimaux

Figure 4 : IFt, bryoflore sur souche, stades dynamiques

Figure 5 : IFv, bryophytes au sol, niveau d'acidité

Figure 6 : IFv, bryophytes sur souches, degrés d'humidité

Figure 7 : EFh, bryoflore au sol, niveaux d'humidité

Figure 8 : EFh, bryoflore sur souches, supports optimaux

Figure 9 : EFh, bryoflore sur souches, stades dynamiques

Figure 10 : EFh, bryoflore générale, niveaux d'acidité optimaux

Figure 11 : EFd, bryophytes au sol, degrés d'acidité

Figure 12 : EFd, bryophytes au sol, affinité à la température

Figure 13 : EFd, bryophyte sur souche, degrés d'acidité

Figure 14 : EFd, bryophyte sur souche, affinité à la température

Figure 15 : EFd, bryophytes sur souche, niveaux d'humidité

Figure 16 : Résumé des principaux résultats pour chaque compartiment par syntaxon

Tableau 1 : Tableau synoptique IFt

Tableau 2 : Tableau synoptique IFv

Tableau 3 : Tableau synoptique EFh

Tableau 4 : Tableau synoptique EFd

## Liste des annexes

Annexe 1 : Carte du plan d'échantillonnage

Annexe 2 : Tableau des coefficients d'ELLENBERG, modifié

Annexe 3 : Tableau diagonalisé de L'IFt

Annexe 4 : Tableau diagonalisé de L'IFv

Annexe 5 : Tableau diagonalisé de L'EFh

Annexe 6 : Tableau diagonalisé de L'EFd

Annexe 7 : Liste des espèces de L'*Ilici-Fagetum*

Annexe 8 : Liste des espèces de L'*Endymio-Fagetum*

| bryophytes sur sol                  | Fréquences 1976 | Fréquences 2012 | Substrat                     | Stade dynamique            | L | T | H | pH |
|-------------------------------------|-----------------|-----------------|------------------------------|----------------------------|---|---|---|----|
| Polytrichastrum formosum            | 71%             | 100%            | Humicole                     | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Hypnum cupressiforme                | 57%             | 57%             | Corticole epilithique        | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Mnium hornum                        | 43%             | 57%             | Humicole                     | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranum scoparium                  | 71%             | 43%             | Humicole                     | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Thuidium tamariscinum               | 14%             | 43%             | Terrico-humicole             | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Leucobryum glaucum                  | 43%             | 29%             | Humicole                     | climacique                 | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Pseudoscleropodium purum            | 14%             | 29%             | Humicole                     | nomade                     | 4 | 4 | 4 | 4  |
| Rhytiadelphus loreus                | 14%             | -               | Humicole                     | climacique                 | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranella heteromalla              | -               | 71%             | Humicole à humo-corticole    | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla            | -               | 43%             | Saprolognocola humicole      | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Atrichum undulatum                  | -               | 29%             | Terricole                    | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4  |
| Brachythecium rutabulum             | -               | 29%             | Humo-corticole               | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| *Lophocolea bidentata               | -               | 14%             | Humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Dicranum montanum                   | -               | 14%             | Cortico-humicole             | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Leucobryum juniperoideum            | -               | 14%             | Humicole saprolignicole      | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 2  |
| *Lepidozia reptans                  | -               | 14%             | Humicole saprolignicole      | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 2  |
| Diplophyllum albicans               | -               | 14%             | Terrico-humicole             | post pionnière             | 2 | - | 4 | 2  |
| *Calypogeia fissa                   | -               | 14%             | Terricole                    | post pionnière             | 2 | 4 | 5 | 3  |
| Hypnum jutlandicum                  | -               | 14%             | Humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| Kindbergia praelonga                | -               | 14%             | Terrico-humicole             | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| <b>bryophytes sur souches</b>       |                 |                 |                              |                            |   |   |   |    |
| Dicranum scoparium                  | 43%             | 71%             | Humicole                     | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Hypnum cupressiforme                | 86%             | 57%             | Corticole epilithique        | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Isoetecium myosuroides              | 71%             | 57%             | Cortico-humicole             | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| *Lophocolea bidentata               | 43%             | 57%             | Humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Brachythecium rutabulum             | 29%             | 57%             | Humo-corticole               | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Mnium hornum                        | 14%             | 57%             | Humicole                     | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Polytrichastrum formosum            | 14%             | 57%             | Humicole                     | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Thuidium tamariscinum               | 14%             | 14%             | Terrico-humicole             | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Kindbergia praelonga                | -               | 71%             | Terrico-humicole             | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| *Lophocolea heterophylla            | -               | 43%             | Saprolognocola humicole      | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Dicranella heteromalla              | -               | 29%             | Humicole à humo-corticole    | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Dicranum montanum                   | -               | 29%             | Cortico-humicole             | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Plagiothecium succulentum           | -               | 29%             | Humicole                     | climacique                 | 3 | 2 | 6 | 2  |
| *Lepidozia reptans                  | -               | 14%             | Humicole saprolignicole      | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 2  |
| Leucobryum juniperoideum            | -               | 14%             | Humicole saprolignicole      | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 2  |
| Hypnum cupressiforme var. lacunosum | -               | 14%             | Humicole                     | nomade                     | 6 | 4 | 2 | 6  |
| Pseudotaxiphyllum elegans           | -               | 14%             | Humicole                     | post pionnière, nomade     | 2 | 4 | 5 | 2  |
| Plagiothecium nemorale              | -               | 14%             | Humicole                     | climacique                 | 2 | 3 | 6 | 4  |
| Atrichum undulatum                  | -               | 14%             | Terricole                    | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4  |
| <b>bryophytes sur branches</b>      |                 |                 |                              |                            |   |   |   |    |
| Hypnum cupressiforme                | 29%             | 43%             | Corticole epilithique        | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Dicranum scoparium                  | 14%             | 14%             | Humicole                     | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Ulotia crispa                       | -               | 29%             | Corticole                    | nomade                     | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Orthotrichum affine                 | -               | 14%             | Corticole                    | post pionnière, nomade     | 5 | 4 | 4 | 6  |
| Dicranoweisia cirrata               | -               | 14%             | Corticole à Cortico-humicole | pionnière                  | 4 | 6 | 5 | 4  |
| Kindbergia praelonga                | -               | 14%             | Terrico-humicole             | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Brachythecium rutabulum             | -               | 14%             | Humo-corticole               | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Atrichum undulatum                  | -               | 14%             | Terricole                    | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4  |
| Polytrichastrum formosum            | -               | 14%             | Humicole                     | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| *Metzgeria furcata                  | -               | 14%             | Corticole epilithique        | post pionnière, nomade     | 3 | 3 | 4 | 6  |
| *Microlejeunea ulicina              | -               | 14%             | Corticole                    | pionnière à post pionnière | 3 | 5 | 5 | 3  |
| *Lophocolea heterophylla            | -               | 14%             | Saprolognocola humicole      | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |

Nouvelles espèces

\*Marchantiophytes (hépatiques)

Tableau 1 : Tableau synoptique Ift

| bryophytes sur sol             | Fréquences 1976 | Fréquences 2012 | Substrat                             | Stade dynamique            | L | T | H | pH |
|--------------------------------|-----------------|-----------------|--------------------------------------|----------------------------|---|---|---|----|
| Polytrichastrum formosum       | 40%             | 100%            | Humicole                             | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Dicranella heteromalla         | 10%             | 70%             | Humicole à humo-corticole            | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Hypnum cupressiforme           | 90%             | 60%             | Corticole epilithique                | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Mnium hornum                   | 30%             | 60%             | Humicole                             | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranum scoparium             | 90%             | 50%             | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Thuidium tamariscinum          | 40%             | 40%             | Terrico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Leucobryum glaucum             | 60%             | 20%             | Humicole                             | climacique                 | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Pseudoscleropodium purum       | 30%             | 20%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 4 | 4 | 4  |
| *Lophocolea bidentata          | 10%             | 10%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Pleurozium schreberi           | 70%             | -               | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 4 | 2  |
| *Lepidozia reptans             | 10%             | -               | Humicole saprolignicole              | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 2  |
| Hylocomium splendens           | 10%             | -               | Humicole                             | climacique                 | 2 | 3 | 4 | 4  |
| *Lophocolea heterophylla       | -               | 20%             | Saprolignicole humicole              | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Kindbergia praelonga           | -               | 20%             | Terrico-humicole                     | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Dicranum montanum              | -               | 20%             | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Hypnum jutlandicum             | -               | 20%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| Brachythecium rutabulum        | -               | 10%             | Humo-corticole                       | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Pogonatum aloides              | -               | 10%             | Terricole                            | pionnière                  | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Atrichum undulatum             | -               | 10%             | Terricole                            | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4  |
| Fissidens viridius             | -               | 10%             | Terricole                            | pionnière                  | 4 | 5 | 6 | 6  |
| Isoetecium myosuroides         | -               | 10%             | Cortico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Herzogiella seligeri           | -               | 10%             | Saprolignicole                       | pionnière                  | 3 | 4 | 5 | 4  |
| Leucobryum juniperoideum       | -               | 10%             | Humicole saprolignicole              | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 2  |
| Bryum capillare                | -               | 10%             | Terricole epilithique humo corticole | nomade                     | 3 | - | 5 | 6  |
| Hypnum andoi                   | -               | 10%             | Epilithique corticole                | nomade                     | 2 | 4 | 6 | 3  |
| Dicranum majus                 | -               | 10%             | Humicole stricte                     | climacique                 | 3 | 3 | 6 | 3  |
| <b>bryophytes sur souches</b>  |                 |                 |                                      |                            |   |   |   |    |
| Isoetecium myosuroides         | 30%             | 80%             | Cortico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Dicranum scoparium             | 80%             | 70%             | Humicole                             | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Mnium hornum                   | 20%             | 70%             | Humicole                             | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Hypnum cupressiforme           | 90%             | 60%             | Corticole epilithique                | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Polytrichastrum formosum       | 10%             | 50%             | Humicole                             | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Thuidium tamariscinum          | 20%             | 40%             | Terrico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Brachythecium rutabulum        | 10%             | 40%             | Humo-corticole                       | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| *Lepidozia reptans             | 10%             | 40%             | Humicole saprolignicole              | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 2  |
| *Lophocolea bidentata          | 20%             | 20%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Leucobryum glaucum             | 10%             | -               | Humicole                             | climacique                 | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Brachythecium velutinum        | 10%             | -               | Terrico humicole, humo corticole     | post pionnière             | 3 | 3 | 4 | 6  |
| Pleurozium schreberi           | 10%             | -               | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 4 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla       | -               | 50%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Dicranum montanum              | -               | 40%             | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Kindbergia praelonga           | -               | 40%             | Terrico-humicole                     | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Hypnum jutlandicum             | -               | 30%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| Dicranella heteromalla         | -               | 20%             | Humicole à humo-corticole            | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Plagiothecium curvifolium      | -               | 10%             | Humicole                             | nomade                     | 3 | 2 | 4 | 2  |
| Pseudotaxiphyllum elegans      | -               | 10%             | Humicole                             | post pionnière, nomade     | 2 | 4 | 5 | 2  |
| *Calypogeia arguta             | -               | 10%             | Terricole                            | pionnière                  | 2 | 6 | 6 | 4  |
| Plagiothecium nemorale         | -               | 10%             | Humicole                             | climacique                 | 2 | 3 | 6 | 4  |
| Leucobryum juniperoideum       | -               | 10%             | Humicole saprolignicole              | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 2  |
| *Microlejeunea ulicina         | -               | 10%             | Corticole                            | pionnière à post pionnière | 3 | 5 | 5 | 3  |
| <b>bryophytes sur branches</b> |                 |                 |                                      |                            |   |   |   |    |
| Hypnum cupressiforme           | 30%             | 100%            | Corticole epilithique                | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Dicranum scoparium             | 20%             | 40%             | Humicole                             | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| *Lophocolea bidentata          | 20%             | 10%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Brachythecium rutabulum        | -               | 50%             | Humo-corticole                       | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Dicranum montanum              | -               | 40%             | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla       | -               | 40%             | Saprolignicole humicole              | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Kindbergia praelonga           | -               | 40%             | Terrico-humicole                     | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Mnium hornum                   | -               | 30%             | Humicole                             | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Isoetecium myosuroides         | -               | 20%             | Cortico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Plagiothecium curvifolium      | -               | 20%             | Humicole                             | nomade                     | 3 | 2 | 4 | 2  |
| Polytrichastrum formosum       | -               | 20%             | Humicole                             | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Ulotia crispa                  | -               | 20%             | Corticole                            | nomade                     | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranella heteromalla         | -               | 10%             | Humicole à humo-corticole            | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Hypnum jutlandicum             | -               | 10%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| *Frullania dilatata            | -               | 10%             | Corticole                            | post pionnière             | 5 | 3 | 4 | 4  |
| Ulotia bruchii                 | -               | 10%             | Corticole                            | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 4  |

