

Zeitschrift: Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 29 (2021)

Artikel: Diversité des lichens et enjeux de gestion dans les forêts de Montricher
Autor: Vust, Mathias / Mola Djebbari, Maria Cristina / Clerc, Philippe / Bütler, Rita
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-919670>

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: 02.04.2026

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

Diversité des lichens et enjeux de gestion dans les forêts de Montricher

Mathias VUST¹, Maria Cristina MOLA DJEBARRI², Philippe CLERC³
& Rita BÜTLER^{4,5}

VUST M., MOLA DJEBARRI M. C., CLERC P. & BÜTLER R. 2021. Diversité des lichens et enjeux de gestion dans les forêts de Montricher. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29 : 95-122.

Résumé

Deux études lichénologiques ont été menées dans les forêts de Montricher (Jura vaudois, Suisse), l'une sur les lichens lignicoles des souches, en 2005, et l'autre sur les lichens des différents types de forêts, en 2015. La synthèse des deux permet de dresser un état de référence de la diversité des lichens forestiers entre 750 et 1 570 m d'altitude. 215 espèces de lichens sont attestées, dont deux sont mentionnées pour la première fois en Suisse, *Absoconditella sphagnorum* et *Agonimia repleta*, et 26 pour la première fois dans le canton de Vaud. La présence de 20 espèces prioritaires, dont 12 liées aux vieux arbres, donne au massif une importance cantonale, voire nationale, pour leur conservation. Une augmentation de la diversité des lichens en fonction de l'altitude est constatée, à raison de 6,9 espèces par 100 m. Plusieurs hypothèses en expliquant les causes sont discutées, évoquant l'importance de l'humidité, de la lumière et de l'âge des arbres. L'existence de vieilles forêts, indiquées par certaines espèces de lichens, est également discutée. La comparaison de relevés en forêts exploitées, en réserves particulières et en réserves naturelles permet certaines conclusions sur les mesures favorisant les lichens en forêt.

Mots-clés: réserves forestières, vieilles forêts, bois mort, lichens lignicoles, Jura vaudois, Vaud, Suisse.

VUST M., MOLA DJEBARRI M. C., CLERC P. & BÜTLER R. 2021. Lichen diversity and management issues in the forests of Montricher. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29 : 95-122.

Abstract

Two lichenological studies were conducted in the Montricher forests, one on lignicolous lichens of stumps in 2005 and the other on lichens of the different forest types in 2015. The synthesis of the two allows to establish a reference state of forest lichen diversity between 750 and 1 570 m in altitude. 215 species of lichens are documented, two of which are mentioned for the first time in Switzerland, *Absoconditella sphagnorum* and *Agonimia repleta*, and 26 for the first time in the canton of Vaud. The presence of 20 priority species, 12 of which are related to old trees, gives the massif a cantonal or even national importance for their conservation. An increase in the diversity of lichens as a function of altitude is noted, at a rate of 6.9 species per 100 m. Several hypotheses explaining the causes are discussed, evoking the importance of humidity, light and the age of the trees. The

¹ La Poissine 18, 1422 Grandson, lichens.vust@rossolis.ch

² Scuola media Canobbio, Dipartimento dell'educazione della cultura e dello sport, via Trevano 25, 6952 Canobbio, maria.djebbarri@edu.ti.ch

³ Conservatoire et Jardin botaniques (CJB), Département de la culture et du sport, chemin de l'Impératrice 1, 1292 Chambésy, philippe.clerc@ville-ge.ch

⁴ Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, WSL Site de Lausanne, c/o EPFL, Case postale 96, 1015 Lausanne, rita.buetler@wsl.ch

⁵ École polytechnique fédérale de Lausanne, Plant Ecology Research Lab PERL, Station 2, 1015 Lausanne

existence of old forests, indicated by certain lichen species, is also discussed. The comparison of surveys in managed forests, in forest reserves with active managements and in forest reserves with minimum intervention allows some conclusions on measures favouring lichens in the forest.

Key words: forest reserves, old forest, dead wood, lignicolous lichens, Jura vaudois, Vaud, Switzerland.

INTRODUCTION

Un projet pilote de gestion écologique des forêts de Montricher a été mis sur pied entre 1996 et 2001 (voir l'avant-propos et l'introduction de ce Mémoire [SILVA 2021]). L'état de référence a été établi, puis publié (NEET *et al.* 2003). Il comporte la description des peuplements forestiers, de la végétation forestière, des insectes indicateurs, coléoptères saproxylophages et diptères Syrphidae, de l'avifaune et des mammifères. Un suivi scientifique portant notamment sur ces mêmes groupes a été mis en place (MORARD 2021). Après dix ans de suivi, et dans le cadre de l'élaboration de la suite du projet, il est apparu souhaitable de pouvoir diversifier les approches. La Commission des réserves, chargée du suivi scientifique du projet pilote, a alors proposé que les lichens soient utilisés comme indicateurs de la qualité des forêts (MORARD 2021). Un travail de diplôme d'études postgrades en environnement à l'EPFL avait déjà été consacré aux lichens du bois mort (MOLA 2005). Sur mandat de la Commission des réserves, ce dernier travail était complété en 2014 par des recherches sur les lichens épiphytes et terricoles, en comparant les différentes forêts exploitées et mises en réserve (VUST 2015).

