

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 98 (2019)

Artikel: Les lichens et bryophytes de la Grande Cariçaie
Autor: Vust, Mathias / Hinden, Hélène / Vittoz, Pascal
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-846637>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 05.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Les lichens et bryophytes de la Grande Cariçaie

Mathias VUST^{1,*}, Hélène HINDEN², Pascal VITTOZ³, Laurent BURGISSER² & Christian CLERC⁴

VUST M., HINDEN H., VITTOZ P., BURGISSER L. & CLERC C., 2019. Les lichens et bryophytes de la Grande Cariçaie. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 98: 53-75.

Résumé

Pour la première fois, des inventaires de lichens et de bryophytes ont été menés dans la Grande Cariçaie. 24 relevés d'un hectare ont été réalisés sur cette vaste surface de marais et de forêts alluviales, suivant les types de végétation ; soit deux relevés pour chacun des six types de forêts et 12 relevés complémentaires pour les trois types de marais et les structures rocheuses particulières, telles que blocs erratiques, affleurements de molasse, tufières ou ouvrages de béton. Au total, cette étude signale dans la Grande Cariçaie près de 154 espèces de lichens et 131 espèces de bryophytes, dont 20 hépatiques et 111 mousses au sens strict. Comme apport floristique, elle mentionne pour la première fois 36 espèces de lichens dans le canton de Fribourg et 10 dans le canton de Vaud. Enfin, elle attire l'attention sur 11 lichens et 9 bryophytes considérés comme menacés selon les Listes rouges nationales. La diversité des lichens et bryophytes est décrite selon les habitats et les substrats. Une bryophyte néophyte *Campylopus introflexus* a été trouvée une fois. Dans les forêts, les relevés de lichens se structurent statistiquement mieux, avec une différence plus marquée de composition lichénique entre peuplements. La lumière et l'azote structurent les communautés de lichens, ainsi que l'humidité et le pH. Ces facteurs n'ont visiblement pas ou peu d'influence sur les communautés de bryophytes.

Mots-clés: marais d'importance nationale, biodiversité, néophyte, *Campylopus introflexus*, canton de Fribourg, canton de Vaud, Suisse.

VUST M., HINDEN H., VITTOZ P., BURGISSER L. & CLERC C., 2019. The lichens and bryophytes of the Grande Cariçaie. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 98: 53-75.

Abstract

For the first time, inventories of lichens and bryophytes were conducted in the Grande Cariçaie. 24 surveys of one hectare were carried out on this vast surface of marshes and alluvial forests, according to the types of vegetation ; two surveys for each of the six forest types and 12 additional surveys for the three types of marshes and specific rock structures, such as erratic blocks, molasse outcrops, tufières or concrete structures. In total, this study reports in the Cariçaie nearly 154 species of lichens and 131 species of bryophytes, including 20 liverworts and 111 mosses s.str. As a floristic contribution, it mentions for the first time 36 species of lichens in the canton of Fribourg and 10 in the canton of Vaud. Finally, it draws attention to 11 lichens and 9 bryophytes

¹ Route de Cossonay 9, CH-1303 Penthaz

² Route Alphonse Ferrand 41, CH-1233 Sézenove GE, h.hinden@blueemail.ch

³ Université de Lausanne, Faculté des géosciences et de l'environnement, IDYST, Bâtiment Géopolis, CH-1015 Lausanne, pascal.vittoz@unil.ch

⁴ Association de la Grande Cariçaie, Chemin de la Cariçaie 3, CH-1400 Cheseaux-Noréaz, c.clerc@grande-cariçaie.ch

* Correspondance : lichens.vust@rossolis.ch

considered to be endangered according to the national red lists. The diversity of lichens and bryophytes is described according to habitats and substrates. An neophyte species of bryophyte, *Campylopus introflexus*, was found once. In forests, lichen surveys are statistically better structured than bryophytes, as lichens show a greater difference in composition between stands. Light and nitrogen structure communities of lichens, as well as moisture and pH. These factors obviously have little or no influence on bryophyte communities.

Key-words: marshes of national importance, biodiversity, neophyte, *Campylopus introflexus*, canton of Fribourg, canton of Vaud, Switzerland.

INTRODUCTION

Les zones marécageuses de la rive sud du lac de Neuchâtel, communément reconnues sous le nom de « Grande Cariçaie », forment le plus vaste écosystème riverain de Suisse. Ces zones de hauts-fonds lacustres ont émergé et se sont progressivement végétalisées suite à l'abaissement des eaux des trois lacs subjurassiens (lacs de Neuchâtel, Biemme et Morat) résultant des travaux de régulation de la première correction des eaux du Jura, communément appelés 1^{re} CEJ, réalisés entre 1862 et 1893 (NAST 2006). Leur valeur naturelle, reconnue à l'échelle nationale et internationale, a conduit à leur inscription dans plusieurs inventaires fédéraux de sites naturels d'importance nationale au cours des années 1980. Sept réserves naturelles couvrant environ 2'250 ha, composés de hauts-fonds lacustres, de marais et de forêts alluviales, ont été délimitées et instituées par les Etats de Vaud et Fribourg, propriétaires de l'essentiel des surfaces marécageuses. Ces réserves naturelles ont été instituées :

- pour le canton de Vaud: par la Décision de classement des réserves naturelles de la rive sud du lac de Neuchâtel (communes d'Yverdon-les-Bains, Cheseaux-Noréaz, Yvonand, Vully-les-Lacs et Cudrefin) approuvée le 4 octobre 2001 et le 25 mars 2002 par le Chef du Département de la sécurité et de l'environnement ;
- pour le canton de Fribourg: par le Règlement du 6 mars 2002 accompagnant le plan d'affectation cantonal des réserves naturelles sur la rive sud du lac de Neuchâtel.

Ces réserves naturelles, gérées par l'Association de la Grande Cariçaie depuis 2010, sont soumises aux exigences conservatoires formulées par les ordonnances fédérales promulguées à la suite des inventaires fédéraux des sites naturels d'importance nationale. Ces exigences visent essentiellement la préservation des espèces et des milieux naturels caractéristiques des zones marécageuses. La connaissance des espèces représente donc un des objectifs majeurs de l'Association de la Grande Cariçaie, inscrit dans son plan de gestion pour la période 2012-2023. Cette connaissance repose sur des inventaires qui permettent, relativement aux méthodes d'inventaire appliquées, de révéler la diversité, la distribution ou encore l'importance des populations des espèces qu'abritent les réserves naturelles (MUHLHAUSER 1997, CLERC & FAVRE 2004, entre autres). Ces inventaires mettent aussi en évidence la présence d'espèces inscrites dans les Listes rouges et d'espèces prioritaires à l'échelle nationale, dont la responsabilité de conservation incombe aux gestionnaires du site.

Parmi les groupes d'espèces présents dans les réserves naturelles, les lichens et les bryophytes sont restés, faute de moyens et de compétences, largement méconnus de l'Association de la Grande Cariçaie. La seule publication mentionnant des lichens dans la Grande Cariçaie est le compte rendu des Journées de la biodiversité ayant eu lieu à La Sauge en 2010 (VUST 2010). Des relevés bryologiques ont été réalisés par le WSL (Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage), dans le cadre du projet « Erfolgskontrolle Moorschutz » entre 1998 et 2007, mais aucune publication mentionnant les bryophytes relevées dans la Grande Cariçaie n'existe à notre connaissance. Cette étude pallie donc cette lacune en présentant les résultats des inventaires de ces groupes particuliers réalisés entre 2015 et 2018 et en affirmant quelques principes généraux relatifs à leur conservation.

Le but de cet article est de fournir les premiers résultats floristiques concernant les lichens et bryophytes de la Grande Cariçaie, puis d'énumérer les communautés rencontrées au sein des différents milieux. La discussion analyse la pertinence de la méthode utilisée. Enfin, des perspectives sont esquissées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Inventaires sur le terrain

Afin de réaliser des relevés à la fois reproductibles dans le futur et représentatifs des différents ensembles de végétation en place, des surfaces d'un hectare ont été sélectionnées dans les zones les plus représentatives des différents milieux connus dans la Grande Carîçaie. Deux relevés d'un hectare ont été définis pour chacun des six types de forêts, inventoriés exhaustivement, avec la même méthode pour les bryophytes et les lichens. 12 autres relevés d'un hectare ont été ajoutés pour d'autres milieux et des lieux présentant des éléments particuliers susceptibles d'accueillir des lichens ou des bryophytes, comme des affleurements de molasse, des vasières, des blocs erratiques ou des ouvrages de béton de l'armée (toblerones) (tableau 1), où les espèces complémentaires ont été listées. Au total, 24 relevés d'un hectare sont ainsi répartis sur l'ensemble de la Grande Carîçaie (figure 1).

Pour l'étude des lichens et des bryophytes dans un relevé d'un hectare de forêt, toutes les espèces présentes sur le sol, les troncs, les branches ou toute autre structure sont notées avec une coordonnée précise lors de leur première observation. Seules les espèces nouvelles sont ajoutées ensuite à la liste au fur et à mesure de leur rencontre. Cela permet de se concentrer

Tableau 1. Relevés effectués pour l'étude des bryophytes et des lichens dans la Grande Carîçaie, avec la végétation présente et les coordonnées de l'angle sud-ouest de la surface carrée d'un hectare (100 x 100 m).