#### Nouvelles espèces

\* Marchantiophytes (hépatiques)

Tableau 2 : Tableau synoptique Ifv

| bryophytes sur sol             | Fréquence 1976 | Fréquence 2012 | Substrat                             | Stade dynamique            | L | T | H | pH |
|--------------------------------|----------------|----------------|--------------------------------------|----------------------------|---|---|---|----|
| Polytrichastrum formosum       | 91%            | 100%           | Humicole                             | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Mnium hornum                   | 64%            | 91%            | Humicole                             | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Atrichum undulatum             | 27%            | 73%            | Terricole                            | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4  |
| Hypnum cupressiforme           | 9%             | 64%            | Corticole epilithique                | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Dicranum scoparium             | 18%            | 45%            | Humicole                             | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| *Lophocolea bidentata          | 27%            | 27%            | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Thuidium tamariscinum          | 27%            | 18%            | Terrico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Eurhynchium striatum           | 18%            | 9%             | Terrico-humicole                     | climacique                 | 3 | 6 | 5 | 6  |
| Rhytidiadelphus loreus         | 9%             | -              | Humicole                             | climacique                 | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranella heteromalla         | -              | 55%            | Humicole à humo-corticole            | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Plagiothecium succulentum      | -              | 45%            | Humicole                             | climacique                 | 3 | 2 | 6 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla       | -              | 27%            | Saprolignicole humicole              | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Kindbergia praelonga           | -              | 27%            | Terrico-humicole                     | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Leucobryum glaucum             | -              | 18%            | Humicole                             | climacique                 | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Dicranum montanum              | -              | 18%            | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| *Calyptogea muelleriana        | -              | 18%            | Terrico-humicole                     | post pionnière             | 3 | 3 | 5 | 3  |
| Pseudotaxiphyllum elegans      | -              | 18%            | Humicole                             | post pionnière, nomade     | 2 | 4 | 5 | 2  |
| *Diplophyllum albicans         | -              | 18%            | Terrico-humicole                     | post pionnière             | 2 | - | 4 | 2  |
| Brachythecium rutabulum        | -              | 18%            | Humo-corticole                       | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Leucobryum juniperoideum       | -              | 9%             | Humicole saprolignicole              | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 2  |
| *Calypogeia fissa              | -              | 9%             | Terricole                            | post pionnière             | 2 | 4 | 5 | 3  |
| *Calypogeia arguta             | -              | 9%             | Terricole                            | pionnière                  | 2 | 6 | 6 | 4  |
| Fissidens taxifolius           | -              | 9%             | Terrico-humicole                     | post pionnière             | 3 | 4 | 6 | 5  |
| *Lepidozia reptans             | -              | 9%             | Humicole saprolignicole              | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 2  |
| Hypnum jutlandicum             | -              | 9%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| <b>bryophytes sur souches</b>  |                |                |                                      |                            |   |   |   |    |
| Hypnum cupressiforme           | 82%            | 91%            | Corticole epilithique                | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Isoetecium myosuroides         | 82%            | 82%            | Cortico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Brachythecium rutabulum        | 36%            | 82%            | Humo-corticole                       | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Dicranum scoparium             | 73%            | 55%            | Humicole                             | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| *Lophocolea bidentata          | 73%            | 55%            | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Mnium hornum                   | 45%            | 55%            | Humicole                             | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Polytrichastrum formosum       | 18%            | 45%            | Humicole                             | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Eurhynchium striatum           | 9%             | 18%            | Terrico-humicole                     | climacique                 | 3 | 6 | 5 | 6  |
| Dicranella heteromalla         | 18%            | 9%             | Humicole à humo-corticole            | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Brachythecium velutinum        | 18%            | -              | Terrico humicole, humo corticole     | post pionnière             | 3 | 3 | 4 | 6  |
| Thuidium tamariscinum          | 9%             | -              | Terrico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Kindbergia praelonga           | -              | 55%            | Terrico-humicole                     | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Dicranum montanum              | -              | 45%            | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla       | -              | 27%            | Saprolignicole humicole              | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Plagiothecium succulentum      | -              | 18%            | Humicole                             | climacique                 | 3 | 2 | 6 | 2  |
| Dicranoweisia cirrata          | -              | 9%             | Corticole à Cortico-humicole         | pionnière                  | 4 | 6 | 5 | 4  |
| Plagiothecium nemorale         | -              | 9%             | Humicole                             | climacique                 | 2 | 3 | 6 | 4  |
| Rhyzomnium punctatum           | -              | 9%             | Humicole                             | post pionnière             | 2 | 3 | 6 | 4  |
| Orthodontium lineare           | -              | 9%             | Saprolignicole                       | post pionnière             | 2 | 6 | 5 | 2  |
| Orthotrichum cf. affine        | -              | 9%             | Corticole                            | post pionnière, nomade     | 5 | 4 | 4 | 6  |
| *Lepidozia reptans             | -              | 9%             | Humicole saprolignicole              | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 2  |
| Leucobryum juniperoideum       | -              | 9%             | Humicole saprolignicole              | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 2  |
| Leucobryum glaucum             | -              | 9%             | Humicole                             | climacique                 | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Hypnum jutlandicum             | -              | 9%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| *Calypogeia fissa              | -              | 9%             | Terricole                            | post pionnière             | 2 | 4 | 5 | 3  |
| *Calypogeia muelleriana        | -              | 9%             | Terrico-humicole                     | post pionnière             | 3 | 3 | 5 | 3  |
| Bryum capillare                | -              | 9%             | Terricole epilithique humo corticole | nomade                     | 3 | - | 5 | 6  |
| Ulota bruchii                  | -              | 9%             | Corticole                            | nomade                     | 2 | 3 | 5 | 4  |
| Ulota crispa                   | -              | 9%             | Corticole                            | nomade                     | 2 | 3 | 6 | 3  |
| *Microlejeunea ulicina         | -              | 9%             | Corticole                            | pionnière à post pionnière | 3 | 5 | 5 | 3  |
| <b>bryophytes sur branches</b> |                |                |                                      |                            |   |   |   |    |
| Hypnum cupressiforme           | 45%            | 82%            | Corticole epilithique                | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Brachythecium rutabulum        | 27%            | 36%            | Humo-corticole                       | nomade, climacique         | 3 | - | 5 | -  |
| Isoetecium myosuroides         | 9%             | 27%            | Cortico-humicole                     | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4  |
| *Lophocolea bidentata          | 18%            | -              | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Dicranum scoparium             | 9%             | -              | Humicole                             | climacique                 | 3 | - | 4 | 4  |
| Brachythecium velutinum        | 9%             | -              | Terrico humicole, humo corticole     | post pionnière             | 3 | 3 | 4 | 6  |
| Kindbergia praelonga           | -              | 36%            | Terrico-humicole                     | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Lophocolea heterophylla        | -              | 27%            | Saprolignicole humicole              | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Dicranum montanum              | -              | 27%            | Cortico-humicole                     | nomade                     | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Orthotrichum lyellii           | -              | 18%            | Corticole                            | post pionnière, nomade     | 4 | 4 | 4 | 4  |
| Dicranella heteromalla         | -              | 9%             | Humicole à humo-corticole            | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2  |
| Dicranoweisia cirrata          | -              | 9%             | Corticole à Cortico-humicole         | pionnière                  | 4 | 6 | 5 | 4  |
| Mnium hornum                   | -              | 9%             | Humicole                             | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Hypnum jutlandicum             | -              | 9%             | Humicole                             | nomade                     | 4 | 3 | 2 | 2  |
| Polytrichastrum formosum       | -              | 9%             | Humicole                             | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Ulota crispa                   | -              | 9%             | Corticole                            | nomade                     | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Isoetecium alopecuroides       | -              | 9%             | Cortico-humicole                     | climacique                 | 3 | 4 | 5 | 6  |
| *Microlejeunea ulicina         | -              | 9%             | Corticole                            | pionnière à post pionnière | 3 | 5 | 5 | 3  |
| *Frullania dilatata            | -              | 9%             | Corticole                            | post pionnière             | 5 | 3 | 4 | 4  |