Des études pionnières montrant les liens entre lichens et vieilles forêts ont été réalisées dans les années 1970 en Grande-Bretagne (ROSE 1976). Il a été clairement établi que plus une forêt est ancienne, avec de très vieux arbres et une abondance de bois mort, sur pied et au sol, plus elle comporte de microhabitats, auxquels correspondent des conditions écologiques particulières, des espèces et des communautés lichéniques spécifiques (ROSE 1976; BERG *et al.* 1994; ESSEEN *et al.* 1998; HEDENÅS & ERICSON 2000; HILMO 1994; HOLIEN 1996; HUMPREY *et al.* 2002; KUUSINEN 1996; SÖDERSTRÖM 1988; ULICZKA & ANGELSTAM 1999, 2000). Indirectement, l'abondance des lichens, ou la présence de certaines espèces liées, par exemple, aux vieux arbres, donne une idée de la qualité écologique de la forêt vis-à-vis d'un état idéal de forêt naturelle. Cette bioindication de la qualité écologique des forêts par les lichens n'est utilisée en Suisse que depuis peu. En effet, ce sont la floristique et la phytosociologie des lichens qui ont constitué le gros des publications scientifiques de la première moitié du xx^e siècle en Suisse, avec principalement les 43 publications d'Eduard Frey entre 1922 et 1975 (voir littérature dans CLERC & TRUONG 2012). Deux problématiques ont orienté les recherches et les financements à la fin du xx^e siècle. Celle de la pollution atmosphérique a occupé l'attention durant les années 1980 et 1990 (voir la synthèse consacrée aux lichens dans LAMBELET-HAUETER *et al.* 2011), puis celle de la conservation des espèces avec, à la clé, la publication de la première Liste Rouge des lichens épiphytes et terricoles de Suisse (SCHEIDEGGER & CLERC 2002). La grande quantité d'informations récoltées lors de ce projet effectué entre 1990 et 2000 a constitué la base du SwissLichens – Centre national de données et d'informations sur les lichens suisses – créé au début des années 2000 (STOFER *et al.*, 2008). Depuis, c'est sous l'angle de la protection des espèces que SwissLichens développe et prodigue des conseils aux cantons et communes, afin que les lichens soient pris en compte dans la gestion des forêts. Des recherches sur les lichens forestiers se sont en outre développées

depuis plusieurs décennies à l'Université de Berne, puis à l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage à Birmensdorf (WSL). Ainsi, l'influence de l'exploitation forestière sur la diversité des lichens en forêt, notamment des espèces menacées, a été étudiée dans la région de Gurnigel-Gantrisch (BE) (CAMENZIND & WILDI 1991) et de Merliwald (OW) (DIETRICH 1991). Le Bödmerenwald, dans le Muotatal (SZ), a également fait l'objet de plusieurs études successives (GRONER & CLERC 1988; GRONER 1990, 2010, 2016, 2020). Des études ponctuelles sur des milieux boisés ont également été conduites dans l'ouest de la Suisse, notamment à Genève (BURGISSER *et al.* 2004; OTMANI & CLERC 2009) ou dans le canton de Vaud (VUST & MERMILLIOD 2018, 2019). Les changements environnementaux dans les forêts et les zones arborées non forestières de Suisse ont été mesurés en étudiant la diversité et les indices écologiques des principales espèces d'arbres de Suisse (DIETRICH & SCHEIDEGGER 1996). Plusieurs travaux ont étudié l'effet de perturbations forestières sur la diversité génétique d'une espèce particulière de lichen, *Lobaria pulmonaria*, (WERTH *et al.* 2006) ou sur le mode de recolonisation de cette dernière (WAGNER *et al.* 2006). CAMATHIAS *et al.* (2013) ont testé divers modèles de prédiction de la richesse spécifique dans les forêts suisses, avec pour conclusion, entre autres, que la richesse des lichens épiphytes était en partie expliquée par la structuration verticale des forêts.

La synthèse fournie par la Liste rouge a montré que plusieurs espèces épiphytes ont fortement régressé, voire disparu, en raison de l'intensité de l'exploitation des forêts au xx^e siècle (SCHEIDEGGER & CLERC 2002; STOFER 2015). L'importance des vieilles forêts et de la conservation du bois mort, surtout de grande dimension, a ainsi été mise en évidence, et de très nombreux lichens forestiers menacés en Suisse sont liés à ces habitats (SCHEIDEGGER & STOFER 2009, 2015). La biodiversité en forêt est devenue un thème de société, pour lequel la Confédération a publié des objectifs et mesures (IMESCH *et al.* 2015), parmi lesquels la promotion des vieux arbres et du bois mort occupe une place importante.

L'étude des lichens forestiers dans le cadre du projet pilote de Montricher est une double première en Suisse romande. En effet, la plupart des études de lichens forestiers ont concerné la Suisse centrale, à l'exception de l'étude de WERTH *et al.* (2006). De plus, aucune étude spécialement dédiée aux lichens du bois mort n'a encore été publiée en Suisse, à notre connaissance. Cet article se propose donc de faire la synthèse des deux études inédites (MOLA 2005; VUST 2015) menées sur les lichens dans les forêts de Montricher. L'accent a été mis sur les données floristiques, la diversité des groupements rencontrés, l'abondance relative des espèces en fonction de l'altitude et des milieux, ainsi que leurs implications dans les décisions concernant les mesures de gestion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les relevés

Deux méthodes complémentaires de relevé ont été utilisées. La première méthode (relevés de souches) est celle appliquée par MOLA (2005). Des relevés de lichens du bois mort ont été effectués sur des souches dans deux zones distinctes, l'une à la Roche Perrause, dans une hêtraie à sapin entre 1300 et 1500 m, et l'autre à la Combe de la Verrière, dans une hêtraie de montagne entre 1000 et 1200 m (figure 1). Un pré-échantillonnage a consisté à se familiariser avec les espèces lignicoles en étudiant 18 souches dans la zone de la Roche Perrause et 14 souches dans celle de la Combe de la Verrière. Dans un deuxième temps, l'échantillonnage de recherche a relevé la localisation de la souche, le volume de bois mort et son état de décom-