Code	Type de végétation, structures particulières	X	Y
P01	Aulnaie noire	542150	182300
P02	Aulnaie noire	551950	187000
P03	Frênaie	557800	192400
P04	Frênaie	567100	199950
P05	Hêtraie	542100	182150
P06	Hêtraie	565550	198550
P07	Peupleraie	548600	183950
P08	Peupleraie	562200	195500
P09	Pinède	557950	192400
P10	Pinède	565200	198500
P11	Saulaie	542250	182650
P12	Saulaie	552050	187550
P13	Route, chemin, forêt alluviale, marais à résurgence sulfureuse	541000	181800
P14	Forêt de pente, forêt alluviale, tuffière	541500	182000
P15	Magnocaricion	549700	185100
P16	Etang, vasière	551800	187150
P17	Chemin, voie CFF, place sur molasse affleurante, forêt de pente, forêt alluviale	552100	187400
P18	Chemin, vallon, grotte dans molasse, forêt de pente, forêt alluviale	556200	190450
P19	Chemin, bâtiments, plage de sable, forêt alluviale	557700	192250
P20	Vallon, escarpement de molasse, forêt de pente, forêt alluviale	559900	193800
P21	Roselière	560750	194650
P22	Chemin, blocs erratiques, arbres couchés, souches	562000	195450
P23	Prairie à choin ou à molinie	562400	196100
P24	Chemin, ouvrage en béton, forêt alluviale	566750	199850

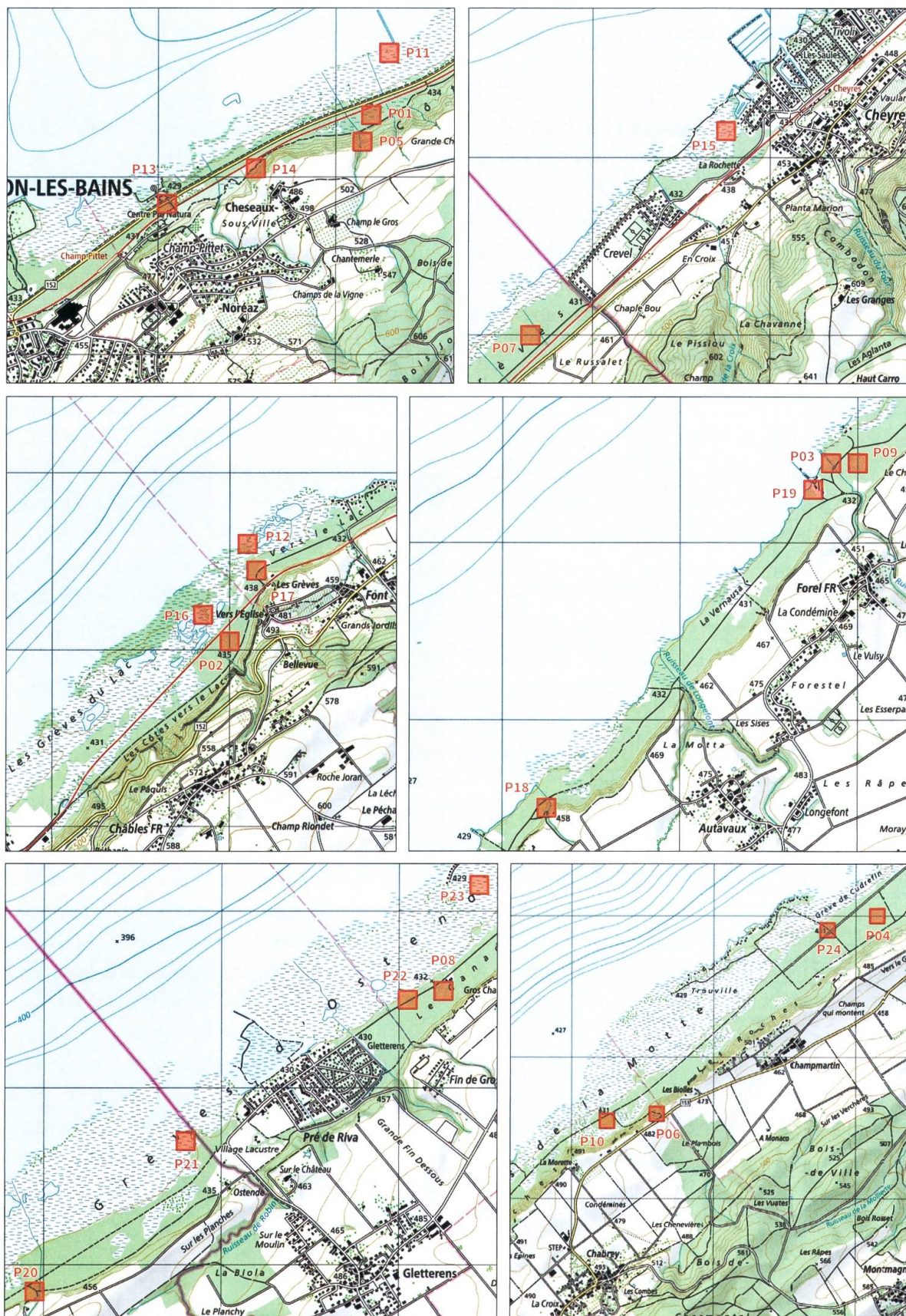


Figure 1. Localisation des 24 relevés d'un hectare effectués pour l'étude des lichens et des bryophytes dans la Grande Carrière. Pour les coordonnées exactes, voir le tableau 1. Reproduit avec l'autorisation de swisstopo (BA19096).

sur les espèces fréquentes et caractéristiques du milieu en début d'inventaire, puis de chercher ensuite activement les espèces présentes sur les substrats plus rares, tels les vieux arbres, le bois mort, les affleurements ou les blocs de rocher.

Concernant les lichens, après les douze relevés d'un hectare consacrés aux forêts, des recherches complémentaires ont porté sur les blocs erratiques et les structures anthropogènes présents dans les autres surfaces d'un hectare (tableau 1), mais aucun relevé n'a été effectué dans les marais au sens strict, les lichens étant absents par manque de substrat durable à l'abri des inondations et de la compétition des plantes à fleurs. Des relevés ponctuels ont également été effectués, notamment dans les zones influencées par l'homme, dans le but de compléter les relevés d'un hectare. Par respect pour les blocs erratiques, aucun échantillon n'y a été prélevé; ce qui induit quelques déterminations limitées au genre, faute de pouvoir accéder aux caractères microscopiques.

Pour ce qui est des bryophytes, quatre relevés n'ont pu être inventoriés faute de temps (P06, P07, P20 et P21). Les autres relevés d'un hectare ont fait l'objet d'inventaires suivant la même méthode que pour les forêts, tout en prêtant une attention particulière aux milieux spécifiques, tels que les affleurements de molasse, les falaises de molasses et petites tufières, les blocs erratiques, les murs et autres substrats saxicoles, les gouilles temporaires marneuses, le bois mort ou encore le marais.

La détermination des espèces a été réalisée principalement avec la référence sur les lichens d'Allemagne (WIRTH *et al.* 2013) et la nomenclature suit CLERC & TRUONG (2012). L'utilisation de chromatographie sur couche mince a été nécessaire pour la détermination des *Lepraria*, suivant les indications de CULBERSON & AMMAN (1979) et CULBERSON & JOHNSON (1982). La nomenclature des bryophytes suit SWISSBRYOPHYTES (2019) et les plantes à fleurs le *Flora helvetica* (LAUBER *et al.* 2018). Les statuts de menace se réfèrent à la Liste rouge de SCHNYDER *et al.* (2004) pour les bryophytes et à celle de SCHEIDEGGER & CLERC (2002) pour les lichens.

Analyses des données

Les analyses statistiques n'ont porté que sur les relevés forestiers exhaustifs effectués sur des surfaces de 1 ha, les autres données étant trop peu homogènes. Afin de mettre en évidence une éventuelle structure dans la composition des communautés lichéniques et bryophytiques, les relevés ont été groupés en fonction de leur composition. Le coefficient de communauté de Jaccard (JACCARD 1901) a été calculé entre chaque paire de relevés et une classification hiérarchique a été construite sur la base de cette matrice de ressemblance à l'aide de la méthode de Ward (BORCARD *et al.* 2011). Compte tenu des petits jeux de données, trois groupes se sont imposés pour les lichens et les bryophytes. Les espèces différentielles des groupes ont été recherchées en calculant la valeur indicatrice de chaque espèce pour chaque groupe et en calculant la significativité pour le groupe dans lequel chaque espèce a sa plus haute valeur indicatrice (DUFRÊNE & LEGENDRE 1997; BORCARD *et al.* 2011). Étant donné le faible nombre de relevés, une significativité de $p < 0,1$ a été retenue pour considérer l'espèce comme potentiellement différentielle.

Afin de mettre en évidence les facteurs écologiques structurant les communautés lichénologiques et bryophytiques, les valeurs indicatrices des espèces ont été extraites de WIRTH (2010) pour les lichens et de HILL *et al.* (2017) pour les bryophytes. Ces valeurs s'échelonnent entre 1 et 9 et caractérisent les préférences écologiques de chaque espèce le long de gradients écologiques comme la température, la lumière, les nutriments ou le pH du substrat. Les moyennes des valeurs indicatrices ont été calculées pour chaque relevé sur la base des espèces observées dans le relevé.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX

Lichens

154 espèces de lichens ont été répertoriées dans la Grande Cariçaie, pour un total de 520 données (une donnée étant égale à la mention d'une espèce à un endroit et une date précis). Les relevés d'un hectare se composent de 10 à 39 espèces (annexe 1) et 84 espèces en tout, soit près de la moitié de la totalité des espèces, le restant des espèces ayant été trouvé dans les relevés complémentaires. Neuf espèces n'ont été observées qu'à La Sauge (VUST 2010). Du point de vue des substrats, 107 espèces ont été relevées sur les écorces (corticoles), 17 sur le bois mort (lignicoles), 45 sur les rochers (saxicoles), dont 27 sur substrat calcaire (y compris 3 espèces sur les mousses des rochers), 17 sur substrat siliceux (blocs erratiques) et 7 sur la molasse (figure 2 et annexe 2). Aucune espèce purement terricole n'a été trouvée, les habitats favorables étant inexistant. Tous les taxons sont indigènes, aucun lichen considéré comme néophyte ou envahissant n'ayant été trouvé dans la Grande Cariçaie. Ces 154 espèces représentent le 9 % des 1795 espèces validées en Suisse (CLERC & TRUONG 2012). Il est pour l'instant difficile de mettre en perspective ces résultats, peu d'études comparables étant publiées. Toutefois d'autres inventaires locaux, effectués à l'ouest du Plateau, ont permis de relever 151 espèces dans le Jorat (VUST & MERMILLIOD 2018) et 97 espèces au Bois de Chênes (VUST & MERMILLIOD 2019).