Nouvelles espèces

\*Marchantiophytes (hépatiques)

Tableau 3 : Tableau synoptique Efh

| <b>bryophytes sur sol</b>      | <b>Fréquence 1976</b> | <b>Fréquence 2012</b> | <b>Substrat</b>           | <b>Stade dynamique</b>     | <b>L</b> | <b>T</b> | <b>H</b> | <b>pH</b> |
|--------------------------------|-----------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------------|----------|----------|----------|-----------|
| Polytrichastrum formosum       | 89%                   | 94%                   | Humicole                  | nomade, climacique         | 2        | 2        | 6        | 2         |
| Mnium hornum                   | 89%                   | 89%                   | Humicole                  | nomade                     | 3        | 3        | 6        | 3         |
| Dicranella heteromalla         | 6%                    | 56%                   | Humicole à humo-corticole | post pionnière             | 3        | 4        | 4        | 2         |
| Atrichum undulatum             | 28%                   | 39%                   | Terricole                 | pionnière, post pionnière  | 4        | -        | 5        | 4         |
| *Lophocolea bidentata          | 17%                   | 22%                   | Humicole                  | nomade                     | 4        | 3        | 6        | 4         |
| Eurhynchium striatum           | 6%                    | 11%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 3        | 6        | 5        | 6         |
| Dicranum scoparium             | 6%                    | 6%                    | Humicole                  | climacique                 | 3        | -        | 4        | 4         |
| Leucobryum glaucum             | 11%                   | -                     | Humicole                  | climacique                 | 3        | 3        | 7        | 1         |
| Kindbergia praelonga           | -                     | 61%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 4        | 4        | 6        | 4         |
| Plagiothecium succulentum      | -                     | 50%                   | Humicole                  | climacique                 | 3        | 2        | 6        | 2         |
| *Calypogeia fissa              | -                     | 50%                   | Terricole                 | post pionnière             | 2        | 4        | 5        | 3         |
| Pseudotaxiphyllum elegans      | -                     | 39%                   | Humicole                  | post pionnière, nomade     | 2        | 4        | 5        | 2         |
| *Lophocolea heterophylla       | -                     | 39%                   | Saprolignicole humicole   | pionnière                  | 2        | 3        | 4        | 3         |
| Hypnum cupressiforme           | -                     | 33%                   | Corticole epilithique     | climacique                 | 3        | -        | 4        | 4         |
| Isothecium myosuroides         | -                     | 28%                   | Cortico-humicole          | climacique                 | 2        | 4        | 6        | 4         |
| Brachythecium rutabulum        | -                     | 28%                   | Humo-corticole            | nomade, climacique         | 3        | -        | 5        | -         |
| Thuidium tamariscinum          | -                     | 22%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 2        | 4        | 6        | 4         |
| *Pellia epiphylla              | -                     | 11%                   | Terricole                 | post pionnière             | -        | 4        | 8        | 3         |
| *Calypogeia muelleriana        | -                     | 6%                    | Terrico-humicole          | post pionnière             | 3        | 3        | 5        | 3         |
| *Calypogeia arguta             | -                     | 6%                    | Terricole                 | pionnière                  | 2        | 6        | 6        | 4         |
| Fissidens taxifolius           | -                     | 6%                    | Terrico-humicole          | post pionnière             | 3        | 4        | 6        | 5         |
| Fissidens viridulus            | -                     | 6%                    | Terricole                 | pionnière                  | 4        | 5        | 6        | 6         |
| Plagiothecium nemorale         | -                     | 6%                    | Humicole                  | climacique                 | 2        | 3        | 6        | 4         |
| Dicranum majus                 | -                     | 6%                    | Humicole stricte          | climacique                 | 3        | 3        | 6        | 3         |
| Leucobryum juniperoideum       | -                     | 6%                    | Humicole saprolignicole   | climacique                 | 4        | 4        | 6        | 2         |
| *Lepidozia reptans             | -                     | 6%                    | Humicole saprolignicole   | nomade                     | 2        | 3        | 5        | 2         |
| Rhytidiadelphus loreus         | -                     | 6%                    | Humicole                  | climacique                 | 2        | 3        | 6        | 3         |
| *Metzgeria fruticulosa         | -                     | 6%                    | Corticole epilithique     | post pionnière, nomade     | 3        | 3        | 4        | 6         |
| *Microlejeuna ulicina          | -                     | 6%                    | Corticole                 | pionnière à post pionnière | 3        | 5        | 5        | 3         |
| <b>bryophytes sur souches</b>  |                       |                       |                           |                            |          |          |          |           |
| Brachythecium rutabulum        | 6%                    | 83%                   | Humo-corticole            | nomade, climacique         | 3        | -        | 5        | -         |
| Isothecium myosuroides         | 28%                   | 67%                   | Cortico-humicole          | climacique                 | 2        | 4        | 6        | 4         |
| Hypnum cupressiforme           | 22%                   | 56%                   | Corticole epilithique     | climacique                 | 3        | -        | 4        | 4         |
| Dicranum scoparium             | 6%                    | 50%                   | Humicole                  | climacique                 | 3        | -        | 4        | 4         |
| *Lophocolea bidentata          | 6%                    | 33%                   | Humicole                  | nomade                     | 4        | 3        | 6        | 4         |
| Thuidium tamariscinum          | 6%                    | 11%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 2        | 4        | 6        | 4         |
| Eurhynchium striatum           | 6%                    | 11%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 3        | 6        | 5        | 6         |
| Dicranella heteromalla         | 6%                    | 6%                    | Humicole à humo-corticole | post pionnière             | 3        | 4        | 4        | 2         |
| Kindbergia praelonga           | -                     | 83%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 4        | 4        | 6        | 4         |
| Mnium hornum                   | -                     | 78%                   | Humicole                  | nomade                     | 3        | 3        | 6        | 3         |
| Plagiothecium succulentum      | -                     | 44%                   | Humicole                  | climacique                 | 3        | 2        | 6        | 2         |
| *Lophocolea heterophylla       | -                     | 44%                   | Saprolignicole humicole   | pionnière                  | 2        | 3        | 4        | 3         |
| Polytrichastrum formosum       | -                     | 22%                   | Humicole                  | nomade, climacique         | 2        | 2        | 6        | 2         |
| Atrichum undulatum             | -                     | 17%                   | Terricole                 | pionnière, post pionnière  | 4        | -        | 5        | 4         |
| Dicranum montanum              | -                     | 17%                   | Cortico-humicole          | nomade                     | 4        | 3        | 5        | 2         |
| Hypnum jutlandicum             | -                     | 6%                    | Humicole                  | nomade                     | 4        | 3        | 2        | 2         |
| Pseudotaxiphyllum elegans      | -                     | 6%                    | Humicole                  | post pionnière, nomade     | 2        | 4        | 5        | 2         |
| Plagiomnium undulatum          | -                     | 6%                    | Humicole                  | climacique                 | 2        | 3        | 6        | 1         |
| *Lepidozia reptans             | -                     | 6%                    | Humicole saprolignicole   | nomade                     | 2        | 3        | 5        | 2         |
| Plagiothecium nemorale         | -                     | 6%                    | Humicole                  | climacique                 | 2        | 3        | 6        | 4         |
| <b>bryophytes sur branches</b> |                       |                       |                           |                            |          |          |          |           |
| Brachythecium rutabulum        | 11%                   | 61%                   | Humo-corticole            | nomade, climacique         | 3        | -        | 5        | -         |
| Hypnum cupressiforme           | 22%                   | 50%                   | Corticole epilithique     | climacique                 | 3        | -        | 4        | 4         |
| *Lophocolea bidentata          | 28%                   | 28%                   | Humicole                  | nomade                     | 4        | 3        | 6        | 4         |
| Mnium hornum                   | 6%                    | 17%                   | Humicole                  | nomade                     | 3        | 3        | 6        | 3         |
| Isothecium myosuroides         | 11%                   | 11%                   | Cortico-humicole          | climacique                 | 2        | 4        | 6        | 4         |
| Eurhynchium striatum           | 6%                    | -                     | Terrico-humicole          | climacique                 | 3        | 6        | 5        | 6         |
| Kindbergia praelonga           | -                     | 56%                   | Terrico-humicole          | climacique                 | 4        | 4        | 6        | 4         |
| *Lophocolea heterophylla       | -                     | 33%                   | Saprolignicole humicole   | pionnière                  | 2        | 3        | 4        | 3         |
| Mnium hornum                   | -                     | 17%                   | Humicole                  | nomade                     | 3        | 3        | 6        | 3         |
| Dicranum scoparium             | -                     | 11%                   | Humicole                  | climacique                 | 3        | -        | 4        | 4         |