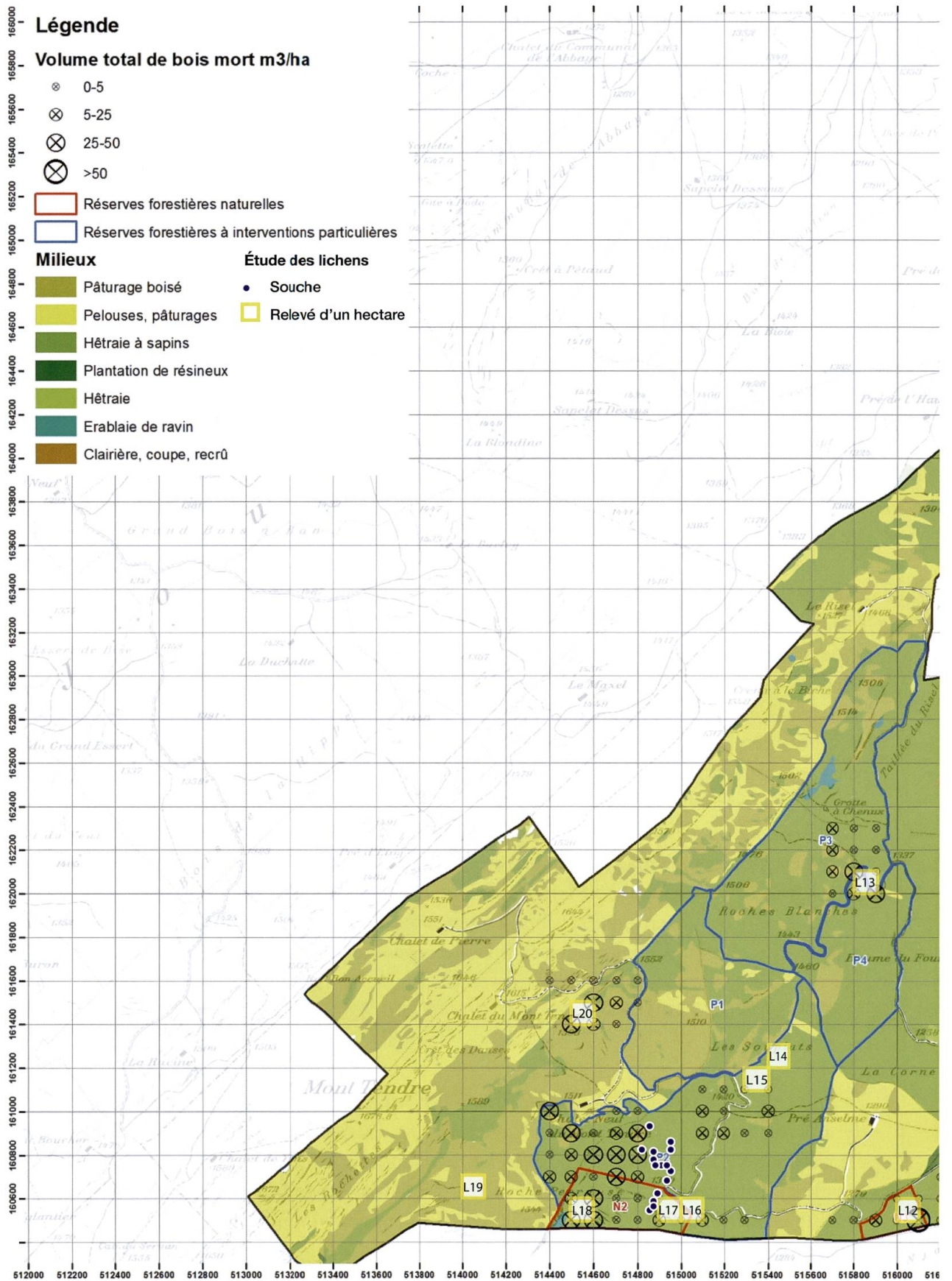


Figure 1. Carte des différents relevés de lichens dans les forêts de Montricher, avec les milieux et les volumes de



bois mort (état 2014) (Source : Office fédéral de topographie et BEB SA).

position (entre autres paramètres); le tout accompagné d'une photographie. Les souches ont été marquées avec une plaquette en métal fixée du côté nord et numérotée, afin d'éviter un double relevé et permettre de les retrouver lors d'études ultérieures (MOLA 2005). La deuxième méthode (relevés à l'hectare) employée par VUST (2015) a consisté à effectuer 21 relevés d'un hectare dont les emplacements ont été choisis avec l'aide du garde-forestier Pierre Peytregnet. Ce choix s'est fait en tenant compte i) des différentes unités de végétation: il y a deux grands types de forêts, la hêtraie de montagne (*Cardamino-Fagetum*) (de 700 à 1100 m environ) et la hêtraie à sapin (*Abieti-Fagetum*) (de 1100 à 1600 m environ), auxquels s'ajoute localement l'érablaie (*Lunario-Acerion*) (DELARZE *et al.* 2003); ii) de la gestion des surfaces; iii) de la mise en réserve ou non et iv) de l'âge des peuplements (pour plus de détails voir SILVA *et al.* 2021a). Des paires de relevés, à l'intérieur et en dehors des réserves, ont été définies dans des situations comparables, chaque fois que c'était possible. Ceci afin de pouvoir documenter l'influence du degré d'exploitation de la forêt sur les lichens. Les paires suivantes ont été étudiées: L2 et L3, L5 et L6, L9 et L10 pour les hêtraies de montagne; L11 et L12, L14 et L15 (cas particulier de pâturage en forêt), L16 et L17 pour les hêtraies à sapin; L8 et L21 pour les érablaies et L19 et L20 pour les pâturages boisés. Les relevés solitaires sont liés à des forêts particulières (L1, L18), des sites sans équivalents exploités (L4, L7) et à un site soumis à des interventions particulières (L13 pour le grand tétras) (figure 1). Les relevés à l'hectare ont été effectués en suivant le même déroulement: les relevés sont définis entre deux décimales du système de coordonnées suisses, pour des raisons pratiques, l'utilisation d'un GPS permettant de savoir en tout temps si l'on se trouve ou non à l'intérieur des limites prévues. Le relevé débute par le quart sud-ouest de l'hectare (coordonnées X,000/Y,000 à X,050/Y,050). Toutes les espèces sont notées avec une coordonnée précise lors de leur première observation. Quand la découverte de nouvelles espèces s'amenuise, puis cesse, le relevé se poursuit avec le quart sud-est. Seules les espèces nouvelles sont ajoutées à la liste. Les espèces courantes ayant déjà été notées, l'effort se porte sur la recherche des structures et microhabitats particuliers, tels les vieux arbres, les surplombs, le bois mort, les rochers moussus, etc... Puis ainsi de suite avec les quarts nord-est et nord-ouest. Le but est de relever la présence du plus grand nombre d'espèces possible. La surface d'un hectare a été jugée idéalement pratique, assez grande pour contenir des structures rares comme les très vieux arbres, les souches ou les arbres morts sur pied, qui n'apparaîtraient pas dans des relevés ponctuels de quelques centaines de mètres carrés, mais pas trop grande pour permettre un parcours exhaustif en un temps raisonnable. Les relevés à l'hectare ont demandé entre une heure et une journée de prospection. Ce double échantillonnage parfaitement reproductible constitue la base du suivi des forêts de Montricher avec les lichens corticoles, lignicoles et terricoles comme indicateurs.