Ce travail présente un intérêt floristique pour les cantons de Vaud et Fribourg qui se partagent le territoire de la Grande Cariçaie. 102 espèces de lichens ont été signalées sur le canton de Fribourg, dont 39 uniquement dans ce canton; étonnamment, exactement 102 espèces ont également été signalées sur le territoire du canton de Vaud, dont 50 uniquement dans ce canton.

Nombre d'espèces

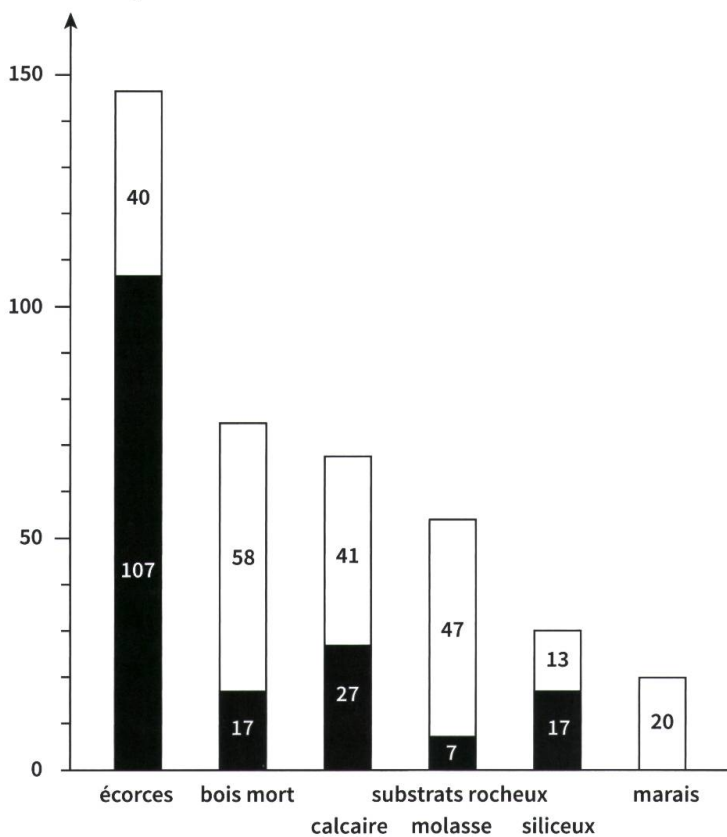


Figure 2. Diversité (nombre d'espèces) de lichens et de bryophytes sur les substrats rencontrés dans la Grande Cariçaie. En noir, le nombre d'espèces de lichens; en blanc, celui des bryophytes.

65 espèces sont présentes dans les deux cantons. 36 espèces sont signalées pour la première fois dans le canton de Fribourg (annexe 2), ce qui est considérable. 24 d'entre elles sont saxicoles, dont des espèces très courantes. Dix espèces sont signalées pour la première fois dans le canton de Vaud (annexe 2), par rapport à CLERC & TRUONG (2012), mais deux d'entre elles ont été mentionnées depuis. Ces dix espèces sont les suivantes: *Acrocordia salweyi*, *Arthonia byssacea*, *Caloplaca chrysodeta*, *C. flavocitrina*, *C. oasis*, *Candelariella efflorescens* aggr. (signalée au Bois de Chênes par VUST & MERMILLIOD 2019), *Lecania sylvestris*, *Lecidella albida*, *Leptogium pulvinatum* et *Ochrolechia turneri* (signalée dans le Jorat par VUST & MERMILLIOD 2018).

Quelques espèces menacées ont été découvertes (annexe 2). Deux corticoles sont considérées comme en danger (EN) au niveau suisse, selon la Liste rouge (SCHEIDEGGER & CLERC 2002) et de priorité 3 (OFEV 2019). Il s'agit d'*Arthonia dispersa*, qui est protégée par le règlement cantonal vaudois de protection de la flore (RPF), et de *Chaenotheca chlorella* (figure 3c). Huit espèces corticoles sont considérées comme vulnérables (VU) au niveau suisse, selon la Liste rouge (SCHEIDEGGER & CLERC 2002) et de priorité 4 selon l'OFEV (2011): *Anaptychia ciliaris** (figure 3a), *Arthonia byssacea*, *Bacidia incompta*, *Gyalecta truncigena**, *Mycobilimbia carneoalbida** (figure 3b), *Mycobilimbia pilularis**, *Parmotrema perlatum**, *Piccolia ochrophora**, dont six sont protégées par le règlement cantonal vaudois de protection de la flore (espèces marquées avec un *; mais *Piccolia ochrophora* a été observée uniquement sur le territoire du canton de Fribourg). 19 espèces corticoles sont considérées comme potentiellement menacées (NT) au niveau suisse, selon la Liste rouge (SCHEIDEGGER & CLERC 2002), et sont menacées pour le Plateau, trois sont en danger d'extinction (EN), onze sont vulnérables (VU) et cinq sont potentiellement menacées (NT). Enfin, dix espèces sont considérées comme non menacées (LC) au niveau suisse, mais en danger (EN) ou vulnérable (VU) pour le Plateau. Au total, ce sont 35 espèces qui ont un statut de menacé (EN ou VU) au niveau suisse ou pour le Plateau.

Plusieurs espèces menacées sont liées à des conditions climatiques chaudes et humides, comme *Arthonia dispersa*, *Hypotrachyna revoluta* et *Parmotrema perlatum*, conditions qui caractérisent la Grande Cariçaie et qui ne concernent que des régions limitées en Suisse. Six espèces sont liées aux vieux arbres (SCHEIDEGGER & STOFER 2009), *Arthonia byssacea*, *Bacidia incompta*, *Chaenotheca chlorella*, *Gyalecta truncigena*, *Mycobilimbia carneoalbida* et *M. pilularis*; vieux arbres dont on sait qu'ils se sont fortement raréfiés suite à l'intensification de l'exploitation forestière. Cinq espèces de *Chaenotheca* ont été trouvées et toutes croissent dans les écorces crevassées des arbres matures ou sénescents. Dans la Grande Cariçaie, les vieux arbres sont particulièrement favorables aux lichens en raison de l'humidité atmosphérique élevée. *Arthonia byssacea* est ainsi en limite méridionale, ne trouvant plus l'humidité suffisante plus au sud. *Piccolia ochrophora* est une espèce discrète, se rencontrant principalement sur l'écorce spongieuse du sureau noir (*Sambucus nigra*). Ce substrat particulier et relativement rare accueillait aussi *Bacidia phacodes*, *Caloplaca cerinella*, *C. cerinelloides*, *C. pyracea*, *Lecania cyrtella*, *Lecanora sambuci*. Toutes ces espèces n'ont été trouvées que sur le sureau noir dans la Grande Cariçaie. *Anaptychia ciliaris* a fortement régressé suite à la pollution acide des années 1980-1990 et signale aujourd'hui des endroits peu pollués, que ce soit vis-à-vis de la pollution industrielle ou agricole. Enfin, il faut rappeler qu'il n'y a pas de mention de lichens saxicoles ou lignicoles menacés, car la seule Liste rouge nationale disponible (SCHEIDEGGER & CLERC 2002) ne porte que sur les épiphytes et les terricoles.



Figure 3. Lichens de la Grande Cariçaiè. Trois espèces menacées a) *Anaptychia ciliaris* (VU) ; b) *Mycobilimbia carneoalbida* (VU) ; c) *Chaenotheca chlorella* (EN). d) *Graphis scripta*, espèce caractéristique du *Graphidion*, alliance des lichens crustacés, pionniers sur écorce lisse, neutro- à basophiles et sciaphiles ; e) *Xanthoria parietina* (en orange), espèce caractéristique du *Xanthorion parietinae*, alliance des lichens foliacés héliophiles et nitrophiles.