|                                        |     |     |                           |                            |   |   |   |   |
|----------------------------------------|-----|-----|---------------------------|----------------------------|---|---|---|---|
| Atrichum undulatum                     | -   | 11% | Terricole                 | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4 |
| Plagiothecium denticulatum             | -   | 6%  | Humicole                  | nomade, climacique         | 3 | - | 4 | 4 |
| Plagiothecium succulentum              | -   | 6%  | Humicole                  | climacique                 | 3 | 2 | 6 | 2 |
| *Calypogeia fissia                     | -   | 6%  | Terricole                 | post pionnière             | 2 | 4 | 5 | 3 |
| Amblystegium serpens                   | -   | 6%  | Humo terricole            | nomade                     | 3 | - | 5 | 6 |
| Pseudoscleropodium purum               | -   | 6%  | Humicole                  | nomade                     | 4 | 4 | 4 | 4 |
| Polytrichastrum formosum               | -   | 6%  | Humicole                  | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2 |
| Hypnum cupressiforme var. lacunosum    | -   | 6%  | Humicole                  | nomade                     | 6 | 4 | 2 | 6 |
| *Microlejeunea ulicina                 | -   | 6%  | Corticole                 | pionnière à post pionnière | 3 | 5 | 5 | 3 |
| Pleuroidium acuminatum                 | -   | 6%  | Terricole                 | pionnière                  | 4 | 5 | 5 | 4 |
| <b>bryophyte sur rochers humifères</b> |     |     |                           |                            |   |   |   |   |
| Mnium hornum                           | 11% | 33% | Humicole                  | nomade                     | 3 | 3 | 6 | 3 |
| Hypnum cupressiforme                   | 17% | 28% | Corticole epilithique     | climacique                 | 3 | - | 4 | 4 |
| Isothecium myosuroides                 | 6%  | 17% | Cortico-humicole          | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4 |
| *Lophocolea bidentata                  | 11% | 11% | Humicole                  | nomade                     | 4 | 3 | 6 | 4 |
| Dicranella heteromalla                 | 6%  | 11% | Humicole à humo-corticole | post pionnière             | 3 | 4 | 4 | 2 |
| Polytrichastrum formosum               | 6%  | 11% | Humicole                  | nomade, climacique         | 2 | 2 | 6 | 2 |
| Dicranum scoparium                     | 17% | 6%  | Humicole                  | climacique                 | 3 | - | 4 | 4 |
| Eurhynchium striatum                   | 6%  | 6%  | Terrico-humicole          | climacique                 | 3 | 6 | 5 | 6 |
| Thuidium tamariscinum                  | 6%  | -   | Terrico-humicole          | climacique                 | 2 | 4 | 6 | 4 |
| Kindbergia praelonga                   | -   | 17% | Terrico-humicole          | climacique                 | 4 | 4 | 6 | 4 |
| *Lophocolea heterophylla               | -   | 11% | Saprolognicole humicole   | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3 |
| Plagiothecium succulentum              | -   | 11% | Humicole                  | climacique                 | 3 | 2 | 6 | 2 |
| Pseudotaxiphyllum elegans              | -   | 6%  | Humicole                  | post pionnière, nomade     | 2 | 4 | 5 | 2 |
| Isothecium alopecuroides               | -   | 6%  | Cortico-humicole          | climacique                 | 3 | 4 | 5 | 6 |

#### Nouvelles espèces

\*Marchantiophytes (hépatique)

Tableau 4 : Tableau synoptique Efd



## **Annexe 1 : Carte du plan d'échantillonnage**

**Annexe 2 : Tableau des coefficients  
d'ELLENBERG, modifié**

### **Annexe 3 : Tableau diagonalisé de L'IFt**

## **Annexe 4 : Tableau diagonalisé de $L'IF_v$**

## **Annexe 5 : Tableau diagonalisé de $L'EFh$**

## **Annexe 6 : Tableau diagonalisé de $L'EF_d$**

## **Annexe 6 : Liste des espèces de L'*Ilici-Fagetum***

**Annexe 7 : Liste des espèces de L'*Endymio-  
Fagetum***



## **Annexe 1 : Carte du plan d'échantillonnage**







**Annexe 2 : Tableau des coefficients  
d'ELLENBERG, modifié**

| Type de station                           | Dierssen                                 | Terme employé        | Indices Ellenberg | Indices utilisés |
|-------------------------------------------|------------------------------------------|----------------------|-------------------|------------------|
| Station obscure                           | H sciaphyte                              | Lucifuge             | 1-2               | <b>1</b>         |
| Station bien ombragée                     | C sciaphyte                              | Sciaphyte strict     | 3-4               | <b>2</b>         |
| Station semi ombragée                     | M photophyte                             | Sciaphyte préfèrent  | 5                 | <b>3</b>         |
| Station semi éclairée                     | C photophyte                             | Hemi-sciaphyte       | 6-7               | <b>4</b>         |
| Station variable mais au maximum ombragée | Photophyte indifférent à large amplitude | Photophyte préfèrent | 8                 | <b>5</b>         |
| Station de pleine lumière                 | H photophyte                             | Photophyte strict    | 9                 | <b>6</b>         |

| Type de station                     | Dierssen         | Terme employé         | Indices Ellenberg | Indices utilisés |
|-------------------------------------|------------------|-----------------------|-------------------|------------------|
| Station glaciale Station froide     | M cryophyte      | cryophyte strict      | 1                 | <b>1</b>         |
| Station très fraîche                |                  | cryophyte préfèrent   | 2                 | <b>2</b>         |
|                                     |                  | cryophyte oligotherme | 3                 | <b>3</b>         |
| Station tempérée                    | Méso thermophyte | cryophyte mésotherme  | 4                 | <b>4</b>         |
|                                     |                  | mésotherme            | 5                 | <b>5</b>         |
| Station tiède                       | M thermophyte    | méso-thermocline      | 6                 | <b>6</b>         |
| Station chaude                      | H thermophyte    | thermocline           | 7                 | <b>7</b>         |
|                                     |                  | thermophyte préfèrent | 8                 | <b>8</b>         |
|                                     |                  | thermophyte strict    | 9                 | <b>9</b>         |
| station à large amplitude thermique | sténotherme      | sténotherme           |                   | <b>T0</b>        |

| Type de station         | Dierssen     | Terme employé          | Indices Ellenberg | Indices utilisés |
|-------------------------|--------------|------------------------|-------------------|------------------|
| Très sèche              | H xérophyte  | xérophyte strict       | 1                 | <b>1</b>         |
|                         |              | xérophyte préfèrent    | 2                 | <b>2</b>         |
|                         |              | xérocline              | 3                 | <b>3</b>         |
| Moyennement sèche       | C xérophyte  | méso-xérocline         | 4                 | <b>4</b>         |
| Modérément humide       | mésophyte    | mésophyte              | 5                 | <b>5</b>         |
| nettement humide        | C hygrophyte | méso-hygrophile        | 6                 | <b>6</b>         |
| Très humide             | H hygrophyte | hygrophyte préfèrent   | 7                 | <b>7</b>         |
| hyper humide            | E hygrophyte | hygrophyte strict      | 8                 | <b>8</b>         |
| Temporairement submergé | amphiphyte   | hydrophyte à aquatique | 9                 | <b>9</b>         |

|               |            |            |  |    |
|---------------|------------|------------|--|----|
| Eau courante  | rhéophyte  | rhéophyte  |  | 9A |
| Eau stagnante | limnophyte | limnophyte |  | 9B |

| Fourchette ionique | Dierssen       | Terme employé        | Indices Ellenberg | Indices utilisés |
|--------------------|----------------|----------------------|-------------------|------------------|
| pH < 3,3           | E acidophile   | hyper acidiphile     | 1                 | <b>1</b>         |
| pH : 3,4-4,0       | H acidophile   | acidiphile stricte   | 2                 | <b>2</b>         |
| pH : 4,1-4,8       | C acidophile   | acidiphile préfèrent | 3                 | <b>3</b>         |
| pH : 4,9-5,6       | M acidophile   | acidicline           | 4-5               | <b>4</b>         |
| pH : 5,7-7,0       | subneutrophile | neutrocline          | 6-7               | <b>5</b>         |
| pH > 7,0           | basiphile      | basiphile            | 8-9               | <b>6</b>         |

| Type de support                                                                                      | qualificatif                      | symbole   |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------|
| Sol à fraction minérale dominante mais à granulométrie fine (limon, argile) horizon organique absent | Terricole                         | <b>T</b>  |
| Sol +/- riche en humus, fraction minérale dominante à secondaire                                     | Terrico-humicole à humo-terricole | <b>TH</b> |
| Humus brut à fraction minérale rare ou absente                                                       | Humicole                          | <b>H</b>  |
| Rocher à couverture humifère mince                                                                   | Humo-épilithique                  | <b>HE</b> |
| Rocher à couverture humifère importante                                                              | Humicole                          | <b>H</b>  |
| Sur tronc et branche d'arbre vivant                                                                  | Corticole                         | <b>C</b>  |
| Sur base de tronc plus rarement sur branche avec accumulation organique                              | Cortico-humicole à humo-corticole | <b>CH</b> |
| Bois mort au sol généralement à décomposition avancée à bonne réserve en eau                         | Saprolignicole                    | <b>Sp</b> |

### **Annexe 3 : Tableau diagonalisé de L'IFt**



[illegible]

## **Annexe 4 : Tableau diagonalisé de $L'IF_v$**



### III

[illegible]