Les espèces de lichens prises en compte

Les relevés de souches visent surtout les lichens lignicoles (croissant sur le bois mort), mais signalent également les lichens poussant sur l'écorce (corticoles) ou la mousse (terricoles s.l.) de ces mêmes souches (MOLA 2005). Les relevés par hectare considèrent les lichens sur tous les substrats, à l'exception des espèces strictement saxicoles (espèces croissant directement sur les rochers). Plusieurs catégories morphologiques sont utilisées pour parler des lichens. Les lichens dits crustacés forment des croûtes adhérant fortement au substrat (figure 3A); les lichens foliacés développent de petites « feuilles » n'adhérant que partiellement au substrat (figure 3D); les

lichens fruticuleux ressemblent à de petits « buissons » (figure 3C); les lichens pulvérulents se présentent sous la forme d'une poudre à la surface du substrat et regroupent principalement les espèces du genre *Lepraria* (figure 3E). Les lichens stériles, comme les *Lepraria*, ne pouvant pas être déterminés sur le terrain, mais seulement en laboratoire par chromatographie sur couche mince, n'ont pas été systématiquement récoltés. Des photos et des notes décrivent chacun des 21 relevés, en plus de la liste d'espèces (VUST 2015, annexe II).

La détermination des espèces

Différentes flores et clés de détermination ont été utilisées (POELT & VĚZDA 1977; COPPINS 1983; PURVIS *et al.* 1992; WIRTH 1995; CLAUZADE & ROUX 2002; WIRTH *et al.* 2013). La nomenclature suit le catalogue des lichens de Suisse (CLERC & TRUONG, 2012) pour permettre le lien avec la plupart des taxons de la Liste rouge (SCHEIDEGGER & CLERC 2002) et de la Liste des espèces prioritaires (OFEV 2019). La chromatographie sur couche mince (CCM) a été utilisée pour déterminer les substances lichéniques présentes dans les échantillons, lorsque c'était nécessaire à leur détermination. Le protocole suit CULBERSON & AMMANN (1979) et CULBERSON & JOHNSON (1982) avec les solvants A, B et C. Toutes les données ont été homogénéisées afin d'être transmises à SwissLichens.

Les échantillons récoltés par MOLA (2005) sont déposés dans l'herbier des Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève (G); ceux de VUST (2015) se trouvent dans son herbier privé.

RÉSULTATS

Diversité des espèces ou alpha-diversité

Bien que portant sur de relativement petites surfaces (une souche ou un ha), les relevés ont fourni une très grande quantité de données. Une donnée est définie comme le signalement d'une espèce à un endroit donné, sur un substrat donné et à un moment donné. L'étude des relevés de souches (MOLA 2005) a généré 278 données lors du pré-échantillonnage, puis 1 007 données récoltées dans le cadre de l'échantillonnage de recherche. Les 21 relevés d'un hectare (VUST 2015) ont, quant à eux, généré 798 données supplémentaires, soit un total de 2 083 données pour les deux approches. Parmi elles, 45 données concernent dix taxons non lichénisés, mais croissant dans les mêmes habitats que les lichens. 189 données sont encore incertaines ou portent sur des taxons encore indéterminés. Au final, 1 850 données, appartenant à 215 taxons de lichens déterminés de manière sûre, constituent la base des résultats (annexe I).

Les 18 souches étudiées lors du pré-échantillonnage à la Roche Perrause comportent une moyenne de 5,2 espèces par souche; les 14 souches du pré-échantillonnage de la Combe de la Verrière ont en moyenne 7,6 espèces par souche. Ces moyennes s'élèvent substantiellement lors de l'échantillonnage de recherche, atteignant 14,1 espèces par souche en moyenne à la Roche Perrause et 13,7 à la Combe de la Verrière, justifiant ainsi le rôle « d'apprentissage » du pré-échantillonnage. Si certaines souches accueillent seulement de 1 à 5 espèces, toutes les souches comportent au moins une espèce de lichen. Le nombre maximal s'élève à 35 espèces, montrant ainsi à quel point une souche peut constituer un habitat important pour les lichens.

Les 21 relevés d'un hectare contiennent, quant à eux, de 11 à 67 espèces de lichens, avec une moyenne de 34 espèces par hectare (tableau 1 et annexe I). La plus grande partie des espèces est composées de lichens crustacés (inclus les *Lepraria*) (149, soit 69,3 %); les lichens foliacés

représentent 36 espèces, soit 16,7 %, tandis que les lichens fruticuleux (inclus les *Cladonia*) sont au nombre de 30, soit 14 % des espèces. 137 espèces corticoles ont été relevées (46,7 %), 117 espèces lignicoles (40,1 %) et 38 terricoles, sur le sol ou la mousse des rochers (13,0 %) (tableau 2). Toutefois, si une espèce n'a qu'une seule forme biologique, elle peut par contre apparaître sur deux, voire trois des différents substrats. Les crustacés dominent nettement sur les substrats corticoles (66,4 %) et lignicoles (76 %). Il ne reste ensuite qu'environ 15 % d'espèces foliacées ou fruticuleuses. Sur le sol, par contre, ce sont les foliacés qui dominent (44,7 %), principalement composés du genre *Peltigera*, suivis de près par les espèces fruticuleuses (31,6 %) (uniquement du genre *Cladonia*); les crustacés ne représentant que 23,7 %. Tous les relevés d'un hectare possèdent des lichens corticoles, dont quatre relevés ne comportent que des espèces corticoles, aucun lichen terricole ou lignicole n'y ayant été trouvé. Cinq relevés ont des lichens corticoles et terricoles, mais pas de lignicoles; les 12 relevés restants ont des représentants des trois catégories de substrats (figure 2).

Nouveautés floristiques

Malgré l'ancienneté de ces études, l'ensemble des résultats permet de signaler plusieurs espèces inédites pour la Suisse ou pour le canton de Vaud. Deux espèces sont nouvelles pour la Suisse: *Abscontidella sphagnorum* Vězda & Poelt et *Agonimia repleta* Czarnota & Coppins.

Abscontidella sphagnorum a été découverte par Maria Cristina Mola, à la Roche Perrause, aux coordonnées 514,930/160,747 ± 10 m, à 1375 m d'altitude, dans la hêtraie à sapin de l'étage montagnard, sur la souche d'épicéa (*Picea abies*) S07 de la zone A1, une fois sur l'écorce et une deuxième fois sur le bois mort. Il s'agit d'une espèce discrète colonisant les sphaignes dans les tourbières, comme son nom le suggère, mais aussi le bois pourrissant (WIRTH *et al.* 2013) ou les corniches rocheuses en montagne (SMITH *et al.* 2009). Elle a été signalée dans les Alpes allemandes et autrichiennes (NIMIS *et al.* 2018).