Bryophytes

850 données de bryophytes (une donnée étant égale à la mention d'une espèce à un endroit et à une date précis) ont été répertoriées pour un total de 131 espèces, dont 20 hépatiques et 111 mousses au sens strict (annexe 3). Ceci représente 12 % des 1093 espèces de bryophytes répertoriées en Suisse (SCHNYDER *et al.*, 2004). En termes de milieux et de substrats, 76 espèces ont été trouvées sur les substrats saxicoles, dont 41 espèces sur les substrats rocheux calcaires tels que toblerones, blocs des berges, bornes et murs. 47 espèces ont été trouvées sur la molasse dont 38 sur des blocs et dans les falaises, qui comportent également des zones de suintement, et 14 sur la molasse affleurante au sol. Quant aux blocs erratiques siliceux, ils abritent 13 espèces. 20 espèces ont été trouvées sur le sol des marais, 58 espèces dont douze hépatiques sur le bois mort, et 40 espèces sur les arbres (figure 2). Plusieurs espèces apparaissent sur plus d'un substrat. Chacun de ces substrats ou milieux abrite quelques espèces spécifiques parmi les espèces ubiquistes. Neuf espèces menacées (CR, EN, VU) ou quasi menacées (NT) ont été trouvées dans cet inventaire (annexe 4) : *Aloina rigida* (NT) a été trouvée sur une place de molasse affleurant à l'abri d'un bloc calcaire aux côtés de *Pseudocrossidium revolutum* (CR). Cette dernière a également été trouvée sur un mur. *Hyophila involuta* (VU) a été inventoriée sur un bloc partiellement immergé d'une digue. *Zygodon rupestris* (VU) a été trouvée à plusieurs reprises sur des vieux arbres. Les marais abritent notamment les espèces menacées suivantes *Campyliadelphus elodes* (VU), *Drepanocladus lycopodioides* (VU), *Drepanocladus polygamus* (EN), *Scorpidium scorpioides* (VU) (figure 4a), *Hypnum jutlandicum* (VU). D'autres espèces menacées répertoriées par le WSL (Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage) dans la région en 1998 et 2000 n'ont pas été retrouvées lors de cet inventaire : *Warnstorfia fluitans* (NT), *Drepanocladus trifarius* (NT), *Riccia fluitans* (VU), *Hygroamblystegium humile* (VU), *Amblystegium radicale* (VU). Des recherches ciblées de ces espèces n'ont pas été effectuées, les récoltes se sont restreintes aux hectares choisis. La régression des marais en Suisse, principalement par drainage au début du xx^e siècle, et la baisse de leur qualité notamment par eutrophisation expliquent le nombre élevé d'espèces menacées vivant dans la Grande Carîçaie.

RÉSULTATS PAR MILIEU

Les marais

Aucun lichen ne peut y croître en l'absence de substrat persistant, comme un rocher ou un tronc, et compte tenu de la trop forte concurrence des plantes à fleur. Pour les bryophytes, les 66 données relevées dans le marais (prairies à choin et à molinie, roselières et magnocariçaises) ont révélé 21 espèces dont 5 espèces menacées, citées précédemment.

Les roselières à *Phragmites australis* abritent globalement moins de bryophytes que les zones à végétation plus éparse du marais, ceci autant du point de vue du recouvrement que de la diversité. Les inondations fréquentes, avec un niveau d'eau élevé et l'occupation très importante du terrain par la végétation vasculaire prenant tout l'espace et la lumière, ne permettent pas une installation conséquente de bryophytes. Quelques espèces parviennent cependant à s'y installer, principalement sur les zones les plus élevées, comme l'hépatique *Aneura pinguis* (LC) ou les mousses très répandues comme *Calliergonella cuspidata* et *Oxyrrhynchium hians*. Une seule espèce rare, *Campyliadelphus elodes*, a été observée une fois dans une roselière.



Figure 4. Bryophytes de la Grande Carrière. a) *Scridium scorpioides*, liée aux milieux marécageux; b) *Dicranum montanum* sur substrat acide, comme ici le bois mort; c) *Campylopus introflexus*; d) Tronc mort ayant perdu son écorce et de structure molle, représentatif du bois mort favorable aux hépatiques; e) *Scapania nemorea* (aux grandes feuilles à droite) et *Lepidozia reptans* (la petites à gauche) liées aux substrats acides en situation fraîche; f) *Hedwigia ciliata* poussant sur les roches siliceuses; g) *Pseudocrossidium revolutum*, une mousse CR en Suisse.

Les portions inondées plus sporadiquement et avec un niveau d'eau moindre, où la végétation vasculaire n'est pas trop dense, comme les magnocariçaies et les prairies à choin ou à molinie, présentent une densité et une diversité de bryophytes beaucoup plus importantes que les roselières. Parfois, les bryophytes y forment un tapis presque continu. C'est principalement dans ces zones humides plus ouvertes du point de vue de la végétation vasculaire, que l'on trouve les espèces de bryophytes menacées des marais, citées plus haut. La présence de ces milieux ouverts, qui font suite à la roselière en direction de l'atterrissement, est donc primordiale pour la conservation des espèces.

Une espèce néophyte, *Campylopus introflexus* (LC; figure 4c), a également été trouvée, mais une seule fois, dans une prairie à choin. Cette espèce est reconnue envahissante dans plusieurs pays européens. Elle peut en effet potentiellement envahir très rapidement une surface en formant d'épais tapis, parfois au détriment d'autres espèces indigènes. *Campylopus introflexus* apprécie particulièrement les zones ouvertes de terre nue, sèches à humides, pauvres et acides (pH 4-6). Elle s'installe également sur le bois pourrissant ou l'argile (HASSE, 2007). Il est encore difficile de dire si l'espèce pourrait à l'avenir poser un réel problème dans les marais de la Grande Cariçaie. Il serait cependant pertinent de noter sa présence à chaque fois qu'elle est rencontrée, de la retirer et de surveiller la zone. Elle pourrait être favorisée par les interventions avec les machines de chantier créant des milieux ouverts qui lui sont favorables. Par ailleurs, il est à craindre que les machines transportent des fragments de l'espèce d'une zone à une autre.

Les zones de résurgence d'eau sulfureuse inventoriées n'abritent pas de bryophytes particulières, mais principalement *Calliersonella cuspidata* (LC), une espèce très commune, ainsi que *Campylium stellatum* (LC).

Les forêts

Les lichens en forêt

Comme les forêts de la Grande Cariçaie sont jeunes pour la plupart (voir aussi plus loin les hêtraies), elles sont composées d'arbres de petit, voire de très petit diamètre, soit entre 10 et 40 cm de diamètre, quel que soit le type de forêt. Cela signifie qu'il y a surtout des écorces lisses ou peu crevassées à coloniser. Comme il n'y a pas eu d'exploitation, il n'y a pas eu l'éclaircissement habituel visant à favoriser certaines espèces ou certains arbres bien droits et beaucoup de forêts sont dans une situation dynamique, avec une strate haute accompagnée de nombreux arbres en phase de croissance, conduisant à une densité globale élevée. Cela signifie pour les lichens que l'ombre au sol et sur les troncs est très forte. En conséquence, le cortège d'espèces le plus abondant aujourd'hui dans les forêts de la Grande Cariçaie correspond à l'alliance du *Graphidion*, caractérisée par des lichens crustacés, pionniers sur écorces lisses, neutro- à basophiles et sciaphiles (qui apprécient l'ombre; figure 3d), avec des moyennes de l'indice écologique pour la lumière de chaque relevé entre 5,37 et 5,88 (annexe 1).

De nombreuses espèces nitrophiles sont également présentes dans les forêts de la Grande Cariçaie. C'est en fait un des éléments les plus discriminants dans la composition des communautés lichéniques, avec un groupe 2 plus nitrophile (indices écologiques moyens pour les nutriments entre 5,19 et 5,61) que les autres (indices 3,88 – 4,81; annexes 1 et 5). L'apport de nutriments, l'azote en particulier, peut être dû à deux sources. Le haut de la pente jouxte les cultures intensives du Plateau et les lisières sont donc influencées par les émanations liées à l'épandage

de lisier. Le rivage, quant à lui, est fréquenté par d'importantes populations d'oiseaux, dont les fientes constituent un apport azoté qui favorise les lichens nitrophiles sur les branches, les troncs et les rochers. Dans les deux cas, l'effet de lisière vers un milieu ouvert, les cultures ou le lac, procure plus de lumière que dans la forêt, correspondant aussi à des communautés plus héliophiles. On trouve donc sur les deux bordures latérales de la Grande Cariçaie (relevés des hêtraies P05 et P06 et des saulaies P11 et P12, annexe 1) les mêmes groupements de lichens héliophiles et nitrophiles, le *Xanthorion parietinae* sur l'écorce (figure 3e) et le *Caloplacion decipiens* sur les rochers calcaires (voir plus loin). Enfin, les lichens trouvés sur les petites branches tombées au sol laissent penser que le groupement du *Xanthorion parietinae* existe aussi au sommet des arbres, sur les parties bien éclairées des couronnes fréquentées par les oiseaux, alors que les espèces trouvées sur les troncs de ces mêmes forêts du centre du massif sont nitrophobes et sciaphiles (notamment les relevés P04, P07 et P10, qui sont les plus pauvres en espèces et présentent les moyennes d'indices écologiques pour les nutriments les plus basses; annexe 1).

Il existe aussi quelques exceptions au sein de cet ensemble apparemment homogène. Certains arbres, chênes ou hêtres, voire saules blancs, présentent de très gros diamètres et une écorce profondément crevassée. C'est l'habitat favorable pour certains lichens comme les caliciales, colonisant les endroits à l'abri du ruissellement direct de la pluie et formant l'alliance du *Calicion viridis*. Ces espèces n'apparaissant que sur les vieux arbres servent de bioindicateurs pour les anciennes forêts. Dans la Grande Cariçaie, si les caliciales ne signalent pas de telles forêts anciennes, elles n'en sont pas moins déjà présentes (figure 3c) et soulignent la grande importance des gros arbres pour les lichens. Certains arbres présentent un tronc penché avec une face en surplomb, un creux au pied de l'arbre, de profondes fissures de l'écorce ou des dessous de branche à l'abri de la pluie. C'est l'habitat des lichens corticoles abrités de la pluie, neutrophiles et sciaphiles des surplombs, formant l'alliance du *Leprarion incanae*. Dans la Grande Cariçaie, cette alliance est surtout représentée par des lichens pulvérulents du genre *Lepraria*. Pour plus de détails sur les alliances de lichens, voir VAN HALUWYN (2010) et VUST (2015).