| Substrat                             |  |  |  |  |  | Stade dynamique            |  |  |  | LTHpH |  |  |  | Espèces                   |  |  |  |
|--------------------------------------|--|--|--|--|--|----------------------------|--|--|--|-------|--|--|--|---------------------------|--|--|--|
| Humicole à humo-corticole            |  |  |  |  |  | post pionnière             |  |  |  | 34442 |  |  |  | Dicranella heteromalla    |  |  |  |
| Terricole                            |  |  |  |  |  | pionnière                  |  |  |  | 2363  |  |  |  | Pogonatum aloides         |  |  |  |
| Terricole                            |  |  |  |  |  | pionnière, post pionnière  |  |  |  | 4-54  |  |  |  | Atrichum undulatum        |  |  |  |
| Terricole                            |  |  |  |  |  | pionnière                  |  |  |  | 4566  |  |  |  | Fissidens viridus         |  |  |  |
| Terricole epilithique humo corticole |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 3-56  |  |  |  | Bryum capillare           |  |  |  |
| Humicole stricte                     |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 3363  |  |  |  | Dicranum majus            |  |  |  |
| Saproligénique                       |  |  |  |  |  | pionnière                  |  |  |  | 3454  |  |  |  | Herzogiella seligeri      |  |  |  |
| Epilithique corticole                |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 2463  |  |  |  | Hypnum andoi              |  |  |  |
| Humicole saproligénique              |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 4462  |  |  |  | Leucobryum juniperoidesum |  |  |  |
| Cortico-humicole                     |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 4352  |  |  |  | Dicranum scoparium        |  |  |  |
| Corticole epilithique                |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 3-44  |  |  |  | Hypnum cupressiforme      |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 3363  |  |  |  | Mnium hornum              |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade, climacique         |  |  |  | 2262  |  |  |  | Polytrichastrum formosum  |  |  |  |
| Terrico-humicole                     |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 2464  |  |  |  | Thuidium tamariscinum     |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 4444  |  |  |  | Pseudoscleropodium purum  |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 4322  |  |  |  | Hypnum jutlandicum        |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 4364  |  |  |  | Lophocolea bidentata      |  |  |  |
| Humicole saproligénique              |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 2352  |  |  |  | Lepidozia reptans         |  |  |  |
| Cortico-humicole                     |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 2464  |  |  |  | Isoetes myosuroides       |  |  |  |
| Cortico-humicole                     |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 4352  |  |  |  | Dicranum montanum         |  |  |  |
| Terrico-humicole                     |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 4464  |  |  |  | Kindbergia praelonga      |  |  |  |
| Saproligénique humicole              |  |  |  |  |  | pionnière                  |  |  |  | 2343  |  |  |  | Lophocolea heterophylla   |  |  |  |
| Humo-corticole                       |  |  |  |  |  | nomade, climacique         |  |  |  | 3-5-  |  |  |  | Brachythecium rutabulum   |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | post pionnière, nomade     |  |  |  | 2452  |  |  |  | Pseudotaxiphyllum elegans |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 3371  |  |  |  | Leucobryum glaucum        |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 4342  |  |  |  | Pleurozium schreberi      |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 4344  |  |  |  | Hylocomium splendens      |  |  |  |
| Terrico humicole, humo corticole     |  |  |  |  |  | post pionnière             |  |  |  | 3346  |  |  |  | Brachythecium velutinum   |  |  |  |
| Corticole                            |  |  |  |  |  | pionnière à post pionnière |  |  |  | 3553  |  |  |  | Microlejeunea ulicina     |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 3242  |  |  |  | Plagiothecium curvifolium |  |  |  |
| Humicole                             |  |  |  |  |  | climacique                 |  |  |  | 2364  |  |  |  | Plagiothecium nemorale    |  |  |  |
| Terricole                            |  |  |  |  |  | pionnière                  |  |  |  | 2664  |  |  |  | Calypogeia arguta         |  |  |  |
| Corticole                            |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 2354  |  |  |  | Uloa bruchii              |  |  |  |
| Corticole                            |  |  |  |  |  | nomade                     |  |  |  | 2363  |  |  |  | Uloa crispata             |  |  |  |
| Corticole                            |  |  |  |  |  | post pionnière             |  |  |  | 5344  |  |  |  | Frullania dilatata        |  |  |  |

| Relevés Bryologique Jacques Bardat 1976 |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|-----------------------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|-------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|-------------------------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| bryophytes sur branches                 |  |  |  |  |  |  |  |  |  | bryophytes au sol |  |  |  |  |  |  |  |  |  | bryophytes sur souches |  |  |  |  |  |  |  |  |  | bryophytes sur branches |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| i                                       |  |  |  |  |  |  |  |  |  | 13                |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                        |  |  |  |  |  |  |  |  |  |                         |  |  |  |  |  |  |  |  |  |

## **Annexe 6 : Tableau diagonalisé de $L'EFd$**

| EFFd                                              |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
|---------------------------------------------------|-------------------------|---|---|---|----|------------------------|----|----|----|----|----|----|----|
| Relevés Bryologique Antoine Becker Scarpitia 2012 |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| N° relevé JB                                      |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| N° nouv P                                         |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| N° point tbl                                      |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| N° ancien P                                       |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Stade                                             |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| N° feuille                                        |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Habitat                                           |                         |   |   |   |    |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Substrat                                          | Stade dynamique         | L | T | H | pH | Especies               |    |    |    |    |    |    |    |
| Terricole                                         | plomière, post plomier  | 4 | - | 5 | 4  | bryophytes au sol      |    |    |    |    |    |    |    |
| Humo-corticole                                    | nomade, climacique      | 3 | - | 5 | -  | bryophytes sur souches |    |    |    |    |    |    |    |
| Terricole                                         | post plomière           | 2 | 4 | 5 | 3  | +2                     | +3 | +2 | +1 | +2 | 12 | 12 | +2 |
| Humicole à humo-corticole                         | post plomière           | 3 | 4 | 4 | 2  | +4                     |    | +2 |    | i  | +3 | 11 | +1 |
| Humicole stricte                                  | climacique              | 3 | 3 | 6 | 3  | 14                     | +2 | +2 |    |    | 14 | 13 | +2 |
| Terrico-humicole                                  | post plomière           | 3 | 6 | 5 | 6  | +2                     |    |    |    |    |    | 33 | +2 |
| Humicole saptrolignicole                          | nomade                  | 2 | 3 | 5 | 2  | 14                     |    |    |    |    |    | 13 |    |
| Humicole saptrolignicole                          | climacique              | 4 | 4 | 6 | 2  |                        |    |    |    |    |    | +2 |    |
| Terricole                                         | post plomière           | - | 4 | 8 | 3  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Terricole                                         | plomière                | 2 | 6 | 6 | 4  | +1                     |    |    |    | i  | +4 |    |    |
| Corticole epilithique                             | post plomière, nomade   | 3 | 3 | 4 | 6  |                        |    |    |    | i  |    |    |    |
| Corticole                                         | plomière à post plomier | 3 | 5 | 5 | 3  |                        |    |    |    | i  |    |    |    |
| Terricole                                         | plomière                | 4 | 5 | 6 | 6  |                        |    |    |    | 13 |    |    |    |
| Terrico-humicole                                  | post plomière           | 3 | 3 | 5 | 3  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | nomade, climacique      | 2 | 2 | 6 | 2  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Terrico-humicole                                  | climacique              | 4 | 4 | 6 | 4  | 13                     | +2 | +1 | +2 | +2 | 23 | 23 |    |
| Saptrolignicole humicole                          | plomière                | 2 | 3 | 4 | 3  | 13                     | +2 | +1 | +2 | 14 |    |    |    |
| Humicole                                          | nomade                  | 3 | 3 | 6 | 3  | 33                     | 15 | 24 | 13 | +3 | +1 | +1 |    |
| Humicole                                          | climacique              | 3 | 2 | 6 | 2  | +3                     | +2 | +2 | +3 |    |    |    |    |
| Corticole epilithique                             | climacique              | 2 | 4 | 6 | 4  | 24                     |    |    |    |    |    |    |    |
| Cortico-humicole                                  | nomade                  | 4 | 3 | 6 | 4  | +3                     | +1 |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | post plomière, nomade   | 2 | 4 | 5 | 2  | 12                     | +3 |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | climacique              | 2 | 3 | 6 | 3  | +2                     |    |    |    |    |    |    |    |
| Terrico-humicole                                  | climacique              | 2 | 4 | 6 | 4  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | climacique              | 2 | 3 | 6 | 4  | 14                     |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | climacique              | 3 | - | 4 | 4  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | climacique              | 3 | 3 | 7 | 1  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | climacique              | 2 | 3 | 6 | 1  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | nomade                  | 4 | 3 | 2 | 2  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Cortico-humicole                                  | nomade                  | 4 | 3 | 5 | 2  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humo terricole                                    | plomière                | 3 | - | 5 | 6  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | nomade                  | 4 | 4 | 4 | 4  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | nomade, climacique      | 3 | - | 4 | 4  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | climacique              | 3 | 2 | 6 | 2  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Humicole                                          | nomade                  | 6 | 4 | 2 | 6  |                        |    |    |    |    |    |    |    |
| Cortico-humicole                                  | climacique              | 3 | 4 | 5 | 6  |                        |    |    |    |    |    |    |    |

[illegible]

[illegible]



## **Annexe 5 : Tableau diagonalisé de $L'EFh$**



| EFh                                              |                            |             |   |              |    |             |     |            |       |
|--------------------------------------------------|----------------------------|-------------|---|--------------|----|-------------|-----|------------|-------|
| Relevés Bryologique Antoine Becker Scarpita 2012 |                            |             |   |              |    |             |     |            |       |
| N° relevé JB                                     |                            | N° relevé P |   | N° point tbi |    | N° ancien P |     | Stade      |       |
| N° feuille                                       |                            | N° feuille  |   | N° feuille   |    | N° feuille  |     | N° feuille |       |
| Habitat                                          |                            | Habitat     |   | Habitat      |    | Habitat     |     | Habitat    |       |
| Especies                                         |                            | Especies    |   | Especies     |    | Especies    |     | Especies   |       |
| Substrat                                         | Stade dynamique            | L           | T | H            | pH | L           | T   | H          | pH    |
| Humicole                                         | nomade, climacique         | 2           | 2 | 6            | 2  | 15          | 171 | 112        | 11ter |
| Humicole                                         | nomade                     | 3           | 3 | 6            | 3  | 456         | 486 | 456        | 226   |
| Terricole                                        | piomnière, post pionnière  | 4           | - | 5            | 4  | 2           | 24  | 7          | 13    |
| Cortico-humicole                                 | climacique                 | 2           | 4 | 6            | 4  | 223         | 118 | 223        | 134   |
| Corticole epilithique                            | climacique                 | 3           | - | 4            | 4  | D           | D   | D          | D     |
| Humicole                                         | climacique                 | 3           | - | 4            | 4  | D           | D   | D          | D     |
| Humicole                                         | climacique                 | 3           | - | 4            | 4  | 48          | 20  | 48         | 65    |
| Terrico-humicole                                 | climacique                 | 3           | 2 | 6            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole à humo-corticole                        | post pionnière             | 4           | 4 | 6            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | nomade                     | 2           | 3 | 4            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Saprolignicole humicole                          | piomnière                  | 2           | 3 | 4            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humo-corticole                                   | nomade, climacique         | 3           | - | 5            | -  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Cortico-humicole                                 | nomade                     | 4           | 3 | 6            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terrico-humicole                                 | climacique                 | 2           | 4 | 6            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | climacique                 | 3           | 3 | 7            | 1  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terrico-humicole                                 | post pionnière             | 3           | 3 | 5            | 3  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terrico-humicole                                 | climacique                 | 3           | 6 | 5            | 6  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole saprolignicole                          | climacique                 | 4           | 4 | 6            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terricole                                        | post pionnière             | 2           | 4 | 5            | 3  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | piomnière                  | 2           | 6 | 6            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terrico-humicole                                 | post pionnière, nomade     | 2           | 4 | 5            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | post pionnière             | 2           | - | 4            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terrico-humicole                                 | post pionnière             | 3           | 4 | 6            | 5  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole saprolignicole                          | nomade                     | 2           | 3 | 5            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | nomade                     | 4           | 3 | 2            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Corticole à Cortico-humicole                     | post pionnière             | 5           | 3 | 4            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | piomnière                  | 4           | 6 | 5            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Saprolignicole                                   | post pionnière             | 2           | 3 | 6            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Corticole                                        | post pionnière             | 2           | 6 | 5            | 2  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terrico humicole, humo corticole                 | post pionnière, nomade     | 5           | 4 | 4            | 6  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Terricole epilithique humo corticole             | nomade                     | 3           | - | 5            | 6  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Corticole                                        | nomade                     | 2           | 3 | 5            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Corticole                                        | nomade                     | 2           | 3 | 6            | 3  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Corticole                                        | piomnière à post pionnière | 3           | 5 | 5            | 3  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Corticole                                        | post pionnière, nomade     | 4           | 4 | 4            | 4  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Humicole                                         | climacique                 | 2           | 3 | 6            | 3  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |
| Cortico-humicole                                 | climacique                 | 3           | 4 | 5            | 6  | EFh         | EFh | EFh        | EFh   |