Agonimia repleta Czarnota & Coppins a été découverte par Mathias Vust, le 26.08.2015, non loin du sommet du Mont Tendre, aux coordonnées 514,045/160,630 ± 4 m, à 1560 m, sur un affleurement calcaire moussu, dans un pâturage du relevé L19. Il s'agit d'une espèce décrite en 2000 (CZARNOTA & COPPINS 2000), signalée en Allemagne par WIRTH *et al.* (2013), mais pas dans les Alpes (NIMIS *et al.* 2018).

De plus, en se référant au catalogue des lichens de Suisse (CLERC & TRUONG 2012), 31 espèces sont nouvelles pour le canton de Vaud. Toutefois, en excluant les deux espèces nouvelles pour la Suisse citées ci-dessus et trois autres déjà signalées depuis 2012 et publiées (*Candelariella efflorescens* aggr. signalée au Bois de Chênes (VUST & MERMILLIOD 2019), *Lecanora subrugosa* Nyl. relevée dans les Bois du Jorat (VUST & MERMILLIOD 2018) et à la Grande Cariçaie (VUST *et al.* 2019) et *Leptogium pulvinatum* (Hoffm.) Otálora à la Grande Cariçaie), ce sont donc 26 espèces qui sont mentionnées pour la première fois dans le canton de Vaud. Deux de ces espèces ont été signalées sur le sol, 8 sur des écorces et 23 sur du bois mort. Quinze sont issues de l'étude du bois mort (MOLA 2005), 8 sont tirées de VUST (2015) et 3 sont communes aux deux travaux (tableau 3 et annexe I). En outre, 8 espèces corticoles signalées à Montricher n'étaient pas connues dans le Jura en 2002 et ne comportent pas de catégorie de Liste rouge pour cette région dans la première Liste rouge nationale (SCHEIDEGGER & CLERC 2002). Plusieurs autres échantillons déterminés de manière incertaine pourraient allonger cette liste de nouveautés au fur et à mesure de la publication de nouvelles monographies et clés de détermination.

Tableau 1. Diversité des espèces de lichens trouvée selon les relevés, sur les souches (MOLA 2005) et sur les surfaces d'un hectare (VUST 2015).

Zone	(Mola 2005)				(Vust 2015)
	Zone 1. Roche Perrause		Zone 2. Combe de la Verrière		
Échantillonnage	pré-éch.	éch. de rech.	pré-éch.	éch. de rech.	
Nombre de relevés	18	15	14	15	21
Nombre minimum d'espèces	1	4	2	5	11
Nombre maximum d'espèces	14	35	17	26	67
Moyenne	5,16	14,07	7,64	13,73	34,00

Tableau 2. Proportion de lichens crustacés, foliacés et fruticuleux sur les substrats corticoles, lignicoles et terricoles.

	crustacés s.l.	%	foliacés	%	fruticuleux s.l.	%	Total
corticoles	91	66,4	26	19,0	20	14,6	137
lignicoles	89	76,1	14	12,0	14	12,0	117
terricoles	9	23,7	17	44,7	12	31,6	38

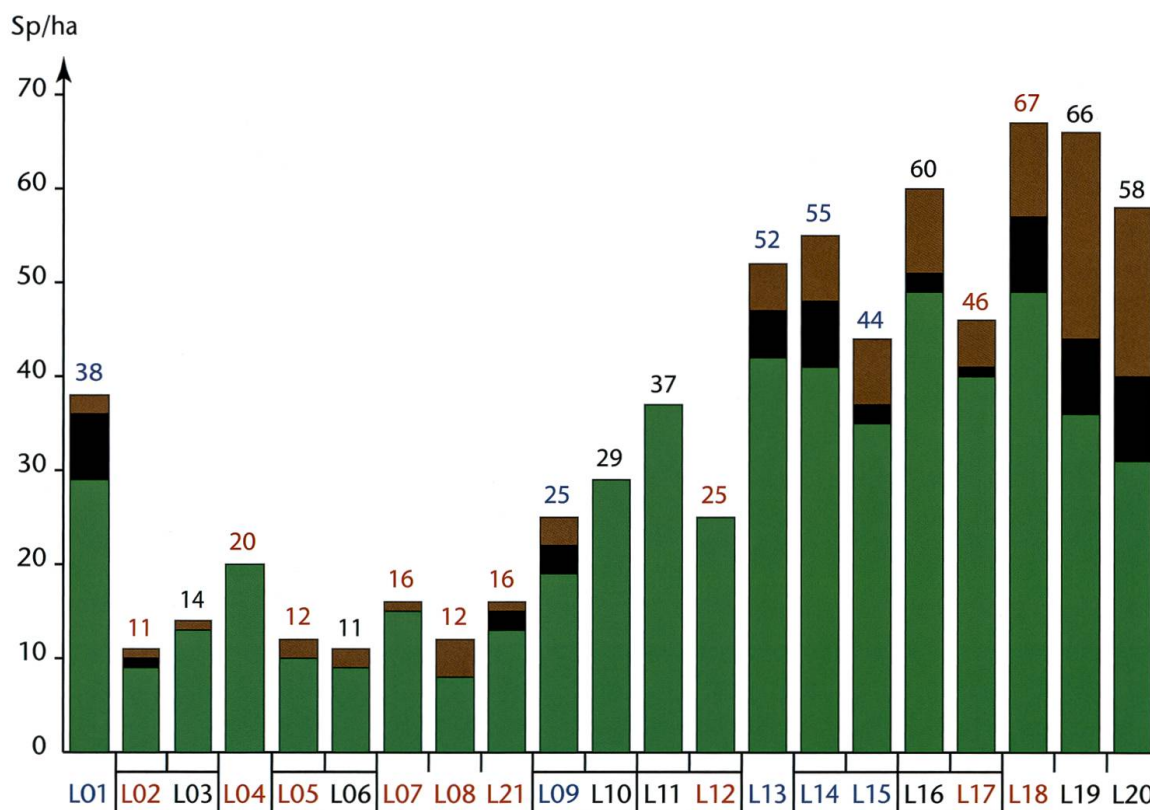


Figure 2. Représentation de l'abondance des espèces dans chacun des 21 relevés, selon le substrat. En vert, les lichens corticoles; en noir, les lignicoles et en brun, les terricoles. Le total des espèces est donné pour chaque relevé. Le code du relevé et le total des espèces sont en rouge pour les relevés en réserve forestière naturelle, en bleu pour les relevés en réserve forestière à interventions particulières et en noir pour les relevés hors réserve. Le relevé 21 a été placé à côté du relevé 8, tous deux portant sur des érablaies.