Les bryophytes en forêt

Les 258 données relevées sur les arbres révèlent la présence de 40 espèces de bryophytes. Ces relevés purement corticoles concernent les troncs de leur base à 2 m de haut et aux branches d'arbres à hauteur d'homme, et n'incluent donc pas les espèces poussant au sol juste au pied des arbres. Toutes les espèces répertoriées dans cette étude ont le statut LC (préoccupation mineure) dans la Liste rouge (SCHNYDER *et al.* 2004), sauf *Zygodon rupestris* (VU) qui a été trouvée sur un charme (*Carpinus betulus*) et des peupliers (*Populus alba*) assez âgés. *Zygodon rupestris* pousse principalement sur les feuillus à troncs basiques dans les forêts clairsemées, en lisière et sur les arbres isolés. On la trouve le plus souvent sur les vieux arbres (ATHERTON *et al.* 2010).

Le cortège des bryophytes corticoles s'est révélé très homogène dans les différents types de forêts, avec peu d'espèces permettant de discriminer les communautés, et pas de facteur écologique les distinguant nettement (annexe 6). Globalement, les espèces purement corticoles indiquent une teneur en nutriment (azote) moyenne, des conditions de mi-ombre à lumineuses et un milieu allant de bien drainé à modérément humide (HILL *et al.* 2017). L'humidité du sol de certaines forêts ne se répercute pas notablement sur le cortège purement corticole. Il n'y a pas non plus de différences représentatives dans les cortèges d'espèces rencontrés sur les différentes essences d'arbres, à l'exception des troncs de pin et de bouleau, qui, en raison de leur

acidité (BARKMAN 1958), abritent des espèces trouvées sur aucune autre essence d'arbre, telles que *Dicranum montanum* (figure 4b) et *D. scoparium* (annexe 3).

Les relevés effectués dans les saulaies et aulnaies buissonnantes montrent une forte densité des genres *Orthotrichum* et *Ulota*, ce qui les distingue des autres forêts. Cette particularité s'explique probablement par des conditions micro-climatiques spécifiques. Les zones buissonnantes en bordure de forêt ou isolées présentent de multiples petites branches en situation de mi-ombre à relativement lumineuse. Elles sont plus fortement soumises au vent et par conséquent plus exposées à la poussière et à la pollution que le cœur de la forêt. Le vent explique probablement la présence d'espèces indiquant globalement un milieu assez sec. La plupart de ces espèces ont également été trouvées, mais plus sporadiquement, dans les autres types de forêts et sont certainement mieux représentées dans leur canopée. Notons que la diversité en bryophytes dans une forêt est souvent favorisée par la présence d'une strate arbustive (KIRÁLY *et al.* 2013).

Une analyse plus fine serait hasardeuse en raison de la variabilité de l'effort d'échantillonnage, du fait que certaines espèces petites peuvent passer inaperçues et que certains groupes ne sont pas systématiquement identifiables jusqu'à l'espèce (les *Orthotrichum* notamment).

Les différences entre les forêts se font plus nettes au pied des arbres et sur le sol, où les conditions d'humidité, de pH et de lumière, influencent plus notablement le cortège d'espèces. Par exemple, une aulnaie buissonnante et inondée a révélé un cortège bryologique lié aux milieux humides sur les bases terreuses des troncs d'aulne et sur le bois mort. Non menacées, ces espèces sont néanmoins plus localisées en raison de leur besoin accru en humidité. C'est par exemple le cas pour *Oxyrrhynchium speciosum*, *Conocephallum conicum*, *Rhynchostegium riparioides* et *Leptodictyum riparium*. *Oxyrrhynchium speciosum* et *Conocephallum conicum* n'ont ainsi été trouvées dans aucun autre relevé.

L'étude des bryophytes sur le bois mort en forêt révèle la présence de 47 espèces de bryophytes dont 11 hépatiques qui sont donc particulièrement bien représentées sur ce substrat. Contrairement aux lichens, un nombre d'espèces important parvient donc à coloniser le bois mort dans l'ombre de la forêt. Malgré des inventaires non exhaustifs, jusqu'à six espèces de bryophytes ont été trouvées sur le même tronc mort, avec les meilleurs résultats sur les troncs de 20 cm de diamètre et plus, dépourvus d'écorce. La présence notamment de *Lepidozia reptans* (figure 4e) (LC), *Lophocolea heterophylla* (LC) et *Cephalozia curvifolia* (LC), indique l'existence de bois mort en décomposition avancée de nature acide. Ces espèces font partie de la classe du *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae*, contenant des communautés pionnières à post-pionnières sapro-lignicoles acidiphiles (BARDAT & HAUGUEL 2002). La diversité des bryophytes sur le bois mort augmente avec le diamètre du tronc et son stade de décomposition. Elle est particulièrement élevée lorsqu'un tronc est débarrassé de son écorce (HUMPHREY 2002). Un tronc de grand diamètre présente plus de microhabitats et d'hétérogénéités (comme par exemple un gradient d'humidité par rapport au sol), attirant ainsi une plus grande variété d'espèces. Par ailleurs, il se décompose plus lentement que le petit bois, laissant le temps aux bryophytes de le coloniser. Ces troncs morts de grand diamètre sont également moins envahis par la végétation vasculaire ou encore ensevelis par les feuilles mortes en automne. Le bois en décomposition devient, par ailleurs, plus acide et favorise donc des espèces acidophiles. Les troncs morts, dépourvus d'écorce et dont le stade de décomposition est avancé, avec une structure molle et spongieuse retenant bien l'eau, sont particulièrement favorables aux bryophytes (figure 4d). Les troncs morts laissés sur pied sont également intéressants.

Les substrats rocheux naturels

Les substrats rocheux naturels sont représentés par les blocs constituant les digues et les enrochements du rivage, les affleurements de molasse (falaises, blocs et dalles), les tufières et les blocs erratiques.

Les blocs erratiques constituent le seul substrat rocheux siliceux de la Grande Carîçaie et constituent à ce titre un milieu intéressant pour les mousses et les lichens. Comme ce substrat est rare ailleurs sur le Plateau et dans le Jura, les espèces sont également rares dans ces régions, où on les trouve parfois aussi sur les pierres tombales en granit. Elles sont généralement beaucoup plus fréquentes dans les Alpes. Lorsqu'ils sont assez gros et qu'ils ne sont ni recouverts par les angiospermes, ni trop ombragés, ils sont l'habitat d'espèces silicicoles héliophiles de l'alliance du *Xanthoparmelion conspersae* pour les lichens et du *Hedwigenion ciliatae* (BARDAT & HAUGUEL 2002) qui inclut notamment *Hedwigia ciliata* (figure 4f) pour les bryophytes.

La molasse est le plus souvent trop friable pour permettre la croissance de lichens sur plusieurs années. De plus, ces affleurements sont souvent forestiers et trop ombragés pour les lichens, à quelques rares exceptions près. Par contre, 38 espèces de bryophytes (7 hépatiques, 31 mousses), toutes courantes, ne craignent pas cette ombre et parviennent à s'installer sur les zones les plus stables des falaises de molasse et des gros blocs qui s'en sont détachés. Le cortège d'espèces, qui inclut, par exemple, *Encalypta streptocarpa*, *Fissidens cristatus* et *Ctenidium molluscum*, indique bien le substrat calcaire, la fraîcheur et l'ombre de ces falaises.

Dans les zones les plus humides, les communautés des sources calcaires s'installent avec un autre cortège d'espèces, dont l'hépatique à thalle *Pellia endiviifolia* et les mousses *Palustriella commutata*, *Eucladium verticillatum* et *Cratoneuron filicinum*. Ces zones humides vont jusqu'à former de petites tufières, milieu caractérisé par une végétation des sources alcalines, également appelé *Cratoneurion commutati* (DELARZE *et al.* 2015) et inclus dans la liste des milieux naturels dignes de protection de l'Ordonnance sur la protection de la nature et du paysage (OPN 1991). Ces tufières peuvent également abriter quelques espèces particulières de lichens, mais dans la Grande Carîçaie, elles sont souvent trop ombragées pour ces derniers.

À l'opposé, les zones de molasse affleurante, qui se trouvent en situations ensoleillées, abritent des bryophytes terricoles et épilithiques xérophiles telles que *Pseudocrossidium revolutum* (CR) (figure 4g) et *Aloina rigida* (NT), une espèce pionnière. Les blocs des jetées submergés ou partiellement submergés sont quant à eux favorables à de nombreuses espèces de mousses. Parmi elles, nous avons relevé *Hyophila involuta* (VU). Cette espèce apprécie les berges des grands lacs et s'installe sur les blocs occasionnellement inondés. Une autre espèce vulnérable, *Fissidens fontanus* (VU), avait été trouvée sur un bloc de la berge à La Sauge en 2005 (L. BURGISSER comm. pers.).

Les substrats anthropogènes

L'investigation des zones influencées par l'homme a apporté une vision complémentaire à ce qui vient d'être dit. L'effet limitatif de l'ombre sur la présence des lichens a été souligné dans les forêts. Cet effet est déjà levé le long des routes et chemins, où de nombreuses espèces de lichens forestiers nitrophobes et n'appartenant pas au *Graphidion* ont été trouvées sur les arbres. Quelques espèces corticoles acidophiles ont été trouvées sur des pins, rares et dispersées. Or, la pinède de la plage du camping VD 8, à Cheseaux Noréaz, entre Yverdon et Yvonand présente le cortège complet des espèces de l'alliance du *Pseudevernion furfuraceae*, communauté des

lichens acidophiles foliacés et fruticuleux de climat humide et froid. Cela s'explique sans doute par la très grande taille des pins, mais aussi par l'abondante lumière venant du lac qu'aucun buisson de sous-bois ne vient intercepter. Plusieurs autres campings présentent des zones arborées, dans l'idée de procurer de l'ombre aux visiteurs. Cela signifie, pour les lichens, l'existence de troncs de diamètre moyen, parfois grand, à l'écorce rugueuse, voire crevassée, jouissant d'un bon éclairage. Cet habitat n'existant pas à l'état naturel dans la Grande Cariçaie, plusieurs espèces complémentaires y ont été découvertes. C'est dire que des espèces de lichens corticoles, ne supportant pas la forte ombre actuelle de la majorité des forêts, existent malgré tout dans la Grande Cariçaie, à la faveur de zones influencées par l'homme qui garantit l'apport de lumière par l'entretien du milieu.