[illegible][illegible]

## **Annexe 6 : Liste des espèces de L'*Ilici-Fagetum***

**Liste d'espèces pour IF 1976**

Brachythecium rutabulum  
Brachythecium velutinum  
Dicranella heteromalla  
Dicranum scoparium  
Hylocomium splendens  
Hypnum cupressiforme  
Isothecium myosuroides  
Leucobryum glaucum  
Mnium hornum  
Pleurozium schreberi  
Polytrichastrum formosum  
Pseudoscleropodium purum  
Rhytidiadelphus loreus  
Thuidium tamariscinum  
\*Lepidozia reptans  
\*Lophocolea bidentata

**Liste d'espèces pour IF 2012**

Atrichum undulatum  
Brachythecium rutabulum  
Bryum capillare  
Dicranella heteromalla  
Dicranoweisia cirrata  
Dicranum majus  
Dicranum montanum  
Dicranum scoparium  
Fissidens viridulus  
Herzogiella seligeri  
Hypnum andoi  
Hypnum cupressiforme  
Hypnum cupressiforme var. lacunosum  
Hypnum jutlandicum  
Isothecium myosuroides  
Kindbergia praelonga  
Leucobryum glaucum  
Leucobryum juniperoideum  
Mnium hornum  
Orthotrichum affine  
Plagiothecium curvifolium  
Plagiothecium nemorale  
Plagiothecium succulentum  
Pogonatum aloides  
Polytrichastrum formosum  
Pseudoscleropodium purum  
Pseudotaxiphyllum elegans  
Thuidium tamariscinum  
Ulota bruchii  
Ulota crispa  
\*Calypogeia arguta  
\*Calypogeia fissa  
\*Diplophyllum albicans  
\*Frullania dilatata  
\*Lepidozia reptans  
\*Lophocolea bidentata  
\*Lophocolea heterophylla  
\*Metzgeria furcata  
\*Microlejeunea ulicina

*\*Marchantiophytes (=Hépatiques)*

**Annexe 7 : Liste des espèces de L'*Endymio-  
Fagetum***

**Liste des espèces pour EF en 1976**

Atrichum undulatum  
Brachythecium rutabulum  
Brachythecium velutinum  
Dicranella heteromalla  
Dicranum scoparium  
Eurhynchium swartzii  
Eurhynchium striatum  
Hypnum cupressiforme  
Isothecium myosuroides  
Leucobryum glaucum  
Mnium hornum  
Polytrichastrum formosum  
Rhytidiadelphus loreus  
Thuidium tamariscinum  
\*Lepidozia reptans  
\*Lophocolea bidentata

\**Marchantiophytes* (=hépatiques)

**Liste des espèces pour espèces EF en 2012**

Amblystegium serpens  
Atrichum undulatum  
Brachythecium rutabulum  
Bryum capillare  
Dicranella heteromalla  
Dicranoweisia cirrata  
Dicranum majus  
Dicranum montanum  
Dicranum scoparium  
Eurhynchium striatum  
Fissidens taxifolius  
Fissidens viridulus  
Hypnum cupressiforme var. lacunosum  
Hypnum jutlandicum  
Hypnum lacunosum  
Isothecium alopecuroides  
Isothecium myosuroides  
Kindbergia praelonga  
Leucobryum glaucum  
Leucobryum juniperoideum  
Mnium hornum  
Orthodontium lineare  
Orthotrichum cf. affine  
Orthotrichum lyellii  
Plagiomnium undulatum  
Plagiothecium denticulatum  
Plagiothecium nemorale  
Plagiothecium succulentum  
Pleuridium acuminatum  
Polytrichastrum formosum  
Pseudoscleropodium purum  
Pseudotaxiphyllum elegans  
Rhytidiadelphus loreus  
Rhizomnium punctatum  
Thuidium tamariscinum  
Ulota bruchii  
Ulota crispa  
\*Calypogeia arguta  
\*Calypogeia fissa  
\*Calypogeia muelleriana  
\*Diplophyllum albicans  
\*Frullania dilatata  
\*Lepidozia reptans  
\*Lophocolea bidentata  
\*Lophocolea heterophylla  
\*Metzgeria fruticulosa  
\*Microlejeunea ulicina  
\*Pellia epiphylla





# Etude diachronique de l'évolution de la composition des cortèges bryologiques de deux habitats en Forêt Domaniale de Brotonne (Haute-Normandie, France)



**Antoine BECKER SCARPITTA**

Spécialité : Ecologie Biodiversité et Evolution

Université Paris-Sud 11

**5 Juin 2012**

sous la direction de **Jacques BARDAT**

UMR 7205 MNHN - CNRS : Origine, Suivi et Evolution de la Biodiversité

# Sommaire

## **I. Introduction**

- Situation géographique
- Objectifs de l'étude

## **II. Méthodologies d'étude**

- Protocole
- Traitement des données

## **III. Résultats**

## **IV. Discussion**

## **V. Conclusion**



# Introduction

- Dans les recherches botaniques la bryoflore est peu étudiée
- La végétation est un bon indicateur des conditions écologiques

# Introduction

- Dans les recherches botaniques la bryoflore est peu étudiée
- La végétation est un bon indicateur des conditions écologiques
- Contexte de changements et perturbations



# Introduction

- Dans les recherches botaniques la bryoflore est peu étudiée
  - La végétation est un bon indicateur des conditions écologiques
  - Contexte de changements et perturbations
  - Suivi sur un pas de temps de plusieurs décennies
- appréhender les réponses des écosystèmes forestiers

## Introduction

- Dans les recherches botaniques la bryoflore est peu étudiée
- La végétation est un bon indicateur des conditions écologiques
- Contexte de changements et perturbations
- Suivi sur un pas de temps de plusieurs décennies  
→ appréhender les réponses des écosystèmes forestiers
- La forêt Domaniale de Brotonne étudiée en 1976 par Jacques Bardat

## Situation géographique

### Forêt Domaniale de Brotonne (Seine-Maritime, Haute-Normandie)

- ✓ Domaine atlantique
- ✓ Climat océanique
- ✓ 6700 ha



## Données disponibles

Etude de J. Bardat en 1976 sur la végétation de Brotonne

- phanérogames
- bryophytes

## Syntaxons étudiés

**La Hêtraie-Chênaie à jacinthe (*Endymio non scriptae-Fagetum sylvaticae*) EF**

Sous associations :

- à fougères (*EF dryopteridetosum*)
- à houlque molle (*EF holcetosum*)

mésotrophes





## Syntaxons étudiés

**La Hêtraie-Chênaie à jacinthe (*Endymio non scriptae-Fagetum sylvaticae*) EF**

Sous associations :

- à fougères (*EF dryopteridetosum*)
- à houlque molle (*EF holcetosum*)



mésotrophes

**La Chênaie-Hêtraie acidiphile à Houx (*Ilici aquifolii-Fagetum sylvaticae*) IF**

Sous associations :

- à myrtille (*IF vaccinetosum*)
- typique (*IF typicum*)

oligotrophes



## Objectifs

**Comparer la composition bryologique des 4 syntaxons  
entre 1976 et 2012**

**→ Proposer des interprétations à ces changements**

## Protocole

- Sélectionner des parcelles ayant conservées un état boisé
- 56 placettes (14 par sous associations)
- Relocaliser le plan d'échantillonnage de 1976

# Protocole

- Sélectionner des parcelles ayant conservées un état boisé
- 56 placettes (14 par sous associations)
- Relocaliser le plan d'échantillonnage de 1976
- Ré-inventorier la bryoflore sur 4 compartiments (avec prélèvement systématique)
  - Les souches
  - Le bois mort au sol (branches)
  - Le sol
  - Les pierres





# Protocole

- Sélectionner des parcelles ayant conservées un état boisé
- 56 placettes (14 par sous associations)
- Relocaliser le plan d'échantillonnage de 1976
- Ré-inventorier la bryoflore sur 4 compartiments (avec prélèvement systématique)
  - Les souches
  - Le bois mort au sol (branches)
  - Le sol
  - Les pierres
- Utilisation des coefficients
  - d'abondance-dominance
  - sociabilité (agrégation)



## Traitement des données



### qualitatif

présence / absence

### quantitatif

Fréquences d'occurrences

Fréquences pondérées relatives

## Traitement des données

### qualitatif

présence / absence

### quantitatif

Fréquences d'occurrences

Fréquences pondérées relatives

### Interprétation par l'autécologie des espèces

- **4 indices d'Ellenberg (L, T, H,  $pH$ , modifié par Bardat)**
- **Stades dynamiques**
- **Substrats optimaux**