Tableau 3. Liste des espèces signalées pour la première fois dans le canton de Vaud, avec le substrat de l'espèce et l'origine datée de la mention.

Genre espèce auteurs	Substrat	Projet
<i>Absconditella lignicola</i> Vězda & Pisút	lignicole	Mola (2005) et Vust (2015)
<i>Biatora ocelliformis</i> (Nyl.) Arnold	corticole	Vust (2015)
<i>Buellia arborea</i> Coppins & Tønsberg	lignicole	Mola (2005)
<i>Caloplaca coralliza</i> Arup & Akelius	corticole	Vust (2015)
<i>Catillaria erysiboides</i> (Nyl.) Th. Fr.	lignicole	Mola (2005)
<i>Chaenotheca xyloxena</i> Nadv.	corticole et lignicole	Mola (2005) et Vust (2015)
<i>Cladonia ecmocyna</i> Leight.	terricole	Vust (2015)
<i>Cladonia norvegica</i> Tønsberg & Holien	lignicole	Mola (2005)
<i>Cladonia sulphurina</i> (Michx.) Fr.	corticole, lignicole et terricole	Vust (2015)
<i>Gyalideopsis piceicola</i> (Nyl.) Vězda & Poelt	lignicole	Mola (2005)
<i>Hypocomyce caradocensis</i> (Nyl.) P. James & Gotth. Schneid.	corticole et lignicole	Mola (2005) et Vust (2015)
<i>Lecanora albellula</i> Nyl.	lignicole	Mola (2005)
<i>Lecanora expallens</i> Ach.	corticole	Vust (2015)
<i>Lecanora mughicola</i> Nyl.	lignicole	Mola (2005)
<i>Micarea anterior</i> (Nyl.) Hedl.	lignicole	Mola (2005)
<i>Micarea rhabdogena</i> (Norman) Hedl.	lignicole	Mola (2005)
<i>Micarea viridileprosa</i> Coppins & Van den Boom	corticole	Vust (2015)
<i>Multiclavula mucida</i> (Pers.) R. H. Petersen	lignicole	Vust (2015)
<i>Pycnora leucococca</i> (R. Sant.) R. Sant.	lignicole	Mola (2005)
<i>Rinodina conradii</i> Körb.	lignicole	Mola (2005)
<i>Steinia geophana</i> (Nyl.) Stein	lignicole	Mola (2005)
<i>Strangospora deplanata</i> (Almq.) Clauzade & Cl. Roux	lignicole	Mola (2005)
<i>Strangospora moriformis</i> (Ach.) Stein	lignicole	Mola (2005)
<i>Strangospora pinicola</i> (A. Massal.) Körb.	lignicole	Mola (2005)
<i>Thelocarpon laureri</i> (Flot.) Nyl.	lignicole	Mola (2005)
<i>Xylographa trunciseda</i> (Th. Fr.) Redinger	corticole et lignicole	Vust (2015)

Diversité des habitats ou bêta-diversité

Les trois principaux types de forêts présents à Montricher sont la hêtraie de montagne (*Cardamino-Fagetum*), la hêtraie à sapin (*Abieti-Fagetum*) et l'érablaie (*Lunario-Acerion*). À l'intérieur de ces forêts se trouvent des microhabitats colonisés par des lichens spécifiques. En premier lieu, ce sont le pH et la structure des écorces qui jouent un rôle essentiel. D'une part, les troncs d'arbres vivants accueillent à leur surface des lichens différents selon l'acidité de leur écorce. Ainsi, les conifères sont colonisés par les lichens acidophiles, de même que quelques feuillus comme le cerisier et le bouleau. Par contre, les lichens neutro- à basophiles croissent sur les feuillus comme le hêtre, l'érable, le tilleul, le sorbier ou le noyer. Le chêne occupe une position intermédiaire avec une écorce peu acide et des espèces faiblement acidophiles (BARKMANN 1958). Une fois morts, tous les troncs sur pied et écorcés ou couchés et en décomposition sont des substrats acides, tout comme les souches. D'autre part, la rugosité et la porosité des écorces attirent des colonisateurs différents. Il existe ainsi des espèces pionnières ne colonisant que les écorces lisses des jeunes érables (*Acer pseudoplatanus*), des hêtres (*Fagus*

sylvatica) ou des sorbiers des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*) et d'autres exigeant l'écorce rugueuse et crevassée des chênes ou des vieux arbres.

Bien qu'aucun relevé phytosociologique n'ait été effectué, il est possible de reconnaître plusieurs communautés de lichens présentes dans les forêts de Montricher. La nomenclature et la description succinctes sont tirées de MUCINA *et al.* (2016).

Graphidion scriptae Ochsner ex Felföldy 1941

Communauté des lichens corticoles crustacés sur écorce lisse, neutre à modérément acide, en situation ombragée et modérément humide. C'est le groupement que l'on rencontre sur les jeunes arbres et les essences à écorce neutre restant longtemps lisse, comme le hêtre et le sorbier. C'est un groupement qui supporte une faible luminosité et qui se rencontre abondamment dans la hêtraie mésophile de l'étage montagnard inférieur (figure 3A).

Parmelion physodis von Krusenstjerna 1945 nom. corr. propos.

Communautés des lichens corticoles, fruticuleux et foliacés, sensibles à la pollution, sur écorce acide et pauvre en nutriments, exposée à une humidité atmosphérique modérée. Ce groupement est très fréquent sur les troncs et les branches des conifères en montagne, notamment dans la hêtraie à sapin de l'étage montagnard supérieur et au-dessus, dans les pâturages boisés (figure 3B).

Usneion barbatae Ochsner 1928

Communauté de grands lichens fruticuleux, très sensibles à la pollution atmosphérique, sur écorces acides et pauvres en nutriments, en situation de forte humidité induite par la fréquence élevée des brouillards. Dans des forêts de Montricher, elle ne se rencontre que dans les relevés effectués aux altitudes les plus élevées et se reconnaît bien aux barbes qui pendent des conifères (figure 3C).