Il en va de même avec les espèces de lichens lignicoles. Le bois mort, sur pied ou au sol, existe dans la Grande Cariçaie, mais il est ombragé, comme le reste du sous-bois, et donc le plus souvent dénué de tout lichen. C'est sur les structures anthropogènes, telles les ponts en bois, que les espèces du *Lecanorion variae*, communauté des lichens acidophiles crustacés sur bois mort sur pied, ont été trouvées. Les barrières en bois, les bancs et autres poteaux peuvent également servir d'habitat de substitution pour ces espèces, en attendant la colonisation des substrats naturels.

Les murs de soutènement de la voie de chemin de fer apportent également un milieu supplémentaire et abritent dans ses interstices la mousse *Pseudocrossidium revolutum* (CR) (figure 4g). À noter également que les toberones abritent 20 espèces de bryophytes.

DISCUSSION

Le but de l'étude était d'atteindre la diversité maximale d'espèces avec le budget limité à disposition. En sélectionnant deux relevés d'un hectare par type de forêt, la méthode tendait vers ce but tout en offrant une reproductibilité et une tentative de représentativité des types de forêts. Cela reste cependant un petit jeu de données, qui met en avant des pistes de réflexions sur les liens entre communautés et milieux, sans pour autant permettre des conclusions définitives.

Les lichens

Il apparaît d'abord que les différentes essences d'arbres croissent actuellement en mélange dans les différents types de forêt (tableau 2). Or, les lichens sont liés aux conditions physico-chimiques de leur substrat, à savoir d'abord le pH de l'écorce, puis l'humidité et l'ensoleillement du lieu et enfin l'influence des sources d'azote. L'aulne noir (*Alnus glutinosa*), par exemple, caractéristique de l'aulnaie noire, présente une écorce lisse et acide (BARKMAN 1958). Or, cette essence est présente dans tous les types de forêt, excepté les hêtraies. 25 espèces ont été répertoriées sur son écorce (tableau 2), dont 18 dans les relevés d'aulnaie noire (P01 et P02). Le frêne (*Fraxinus excelsior*) a une écorce assez épaisse, spongieuse et subneutre, très favorable aux lichens, puisque 55 espèces y ont été relevées, dans toutes les forêts excepté les saulaies, ce qui en fait l'essence la plus riche en lichens. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) a une écorce durablement lisse et un peu acide; seules 7 espèces y ont été observées, dans la hêtraie uniquement. Et ainsi de suite, chaque essence ayant ses propres caractéristiques. Il apparaît donc que la diversité des lichens à l'échelle de l'hectare dépend moins du type de forêt et des 6 essences caractéristiques de ces forêts, que de toutes les espèces ligneuses présentes. Pour preuve, l'importance du chêne

Tableau 2. Comparaison de la diversité lichénique des différentes forêts de la Grande Cariçaie, par les relevés P01 à P12, avec la diversité lichénique des différentes essences d'arbres.

	Aulnaie noire	Frênaie	Hêtraie	Peupleraie	Pinède	Saulaie	Nb d'espèce de lichens
<i>Acer campestre</i>		+					1
<i>Acer opalus</i>		+					1
<i>Acer pseudoplatanus</i>			+				1
<i>Alnus glutinosa</i>	+++	+		+	++	+	25
<i>Alnus incana</i>							14
<i>Betula sp.</i>				+	+		11
<i>Cornus sanguinea</i>				++			7
<i>Corylus avellana</i>				+			2
<i>Crataegus sp.</i>					++		4
<i>Fagus sylvatica</i>			++				7
<i>Frangula alnus</i>		+				+	4
<i>Fraxinus excelsior</i>	+	+++	+++	++	+++		55
<i>Juniperus communis</i>					++		4
<i>Larix decidua</i>			+				3
<i>Picea abies</i>					+		5
<i>Pinus sylvestris</i>		+			++		16
<i>Populus nigra</i>		+		++			29
<i>Populus tremula</i>					+		4
<i>Quercus sp.</i>		+	+++	+	+		43
<i>Rhamnus cathartica</i>				+	+		3
<i>Salix alba</i>	++	+				+++	30
<i>Salix caprea</i>						+++	22
<i>Sambucus nigra</i>							7
<i>Ulmus sp.</i>							3
<i>Viburnum lantana</i>				+			1
Nb d'espèce de lichens	29	48	40	29	40	36	

(*Quercus sp.*), sur lequel 43 espèces ont été relevées, dont 5 uniquement sur ce substrat, ou celle du sureau noir (*Sambucus nigra*), observé une seule fois et pourtant hôte de 6 espèces trouvées nulle part ailleurs. Ce mélange d'essences observé dans les forêts de la Grande Cariçaie a d'ailleurs conduit au rattachement de beaucoup d'entre elles aux « ripisylves de transition de lac et de cours d'eau lents » lors de l'inventaire des zones alluviales d'importance nationale (C. CLERC comm. pers.). Ceci explique la faible relation observée entre communautés lichéniques et le milieu. Il se peut toutefois que cette situation évolue avec le temps vers des types de forêts mieux individualisés.

Si la composition lichénique des relevés n'est pas corrélée aux types de forêt, les indices écologiques aident à comprendre les facteurs écologiques structurant les communautés. Les moyennes des indices de température (T) et d'humidité du climat (F) des relevés P01 à P12 sont relativement proches (tableau 3) et caractérisent davantage la situation des lichens dans les forêts subatlantiques de la Grande Cariçaie, plutôt que les différents types de forêts entre eux. Il y a par contre des différences et des écarts importants pour les indices d'eutrophisation (N), de lumière (L), de continentalité (K) et de réaction (R) (tableau 3). La variabilité des moyennes

Tableau 3. Variations des indices écologiques moyens des relevés P01 à P12 (annexe 1 et 3). **Signification des valeurs pour les lichens** (WIRTH 2010): L: 1 (ombre profonde) à 9 (pleine lumière); T: 1 (région froide, étage nival) à 9 (région chaude, sud de l'Europe); K: 1 (région purement atlantique) à 9 (région purement continentale); F: 1 (région très sèche) à 9 (région à fortes précipitations); KO: 1 (espèce très continentale) à 9 (espèce très océanique); R: 1 (substrat très acide) à 9 (substrat basique); N: 1 (espèce très peu tolérante à l'eutrophisation) à 9 (espèce occupant des habitats fortement eutrophisés). **Signification des valeurs pour les bryophytes**: (HILL 2017): L: 1 (plante en ombre profonde) à 9 (plante en pleine lumière); F: 1 (plante indicatrice de sécheresse extrême) à 12 (plante immergée normalement en permanence); R: 1 (plante indicatrice d'acidité extrême) à 9 (plante poussant sur des substrats avec du carbonate de calcium libre); N: 1 (plante indicatrice de sites extrêmement infertiles) à 7 (plante souvent trouvée dans des sites très fertiles).

Lichens	Aulnaie noire		Frênaie		Hêtraie		Peupleraie		Pinède		Saulaie		Ecart entre max. et min.
	P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	P11	P12	
Lumière (L)	5.50	5.65	5.94	4.75	6.04	6.22	4.75	5.71	5.68	5.16	6.61	6.12	1.86
Température (T)	5.57	5.82	5.49	5.69	5.70	5.61	5.88	5.52	5.54	5.37	5.50	5.88	0.51
Continentalité (K)	4.21	4.29	4.74	3.94	4.59	4.65	3.63	4.33	4.54	4.68	5.00	4.47	1.38
Précipitations (F)	3.86	3.76	3.89	4.19	3.67	3.70	4.13	3.76	4.04	4.05	3.36	3.71	0.83
Océanité (KO = (10-K+F)/2)	4.82	4.71	4.57	5.13	4.54	4.52	5.25	4.71	4.66	4.42	4.18	4.62	1.07
Réaction (R)	5.07	5.35	5.03	5.56	5.48	5.87	5.25	5.33	4.79	4.79	5.50	5.65	1.08
Nutriments (N)	4.79	5.41	4.80	3.88	5.19	5.61	4.00	4.81	4.39	4.05	5.50	5.59	1.73