Tableaux synoptiques

Sol

| bryophytes sur sol        | Frequences 1976 | Frequences 2012 | Substrat                  | Stade dynamique           | L | T | H | pH |
|---------------------------|-----------------|-----------------|---------------------------|---------------------------|---|---|---|----|
| Polytrichastrum formosum  | 71%             | 100%            | Humicole                  | nomade, climaxique        | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Hypnum cupressiforme      | 57%             | 57%             | Corticole epilithique     | climaxique                | 3 | - | 4 | 4  |
| Platnum hornum            | 43%             | 57%             | Humicole                  | nomade                    | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranum scoparium        | 71%             | 43%             | Humicole                  | climaxique                | 3 | - | 4 | 4  |
| Thuidium tamariscinum     | 14%             | 43%             | Terrico-humicole          | climaxique                | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Leucobryum glaucum        | 43%             | 29%             | Humicole                  | climaxique                | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Pseudocleptodictum purum  | 14%             | 29%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 4 | 4 | 4  |
| Rhyidiadelphus loreus     | 14%             | -               | Humicole                  | climaxique                | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranella heteromalla    | -               | 71%             | Humicole à humo-corticole | post pionnière            | 3 | 4 | 4 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla  | -               | 43%             | Saprohénicole humicole    | pionnière                 | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Atrichum undulatum        | -               | 29%             | Terricole                 | pionnière, post pionnière | 4 | - | 5 | 4  |
| Brachythecium rutabulum   | -               | 29%             | Humo-corticole            | nomade, climaxique        | 3 | - | 5 | -  |
| *Lophocolea bidentata     | -               | 14%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Dicranum montanum         | -               | 14%             | Cortico-humicole          | nomade                    | 4 | 3 | 5 | 2  |
| Leucobryum juniperoidesum | -               | 14%             | Humicole saprohénicole    | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 2  |
| *L. apidoza reptans       | -               | 14%             | Humicole saprohénicole    | nomade                    | 2 | 3 | 5 | 2  |
| Diplophyllum albicans     | -               | 14%             | Terrico-humicole          | post pionnière            | 2 | - | 4 | 2  |
| *Calypogeia fisca         | -               | 14%             | Terricole                 | post pionnière            | 2 | 4 | 5 | 3  |
| Hypnum jutlandicum        | -               | 14%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 3 | 2 | 2  |
| Kindbergia praelonga      | -               | 14%             | Terrico-humicole          | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 4  |

Souches

|                                     |     |     |                           |                           |   |   |   |   |
|-------------------------------------|-----|-----|---------------------------|---------------------------|---|---|---|---|
| bryophytes sur souches              |     |     |                           |                           |   |   |   |   |
| Dicranum scoparium                  | 43% | 71% | Humicole                  | climaxique                | 3 | - | 4 | 4 |
| Hypnum cupressiforme                | 86% | 57% | Corticole epilithique     | climaxique                | 3 | - | 4 | 4 |
| Isoetesium myosuroides              | 71% | 57% | Cortico-humicole          | climaxique                | 2 | 4 | 6 | 4 |
| *Lophocolea bidentata               | 43% | 57% | Humicole                  | nomade                    | 4 | 3 | 6 | 4 |
| Brachythecium rutabulum             | 29% | 57% | Humo-corticole            | nomade, climaxique        | 3 | - | 5 | - |
| Platnum hornum                      | 14% | 57% | Humicole                  | nomade                    | 3 | 3 | 6 | 3 |
| Polytrichastrum formosum            | 14% | 57% | Humicole                  | nomade, climaxique        | 2 | 2 | 6 | 2 |
| Thuidium tamariscinum               | 14% | 14% | Terrico-humicole          | climaxique                | 2 | 4 | 6 | 4 |
| Kindbergia praelonga                | -   | 71% | Terrico-humicole          | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 4 |
| *Lophocolea heterophylla            | -   | 43% | Saprohénicole humicole    | pionnière                 | 2 | 3 | 4 | 3 |
| Dicranella heteromalla              | -   | 29% | Humicole à humo-corticole | post pionnière            | 3 | 4 | 4 | 2 |
| Dicranum montanum                   | -   | 29% | Cortico-humicole          | nomade                    | 4 | 3 | 5 | 2 |
| Plagiobacium succulentum            | -   | 29% | Humicole                  | climaxique                | 3 | 2 | 6 | 2 |
| *L. apidoza reptans                 | -   | 14% | Humicole saprohénicole    | nomade                    | 2 | 3 | 5 | 2 |
| Leucobryum juniperoidesum           | -   | 14% | Humicole saprohénicole    | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 2 |
| Hypnum cupressiforme var. lacunosum | -   | 14% | Humicole                  | nomade                    | 6 | 4 | 2 | 6 |
| Pseudotaxiphyllum elegans           | -   | 14% | Humicole                  | post pionnière, nomade    | 2 | 4 | 5 | 2 |
| Plagiobacium nemorale               | -   | 14% | Humicole                  | climaxique                | 2 | 3 | 6 | 4 |
| Atrichum undulatum                  | -   | 14% | Terricole                 | pionnière, post pionnière | 4 | - | 5 | 4 |

|                          |     |     |                              |                            |   |   |   |   |
|--------------------------|-----|-----|------------------------------|----------------------------|---|---|---|---|
| bryophytes sur branches  |     |     |                              |                            |   |   |   |   |
| Hypnum cupressiforme     | 29% | 43% | Corticole epilithique        | climaxique                 | 3 | - | 4 | 4 |
| Dicranum scoparium       | 14% | 14% | Humicole                     | climaxique                 | 3 | - | 4 | 4 |
| Ulaia crispata           | -   | 29% | Corticole                    | nomade                     | 2 | 3 | 6 | 3 |
| Orthotrichum affine      | -   | 14% | Corticole                    | post pionnière, nomade     | 5 | 4 | 4 | 6 |
| Dicranoweisia cincta     | -   | 14% | Corticole à Cortico-humicole | pionnière                  | 4 | 6 | 5 | 4 |
| Kindbergia praelonga     | -   | 14% | Terrico-humicole             | climaxique                 | 4 | 4 | 6 | 4 |
| Brachythecium rutabulum  | -   | 14% | Humo-corticole               | nomade, climaxique         | 3 | - | 5 | - |
| Atrichum undulatum       | -   | 14% | Terricole                    | pionnière, post pionnière  | 4 | - | 5 | 4 |
| Polytrichastrum formosum | -   | 14% | Humicole                     | nomade, climaxique         | 2 | 2 | 6 | 2 |
| *Metzgeria furcata       | -   | 14% | Corticole epilithique        | post pionnière, nomade     | 3 | 3 | 4 | 6 |
| *Microlejeunea ulicina   | -   | 14% | Corticole                    | pionnière à post pionnière | 3 | 5 | 5 | 3 |
| *Lophocolea heterophylla | -   | 14% | Saprohénicole humicole       | pionnière                  | 2 | 3 | 4 | 3 |

Branches

Tableaux synoptiques

| bryophytes sur sol        | Fréquences 1976 | Fréquences 2012 | Substrat                  | Stade dynamique           | L | T | H | nH |
|---------------------------|-----------------|-----------------|---------------------------|---------------------------|---|---|---|----|
| Polytrichastrum formosum  | 71%             | 100%            | Humicole                  | nomade, climaxique        | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Hypnum cupressiforme      | 57%             | 57%             | Corticole épithique       | climaxique                | 3 | - | 4 | 4  |
| Mnium hornum              | 43%             | 57%             | Humicole                  | nomade                    | 3 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranum scoparium        | 71%             | 43%             | Humicole                  | climaxique                | 3 | - | 4 | 4  |
| Thuidium tamariscinum     | 14%             | 43%             | Terreco-humicole          | climaxique                | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Leucobryum glaucum        | 43%             | 29%             | Humicole                  | climaxique                | 3 | 3 | 7 | 1  |
| Pseudoscleropodium purum  | 14%             | 29%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 4 | 4 | 4  |
| Rhytidadelphus loreus     | 14%             | -               | Humicole                  | climaxique                | 2 | 3 | 6 | 3  |
| Dicranella heteromalla    | -               | 71%             | Humicole à humo-corticole | poor pionnière            | 3 | 4 | 4 | 2  |
| *Lophocolea heterophylla  | -               | 43%             | Saprobienicole humicole   | pionnière                 | 2 | 3 | 4 | 3  |
| Brachythecium rutabulum   | -               | 29%             | Terreicole                | pionnière, poor pionnière | 4 | - | 5 | 4  |
| *Lophocolea bidentata     | -               | 14%             | Humo-corticole            | nomade, climaxique        | 3 | - | 5 | -  |
| Dicranum montanum         | -               | 14%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Leucobryum juniperoidesum | -               | 14%             | Cortic-humicole           | nomade                    | 4 | 3 | 5 | 2  |
| *Lepidozia reptans        | -               | 14%             | Humicole saprobienicole   | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 2  |
| Diplophyllum albicans     | -               | 14%             | Humicole saprobienicole   | nomade                    | 2 | 3 | 5 | 2  |
| *Calypogeia fisca         | -               | 14%             | Terreco-humicole          | poor pionnière            | 2 | - | 4 | 2  |
| Hypnum jutlandicum        | -               | 14%             | Terreicole                | poor pionnière            | 2 | 4 | 5 | 3  |
| Kindbergia praelongata    | -               | 14%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 3 | 2 | 2  |
| bryophytes sur rochers    | -               | 14%             | Terreco-humicole          | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 4  |
| Dicranum scoparium        | 43%             | 71%             | Humicole                  | climaxique                | 3 | - | 4 | 4  |
| Hypnum cupressiforme      | 86%             | 57%             | Corticole épithique       | climaxique                | 3 | - | 4 | 4  |
| Isoetesium myosuroides    | 71%             | 57%             | Cortic-humicole           | climaxique                | 2 | 4 | 6 | 4  |
| *Lophocolea bidentata     | 43%             | 57%             | Humicole                  | nomade                    | 4 | 3 | 6 | 4  |
| Brachythecium rutabulum   | 29%             | 57%             | Humo-corticole            | nomade, climaxique        | 3 | - | 5 | -  |
| Mnium hornum              | 14%             | 57%             | Humicole                  | nomade                    | 3 | 6 | 3 | 3  |
| Polytrichastrum formosum  | 14%             | 57%             | Humicole                  | nomade, climaxique        | 2 | 2 | 6 | 2  |
| Thuidium tamariscinum     | 14%             | 57%             | Terreco-humicole          | climaxique                | 2 | 4 | 6 | 4  |
| Pseudoscleropodium purum  | -               | 71%             | Terreco-humicole          | climaxique                | 4 | 4 | 6 | 4  |

| bryophytes sur sol       | Fréquences 1976 | Fréquences 2012 |
|--------------------------|-----------------|-----------------|
| Polytrichastrum formosum | 71%             | 100%            |
| Hypnum cupressiforme     | 57%             | 57%             |
| Mnium hornum             | 43%             | 57%             |
| Dicranum scoparium       | 71%             | 43%             |
| Thuidium tamariscinum    | 14%             | 43%             |
| Leucobryum glaucum       | 43%             | 29%             |
| Pseudoscleropodium purum | 14%             | 29%             |
| Rhytidadelphus loreus    | 14%             | -               |
| Dicranella heteromalla   | -               | 71%             |
| *Lophocolea heterophylla | -               | 43%             |