Lobarion pulmonariae Ochsner 1928

Communauté de bryophytes et de lichens hygrophiles formant de larges coussins sur les écorces riches en bases, les affleurements et les rochers en situation ombragée. Elle se rencontre dans des forêts proches de l'état naturel et sur de vieux arbres ; elle a été observée à Montricher sur les érables, à partir de 1200 m environ et comporte un grand nombre d'espèces menacées dans le Jura (figure 3D).

Calicion hyperelli Černohorský et Hadač in Klika et Hadač 1944

Communauté des lichens calicioïdes ombrophobes (abrités de la pluie). Elle se rencontre sur les flancs penchés et les faces des troncs abrités de la pluie, sur les conifères, surtout les sapins dans les forêts de Montricher. Elle se compose surtout de caliciales, des lichens à fructifications en forme de petits clous plantés dans l'écorce des arbres (figure 3E).

Leprarion Almborn 1948

Communauté de lichens pulvérulents ombrophobes (abrités de la pluie), sur écorce ou bois mort, en situation semi-ombragée et humide. Elle se rencontre le plus souvent au pied des arbres, ou sous les grosses branches, dans des niches à l'abri de la pluie, aussi bien des feuillus que des conifères. Cette communauté est beaucoup plus fréquente que la précédente (figure 3F).

Cladonion coniocraeae Duvigneaud ex James *et al.* 1977

Communauté de lichens appréciant une certaine humidité et une certaine ombre, colonisant les troncs en décomposition et parfois aussi des roches ou des sols recouverts d'humus. Elle se rencontre à Montricher sur le pied moussu des conifères et sur les troncs morts moussus, tombés au sol (figure 3G).

Lecanorion variaie Barkmann 1958

Communauté des lichens crustacés, sur écorce acide pauvre en nutriments, appréciant une certaine sécheresse atmosphérique. Les parties les plus sèches des souches sont colonisées par des membres de cette communauté, avec notamment *Lecanora symmicta* et *Micarea denigrata* (figure 3H).

Par contre, les souches les plus décomposées, comportant typiquement *Micarea prasina* et *Chaenotheca xyloxena* n'ont pu être reliées de manière satisfaisante à aucune alliance de la synthèse européenne des communautés dominées par des mousses ou des lichens (MUCINA *et al.* 2016); tout comme les lichens terricoles qui se rencontrent sur la mousse des rochers calcaires ou sur les sols superficiels et secs de montagne.

DISCUSSION

Les forêts de Montricher sont-elles riches en lichens ?

Plusieurs chiffres semblent en attester : 215 espèces de lichens relevées, avec un maximum de 35 espèces sur une souche ou 67 espèces dans un hectare montrent une belle diversité, correspondant certainement à des conditions très favorables aux lichens. Il n'y a que peu de comparaisons disponibles. Toutefois la même méthode de relevés d'un hectare a été utilisée pour étudier les lichens des forêts de la Grande Cariçaie, à 435 m d'alt., ainsi que dans les Préalpes vaudoises, au Bois des Arlettes (Ormonts-Dessous), à 1 650 m d'alt. Dans la Grande Cariçaie, les 12 relevés d'un hectare comportent entre 10 et 39 espèces par relevé, avec une moyenne de $24,6 \pm 7,8$ espèces par hectare (VUST *et al.*, 2019), tandis que les six relevés effectués au Bois des Arlettes comptent entre 63 et 81 espèces par relevé, avec une moyenne de $72,2 \pm 6,6$ espèces par hectare (VUST, 2016). Au total, ce sont 154 espèces de lichens qui ont été répertoriées dans la Grande Cariçaie et 145 au Bois des Arlettes. En comparaison, les relevés de Montricher sont beaucoup moins homogènes, présentant $34 \pm 19,8$ espèces par hectare en moyenne. En dehors de Suisse, les hêtraies des Carpathes présentent plusieurs points communs avec la région de Montricher, tel le gradient altitudinal, le relief doux et la quantité de précipitations (de 1000 à 2000 mm/an pour Montricher (MÉTÉOSUISSE 2020; SILVA 2021); 1134 mm/an en Ukraine). L'étude de vieilles hêtraies vierges entre 400 et 1 200 m d'altitude a permis de relever 198 espèces de lichens (DYMAYTROVA *et al.* 2014). Il ne s'agit pas de comparer ce qui n'est pas comparable, mais d'obtenir quelques jalons. Il n'existe en effet aucune étude en Suisse présentant la diversité des lichens en fonction des types de forêts et des types d'exploitation. Il est clair que le seul chiffre de la richesse spécifique est insuffisant pour décrire et comparer les forêts entre elles. Le nombre de relevés d'un hectare influe probablement sur la richesse obtenue dans une région. Le gradient altitudinal éventuel induit des changements de végétation, susceptibles d'augmenter la diversité spécifique. Le nombre d'espèces par hectare est une donnée standardi-



Figure 3. Diversité des lichens rencontrés dans les forêts de Montricher. A. *Graphis scripta*. B. *Pseudevernia furfuracea*. C. *Bryoria capillaris*. D. *Lobaria pulmonaria*. E. *Lepraria* sp. F. *Calicium viride*. G. *Cladonia fimbriata*. H. *Xylographa parallela*.

sée, moins sujette aux divers biais que la richesse spécifique par région. Par contre les moyennes des nombres d'espèces par hectare des relevés d'une même région dépendent à nouveau du nombre de relevés, du gradient altitudinal ou de la diversité des types de forêts. Derrière les chiffres de richesse spécifiques se cachent les effets de différents paramètres difficiles à expliciter, comme l'âge de la forêt, la continuité biologique, la diversité des microhabitats ou l'abondance de vieux arbres et de bois mort. Alors que les forêts de Montricher, autrefois pâturées, se sont beaucoup densifiées, ce n'est pas le cas du Bois des Arlettes, suggérant une plus longue continuité biologique dans ce dernier cas (Swisstopo, comparaison des anciennes photos aériennes), ce qui pourrait expliquer en partie les différences de richesse spécifique entre les deux régions. Ces relevés par hectare, liés à un type précis de forêt, constituent le matériel pour de futures méta-analyses. Il serait particulièrement intéressant et utile d'obtenir à terme une idée de la biodiversité lichénique potentielle maximale d'un type de forêt, afin d'évaluer à quel point l'exploitation (ou la mise en réserve) a réduit, ou au contraire préservé, voire favorisé la biodiversité en forêt, dont les lichens constituent une part importante.