Mousses	Aulnaie noire		Frênaie		Hêtraie		Peupleraie		Pinède		Saulaie		Ecart entre max. et min.
	P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	P11	P12	
Lumière (L)	5.14	5.50	5.40	5.35	5.33			6.00	5.62	5.68	6.14	5.77	1.00
Humidité (F)	5.36	5.50	4.87	5.43	4.53			5.00	5.24	5.52	6.86	4.59	2.32
Réaction (R)	6.07	5.96	5.47	5.57	5.93			6.22	5.68	5.12	6.00	6.00	1.10
Azote (N)	4.64	4.62	3.80	3.96	3.93			4.09	3.94	3.16	3.57	4.05	1.48

pour R reflète la large diversité d'essences forestières rencontrées dans la Grande Cariçaie, avec des écorces offrant une large gamme d'acidité aux lichens de la région. Par contre, la variabilité des autres indices (N, L, K) entre relevés est reliée avant tout à la position des peuplements étudiés au sein de la Grande Cariçaie. En effet, il y a une assez bonne corrélation entre les valeurs moyennes pour ces indices ($R^2 = 0,70$ entre L et K; $R^2 = 0,78$ entre L et N) indiquant une probable explication commune des variations. L'annexe 5 montre que le groupe 1 (P01, P04 et P07) ne se distingue par aucune espèce particulière. Par contre, le groupe 2 (P02, P05, P06, P11 et P12) possède plusieurs espèces propres, mais aussi certaines partagées avec le groupe 3 (P03, P08, P0 et P10). Ce dernier se distingue clairement des autres. Les relevés P05, P06 et P11 sont plus lumineux, plus riches en azote, plus secs et avec un microclimat plus continental. Ils correspondent aux relevés situés en limite de la Grande Cariçaie, comportant des lisières permettant l'arrivée latérale de lumière, mais aussi davantage concernés par la pollution azotée observée sur le Plateau suisse (CFHA 2005). Avec un couvert arborescent moindre, les lichens profitent également moins du microclimat assuré par la canopée, tamponnant les variations température et remontant le taux d'humidité (RENAUD *et al.* 2011), ce qui se montre par une plus forte variabilité de la continentalité. Inversement, les relevés P01, P04, P07 et P10 montrent des conditions plus sombres et plus oligotrophes, avec une strate arborescente plus dense, et des valeurs d'humidité (F) plus élevées. Cette valeur indicatrice, liée normalement

aux précipitations locales (WIRTH 2010), semble ici plutôt refléter le microclimat plus humide des forêts fermées (RENAUD *et al.* 2011). Ces forêts étant des aulnaies, frênaies et peupleraies, elles sont aussi caractérisées par un sol humide une bonne partie de l'année, ce qui aide à maintenir ce taux d'humidité atmosphérique élevé nécessaire aux espèces ombrophiles. Par contre, l'ombre importante imposée par cette canopée dense réduit sensiblement la richesse spécifique de ces relevés.

Les bryophytes

Les espèces de bryophytes incluses dans les analyses poussent sur tous les substrats (arbres, bois mort, sol) à l'exception des substrats rocheux (annexe 6). Trois groupes se justifient, mais un des groupes ne contient qu'un seul relevé (P11, saulaie, qui ne contient que sept espèces notamment en raison de la petite taille de la saulaie à proprement parlé; annexe 6). Mis à part les saulaies, les types de forêts pour lesquels deux relevés existent, se trouvent rassemblés dans un même groupe. Ces regroupements relativement cohérents ne s'obtiennent pas en tenant uniquement compte des espèces corticoles. Ceci pourrait éventuellement se justifier par la variabilité des essences d'arbres dans les relevés et un échantillonnage en présence-absence des espèces. Par contre les espèces qui poussent sur d'autres substrats reflètent potentiellement mieux les conditions des relevés, qui influencent également l'espèce d'arbre dominante ayant conduit à la classification des forêts. En limitant la significativité aux espèces avec une p-value de 0.05, il n'y en a que quatre qui ressortent (*Thuidium tamariscinum*, *Cephalozia curvifolia*, *Rhytidiadelphus triquetrus* du groupe 2, *Metzgeria furcata* du groupe 1). Ces quatre espèces sont toutes aisément identifiables sur le terrain et ne passent que rarement inaperçues. L'indice écologique qui pourrait le mieux les distinguer en regard des groupements forestiers est l'humidité, mais cela ne se révèle pas significatif dans les analyses, peut-être en raison de l'homogénéité observée au niveau des autres espèces ou de la variabilité des conditions au sein même d'un relevé. Avec l'utilisation d'une p-value de 0,1 comme limite pour distinguer les espèces différentielles, seules huit espèces ressortent, la moitié d'entre elles avec un faible pouvoir discriminant. Les relevés de bryophytes sont donc très homogènes entre eux et se laissent peu séparer en communautés différenciées les unes des autres. La composition forestière semble encore moins influencer la composition en bryophytes que pour les lichens à moins que le jeu de données soit insuffisant pour mettre en évidence une telle structure. Aucune bonne corrélation entre moyennes des indices écologiques et groupe ou position des relevés n'est obtenue et donc, contrairement aux lichens, la lumière, l'azote et le pH n'ont visiblement pas ou peu d'influence sur les communautés de bryophytes.

PROPOSITIONS DE MESURES DE GESTION

La forêt

L'étude a montré que la forte obscurité régnant actuellement dans les différentes forêts empêchait souvent le développement des lichens, alors qu'une augmentation de la diversité lichénique était constatée le long des chemins traversant ces mêmes forêts. Toutefois, un éclaircissement de grande ampleur serait défavorable à certaines espèces de bryophytes hygrophiles et sciaphiles et permettrait probablement l'apport d'azote qui nuit aux espèces de lichens oligotrophes. Selon BARKMAN (1958) les clairières au sein des forêts sont particulièrement propices aux épiphytes,

lichens et bryophytes. Le vent et la poussière ont été largement filtrés par la forêt environnante. L'atmosphère y est donc plus calme et propre, tout en préservant une humidité relative importante ainsi qu'une lumière suffisante. De créer de petites clairières pourrait constituer la solution adéquate pour la Grande Carrière. Par ailleurs, ces coupes dans la forêt, grâce à la mise à nu du sol, peuvent favoriser des bryophytes terricoles intéressantes, souvent éphémères et peu concurrentielles (*Ephemerum* ssp., *Acaulon muticum*, *Buxbaumia aphylla*, *Polytrichum nanum*, *Pottia* ssp., etc.). La création de gouilles sur sol marneux dans les clairières serait d'autant plus favorable. Certains gros arbres pourraient faire l'objet d'interventions ciblées, afin de dégager leur tronc des herbes, ronces ou buissons et ainsi favoriser les espèces de lichens liées aux écorces crevassées et aux mousses liées aux vieux arbres isolés telle que *Zygodon rupestris*. De façon générale, la forêt gagne en intérêt pour les lichens et les bryophytes lorsqu'elle abrite des vieux arbres et du bois mort laissé à terre ou debout. Le bois mort de gros calibre est particulièrement intéressant. Étant éphémère, il est important de le favoriser en continu sur toute la région et de manière permanente afin que les espèces qui y sont liées puissent toujours trouver un nouveau refuge.

Les résultats ont montré la particularité des strates arbustives (par l'exemple du sureau noir) et des pinèdes (l'écorce du pin étant la seule disponible pour les espèces acidophiles). Il est donc recommandé de maintenir différentes strates dans les forêts et lisières, de diversifier les âges des arbres par des coupes sélectives et de gérer les pinèdes de manière à assurer leur présence et spécificité à long terme.

Les substrats rocheux

Un bloc erratique ombragé ou plus ou moins recouvert de ronces et de buissons ne comporte pas le cortège spécifique à ces blocs siliceux qui constitue une originalité en dehors des Alpes. Les dégager de la végétation vasculaire permettrait à la fois de les rendre plus visibles pour les visiteurs et de favoriser les lichens et bryophytes saxicoles héliophiles. Ils mériteraient d'être tous localisés et dégagés.

Les murs de soutènement de la voie de chemin de fer peuvent gagner en intérêt en ouvrant leur environnement afin d'augmenter leur exposition au soleil. Ils ne doivent, par ailleurs, pas être nettoyés de leur flore cryptogamique.

Les surfaces de molasse affleurante sont intéressantes pour les bryophytes des milieux secs, ensoleillés et basiques. Le piétinement et tassement anthropique intense des zones existantes limitent leur intérêt. La mise en place de rochers ou de gros troncs d'arbres permettrait aux lichens et aux bryophytes d'échapper au piétinement et de se développer au pied de ces obstacles.

Les blocs des jetées peuvent se révéler intéressants et si aucune gestion n'y est nécessaire, il est bon d'avoir en tête leur intérêt potentiel pour les bryophytes.

Les marais

Les marais dont la végétation vasculaire est peu dense sont favorables aux bryophytes (contrairement aux roselières). L'ouverture de portions du marais par décapage, permettant une succession de milieux naturels avec les années, est donc une mesure à maintenir du point de vue des bryophytes. L'espèce néophyte *Campylopus introflexus* qui n'a été observée qu'une fois lors des relevés en marais, semble pour l'instant peu étendue. Cependant, cette espèce pouvant se révéler très invasive, sa présence nécessiterait une surveillance accrue dans le marais et le nettoyage aussi systématique que possible des machines.

CONCLUSION

Cette étude représente un premier niveau de référence pour les lichens et bryophytes de la Grande Carîaie. Il est important de noter qu'il ne s'agit cependant pas d'un inventaire exhaustif. Que ce soit pour les bryophytes ou les lichens, la surface est trop grande pour ne pas contenir des arbres, des structures ou des conditions locales particulières qui ont échappé aux relevés. Le cas de l'unique sureau noir rencontré et comportant à lui seul six espèces de lichens trouvées nulle part ailleurs en est un exemple. Les troncs n'ont été observés que jusqu'à « hauteur d'homme », or il a été montré qu'une partie importante de la diversité des bryophytes et des lichens ne se trouve que dans la couronne des arbres (KIEBACHER *et al.* 2016). Il serait donc présomptueux de prétendre que toutes les espèces ont maintenant été découvertes.

Les relevés par type de forêts ne se sont pas montrés aussi représentatifs qu'attendu. Les deux seuls relevés effectués par type de forêt sont certainement insuffisants pour les caractériser. Néanmoins, les analyses ont montré deux tendances : 1° que les lichens se répartissaient davantage selon l'apport d'azote et la présence de lumière, ou leur absence, que selon le type de forêt et 2° que la répartition des mousses n'était que très peu liée aux facteurs écologiques. La jeunesse des forêts et le mélange important des essences dans les différents types de forêts pourraient expliquer ces résultats.