Résultats qualitatifs

1976

EF



16 espèces

Endymio-Fagetum

14 mousses

2 hépatiques

29 relevés

2012

48 espèces

37 mousses

11 hépatiques

IF



16 espèces

Ilici-Fagetum

14 mousses

2 hépatiques

17 relevés

39 espèces

30 mousses

9 hépatiques



## Résultats quantitatifs

### Exemple avec EFD

#### *Endymio-Fagetum dryopteridetosum*

- ✓ 18 relevés effectués
- ✓ de 8 à 28 espèces
- ✓ 1 disparition
- ✓ 21 apparitions



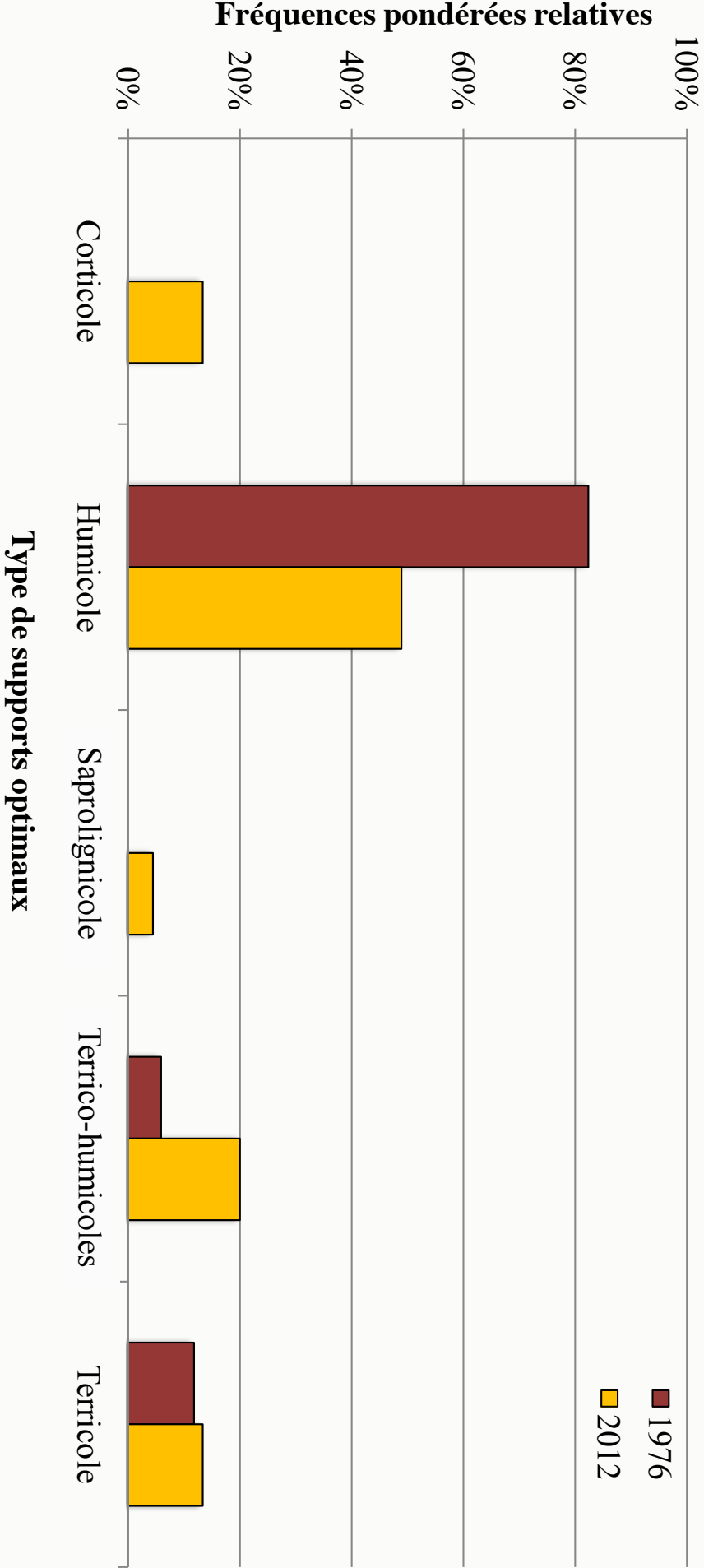
Compartiment sol

Exemple avec EFD

*Endymio-Fagetum dryopteridetosum*



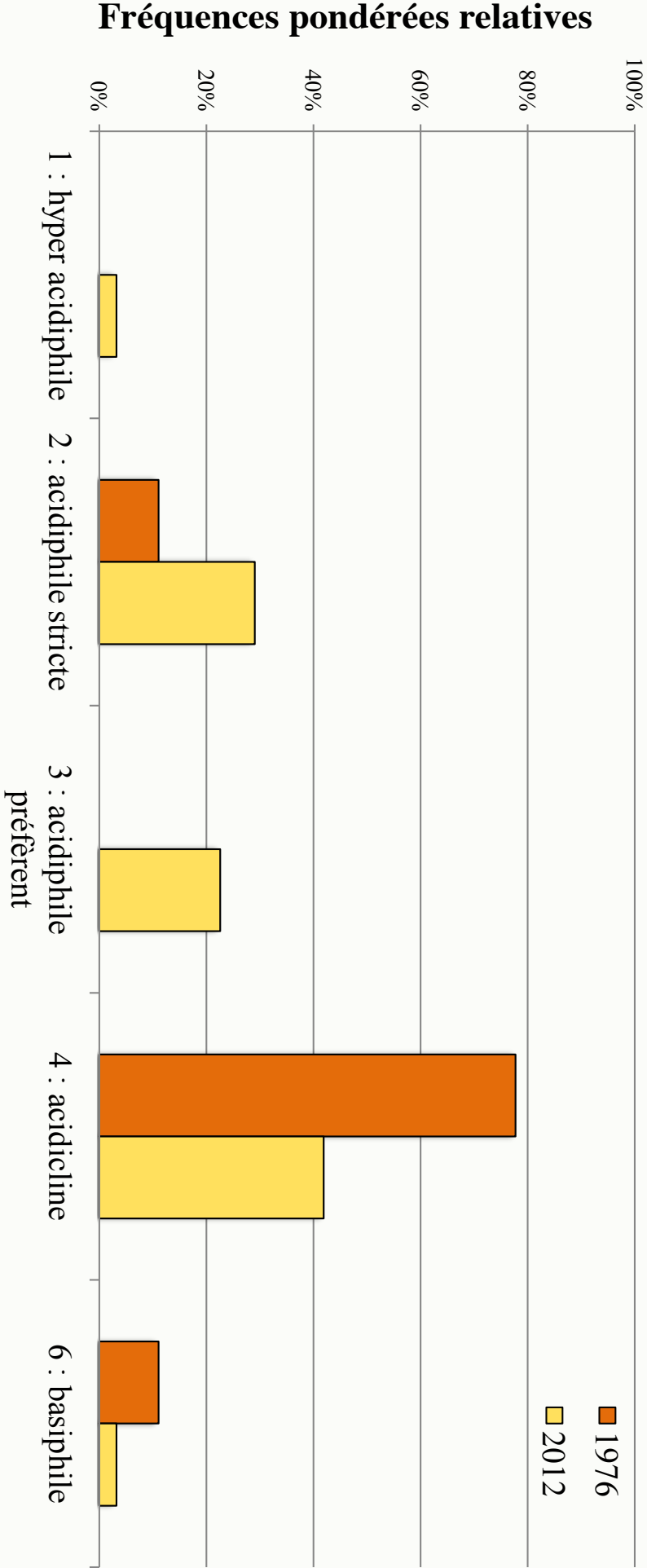
EFD, bryophytes au sol, supports optimaux



Compartiment souche

Exemple avec EFD

*Endymio-Fagetum dryopteridetosum*



Niveau de pH croissant



## Interprétation

### -Perturbations des sols

→ orniérage, décapage, assiette de chablis



### - Rajeunissement dans la dynamique de maturation (souche, sol)

### - Acidification (sol, souche)

### - Evolution du paysage forestier :



## Interprétation

### -Perturbations des sols

→ orniérage, décapage, assiette de chablis



### - Rajeunissement dans la dynamique de maturation (souche, sol)

### - Acidification (sol, souche)

### - Evolution du paysage forestier :

**IFv - EFFd**

lumière et température



humidité



→ Fermeture des peuplements

**IFt - EFFh**

lumière et température



humidité



→ Ouverture des peuplements

## Conclusion

### **Au travers de deux approches (qualitative / quantitative)**

- Enrichissement des cortèges, apparition d'espèces
- Une combinaison de facteurs intervenant dans l'évolution :
  - allogènes et auto-gènes

## Perspectives

- Etude basée sur d'autres critères (chorologique, traits d'histoire de vie)
- Traitements statistiques (comparaison de moyenne)
- Relevés supplémentaires d'autres associations
- Placettes permanentes (suivi à long terme)



**Merci de votre attention...**



A. Becker Scarpita, bryophytes au sol, FD Brotonne, 2012