On peut s'attendre à ce que les forêts évoluent de manière naturelle dans les prochaines décennies, avec une augmentation des diamètres et peut-être une distinction plus nette des différents peuplements suivant l'humidité des stations. Certaines stations vont fortement changer avec la disparition d'essences pionnières, comme le pin sylvestre (BEUVIER 2019), à moins que des mesures ciblées ne soient prises pour les régénérer. Il sera alors particulièrement intéressant de suivre l'évolution des lichens et bryophytes sur les arbres sénescents encore debout, ainsi que sur les arbres morts couchés qui sont actuellement encore peu représentés. D'autres essences vont probablement prendre de l'importance, comme les chênes, ouvrant probablement la porte à la colonisation de la Grande Carîaie par de nouvelles espèces.

PERSPECTIVES

Une menace qui se précise

L'apparition en Suisse en 2008 du champignon responsable de la maladie du flétrissement du frêne (téléomorphe : *Hymenoscyphus fraxineus*, anamorphe : *Chalara fraxinea*) constitue une menace non seulement pour la survie du frêne, mais aussi de toutes les espèces, notamment les lichens, qui sont liées à son écorce. L'extension de la répartition de ce champignon à l'ensemble de la Suisse en une dizaine d'années seulement et la multiplication des dépérissements d'arbres et des coupes de frênes rendues nécessaires pour la sécurité rendent cette menace chaque jour plus précise.

Recherches ultérieures

Des recherches ciblées sur certains substrats pourraient permettre de mieux documenter les populations de lichens menacés et prioritaires, tels *Piccolia ochrophora* à rechercher sur les sureaux, *Arthonia dispersa* à rechercher sur les écorces lisses et neutres, comme celles des jeunes frênes, *Acrocordia gemmata*, *Bacidia incompta* et *Gyalecta truncigena* à rechercher sur les écorces

rugeuses et neutres des peupliers, des ormes et des vieux frênes, *Anaptychia ciliaris* à rechercher sur les vieux feuillus isolés, *Arthonia byssacea*, *Chaenotheca chlorella* et *Parmotrema perlatum* à rechercher sur les écorces crevassées des gros chênes, *Mycobilimbia carneoalbida* et *M. pilularis* à rechercher sur les mousses du bas des troncs de vieux feuillus. Finalement, compte tenu du nombre restreint de relevés à disposition, tout nouvel inventaire exhaustif des communautés lichéniques et/ou bryophytiques sera digne d'intérêt pour améliorer notre connaissance de ces communautés.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement les membres du bureau exécutif de l'Association de la Grande Cariçaie, Michel Baudraz et Christian Clerc en particulier, pour leur avoir permis d'étudier leurs organismes de prédilection dans ce haut lieu de la nature en Suisse. Que les relecteurs soient également remerciés pour leurs nombreuses remarques et corrections.

BIBLIOGRAPHIE

- ATHERTON I., BOSANQUET S., LAWLY M., 2010. Mosses and liverworts of Britain and Ireland: a field guide. V + 848 pp., British Bryological Society, Plymouth.
- BARDAT J. & HAUGUEL J.-C., 2002. Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie Bryologie* 23 (4): 279-343
- BARKMAN J. J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes: including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum. 628 p.
- BEUVIER S., 2019. Ecologie, évolution et devenir des pinèdes de la Rive sud du lac de Neuchâtel. Thèse non publiée, Maîtrise universitaire ès Sciences en biogéosciences. Universités de Lausanne et Neuchâtel.
- BORCARD D., GILLET F. & LEGENDRE P., 2011. Numerical ecology with R. Springer, New York. 306 p.
- CFHA, 2005. Les polluants atmosphériques azotés en Suisse. Cahier de l'environnement 384. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne. 174 p.
- CLERC C. & FAVRE V., 2004. Inventaire et suivi des stations d'espèces végétales prioritaires de la rive sud du lac de Neuchâtel d'Yverdon- les-Bains à Cudrefin. Grande Cariçaie, Champ-Pittet, Yverdon. Rapport non publié. 61 p.
- CLERC P. & TRUONG C., 2012. Catalogue des lichens de Suisse. <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/cataloguelichen> [Version 2.0, 11.06.2012].
- CULBERSON C. F. & AMMANN K., 1979. Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. *Herzogia* 5: 1-24.
- CULBERSON C.F. & JOHNSON A., 1982. Substitution of methyl tert-butyl ether for diethyl ether in the standardized thin layer chromatographic method for lichen products. *J. Chromatogr.* 238: 483-487.
- DELARZE R., GONSETH Y., EGGENBERG S. & VUST M., 2015. Guide des milieux naturels de Suisse. Rossolis, Bussigny. 435 p.
- DUFRENE M. & LEGENDRE P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- HASSE, T. 2007. *Campylopus introflexus* invasion in a dune grassland: Succession, disturbance and relevance of existing plant invader concepts. *Herzogia* 20: 305-315.
- HILL M. O., PRESTON C. D., BOSANQUET S. D. S., ROY D.B., 2017. BRYOATT - Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts. NERC Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales.
- HUMPHREY J. W., DAVEY S., PEACE A. J., FERRIS R. & HARDING K., 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation* 107: 165-180.

- KIEBACHER T., KELLER C., SCHEIDEGGER C. & BERGAMINI A., 2016. Hidden crown jewels: the role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures. *Biodiversity Conservation* 25: 1605-1624.
- KIRÁLY I., NASCIMBENE J., TINYA F. & ÓDOR P., 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22: 209–223.
- JACCARD P., 1901. Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 37: 547-579.
- LAUBER K., WAGNER G. & GYGAX A., 2018, Flora Helvetica. 5^e édition. Edition Haupt, Bern. 1686 p.
- MUHLHAUSER G., 1997. Inventaire de la faune de la Grande Caricaie. Grande Caricaie, Champ-Pittet, Yverdon. Rapport non publié. 356 p.
- NAST M., 2006. Terre du lac. L'histoire de la correction des eaux du Jura. Verein Schlossmuseum Nidau, Nidau. 192 p.
- OPN, 1991. Ordonnance sur la protection de la nature et du paysage. Etat le 1er juin 2017.
- OFEV 2019: Liste der National Prioritären Arten und Lebensräume. In der Schweiz zu fördernde prioritäre Arten und Lebensräume. Bundesamt für Umwelt, Bern. Umwelt-Vollzug Nr. 1709: 99 S.
- RENAUD V., INNES J. L., DOBBERTIN M. & REBETEZ M., 2011. Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology* 105: 119-127.
- SCHEIDEGGER C. & CLERC P., 2002. Liste rouge des espèces menacées en Suisse: Lichens épiphytes et terricoles. OFEFP-Série: L'environnement pratique. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage OFEFP, Institut fédéral de recherches WSL et Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève CJBG. Bern, Bimensdorf et Genève.
- SCHEIDEGGER C. & STOFER S., 2009. Flechten im Wald: Vielfalt, Monitoring und Erhaltung. *Forum für Wissen* 2009: 39-50.
- SCHNYDER, N., BERGAMINI, A., HOFMANN, H., MÜLLER, N., SCHUBIGER-BOSSARD, C. & URMI, E., 2004. Liste rouge des bryophytes menacées en Suisse. Edit. OFEFP, FUB & NISM. Série OFEFP: L'environnement pratique. 100 p.
- SWISSBRYOPHYTES, 2019. Centre national de données et d'informations sur les bryophytes, www.swissbryophytes.ch, état au 29.7.2019.
- VAN HALUWYN C., 2010. Sociologie des lichens corticoles, depuis Klement (1955) et Barkmann (1958). Essai de synthèse. *Bulletin d'information de l'Association Française de lichénologie*. Vol. 35(2): 1-128.
- VUST M., 2010. Journées de la biodiversité de l'ASPO – Les lichens. *Meylania* 45: 21-24.
- VUST M., 2015. Inventaire des lichens du canton de Genève. *Boissiera* 69: 1-144.
- VUST M. & MERMILLIOD J.-C., 2018. Les lichens du Jorat. In: CHERIX D. & ANNEN M. Le Jorat et les journées de la biodiversité, 17-18 juin 2017. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 97: 69-75.
- VUST M. & MERMILLIOD J.-C., 2019. Diversité des lichens du Bois de Chênes. In: PODOLAK M. (Ed.) Biodiversité du Bois de Chênes. Journées de la biodiversité 2015 (Coinsins, Genolier, Vich; VD). *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 28: 47-66.
- WIRTH V., 2010. Oekologische Zeigerwerte von Flechten – Erweiterte und Aktualisierte Fassung. *Herzogia* 23(2): 229-248.
- Wirth V., Hauck M. & Schultz M., 2013. Die Flechten Deutschlands (2 vol.). Eugen Ulmer, Stuttgart. 1244 p.

ANNEXES EN LIGNE

Annexe 1. Tableau croisé de la présence des espèces de lichens dans les différents relevés.

Annexe 2. Liste des espèces de lichens relevées dans la Grande Caricaie avec leurs catégories selon la Liste rouge.

Annexe 3. Tableau croisé de la présence des espèces de bryophytes dans les différents relevés

Annexe 4. Liste des espèces de bryophytes relevées dans la Grande Caricaie avec leur catégorie selon la Liste rouge.

Annexe 5. Composition des communautés lichéniques, subdivisées à l'aide d'un groupement, avec mise en évidence des espèces différentielles des groupes.

Annexe 6. Composition des communautés bryophytiques, subdivisées à l'aide d'un groupement, avec mise en évidence des espèces différentielles des groupes.