Quelle est la valeur des lichens forestiers de Montricher ?

Vingt espèces se trouvent sur la Liste des espèces prioritaire au niveau national (OFEV 2019), dont 12 sont liées aux vieux arbres (SCHEIDEGGER & STOFER 2009). Mais 34 espèces principalement lignicoles ne comportent pas de catégorie de Liste rouge, le substrat lignicole n'ayant pas été pris en compte dans la première Liste rouge nationale (SCHEIDEGGER & CLERC 2002) (tableau 4 et annexe I).

La présence de deux nouvelles espèces pour la Suisse et de 26 nouvelles espèces pour le canton de Vaud, ainsi que celle de 20 espèces menacées, prioritaires au niveau suisse, et 12 espèces liées aux vieux arbres, permet d'affirmer que les forêts de Montricher ont une importante valeur cantonale, régionale pour la chaîne du Jura, et même nationale. Cela tient à deux éléments. D'une part, certaines zones sont très favorables aux lichens ou comportent des lichens très particuliers et rares. La Roche Perrause en est un exemple, mais ce n'est pas le seul. D'autre part, c'est la première fois qu'une étude des lichens lignicoles aussi poussée est menée. Comme une bonne partie de ces lichens se trouvent dans des réserves forestières, il y a toutes les chances qu'ils se maintiennent à l'avenir. Plus encore, il se pourrait que la situation s'améliore avec le temps. En effet, le vieillissement des peuplements en réserves forestières devrait être favorable à de plus en plus d'espèces de lichens, aussi bien corticoles sur les vieux arbres, que lignicoles sur le bois mort dont le volume devrait augmenter (SILVA *et al.* 2021b). Or, ce sont justement parmi ces espèces liées aux vieux arbres que se trouvent les espèces forestières menacées (SCHEIDEGGER & STOFER 2009). Et de plus, le nombre d'espèces menacées et prioritaires présentes à Montricher pourrait « augmenter » le jour où les espèces lignicoles seront intégrées dans la Liste rouge nationale. Il est important de rappeler ici que les catégories de menace et de priorité n'existent actuellement que pour les lichens corticoles et terricoles.

Où se trouvent les zones les plus riches en lichens et pourquoi ?

D'importants écarts de diversité ont été constatés entre les différents relevés à Montricher, aussi bien dans les relevés de souches, que dans les relevés d'un hectare. Sur les 152 espèces trouvées sur les souches, 59 ne se trouvent qu'à la Roche Perrause, 33 autres uniquement à la Combe de la Verrière et les 60 dernières dans les deux sites (MOLA 2005). L'analyse ANOVA

Tableau 4. Liste des espèces de lichens relevées dans les forêts de Montricher et figurant sur la Liste des espèces prioritaires au niveau national (OFEV 2019). Les espèces figurent avec les catégories de Liste rouge selon SCHEIDEGGER & CLERC (2002) : CR: en danger critique d'extinction, EN: en danger d'extinction ; VU: vulnérable. Figurent également les espèces qui semblent être « fidèles » aux vieilles forêts de feuillus de plaine en Grande-Bretagne selon ROSE (1976) (VF); les espèces utilisées pour calculer l'index révisé de continuité écologique en Grande-Bretagne selon ROSE (1976) (IRCE); les espèces indicatrices de longue continuité forestière dans les forêts boréales de conifères (TIBELL 1972) (CF) et les espèces prioritaires liées aux vieux arbres selon SCHEIDEGGER & STOFER (2009) (VA).

Genre espèce	LR CH	LR Jura	Priorité	VF	IRCE	CF	VA
<i>Arthonia didyma</i>	LC	LC		1	1		
<i>Arthonia leucopellaea</i>	VU	EN	4				1
<i>Biatora ocelliformis</i>	EN	EN	3				1
<i>Caloplaca herbidella</i>	LC	VU		1			
<i>Catinaria purpurea</i>	NT	EN		1	1	1	
<i>Cetrelia olivetorum</i>	EN	CR	3				
<i>Chaenotheca brunneola</i>				1			
<i>Chaenotheca phaeocephala</i>	VU	EN	4				1
<i>Chaenotheca subroscida</i>	VU	VU	4				1
<i>Cladonia caespiticia</i>	VU		4				
<i>Cladonia cariosa</i>	VU		4				
<i>Collema nigrescens</i>	VU	VU	4				1
<i>Cyphelium karelicum</i>	VU	EN	4			1	1
<i>Lecanactis abietina</i>	VU	EN	4				1
<i>Lecidea betulicola</i>	EN	CR	3				
<i>Lobaria pulmonaria</i>	VU	VU	4	1	1		1
<i>Loxospora elatina</i>	LC	VU		1	1		
<i>Megalaria pulverea</i> (syn : <i>Catillaria p.</i>)	VU	—	4	1			1
<i>Mycobilimbia carnealbida</i>	VU	—	4				1
<i>Nephroma parile</i>	NT	NT		1			
<i>Nephroma resupinatum</i>	VU	VU	4				1
<i>Ochrolechia pallescens</i>	EN	CR	3				1
<i>Ochrolechia szatalaensis</i>	VU	EN	4				1
<i>Parmeliella triptophylla</i>	NT	VU		1	1		
<i>Pertusaria coccodes</i>	VU	VU	4				
<i>Pertusaria coronata</i>	VU	VU	4				
<i>Pertusaria pupillaris</i>	NT	NT				1	
<i>Pyrenula nitida</i>	LC	VU		1	1		
<i>Rinodina conradii</i>	VU	—	4				
<i>Strangospora deplanata</i>	CR	—	2				

effectuée à partir des valeurs écologiques des espèces exclusives à chaque site n'a pas montré de différences écologiques significatives entre les deux sites, quant à la lumière, la température ou l'humidité (MOLA 2005). Les analyses ACP et ANOVA portant sur l'ensemble des espèces montrent que le seul paramètre discriminant entre les deux sites est l'altitude (MOLA 2005). Cette hypothèse est appuyée par l'impression de terrain suggérée lors des relevés par hectare (VUST 2015). Plus l'altitude augmente, plus le nombre d'espèces de lichens relevés s'accroît (figure 4). La droite de régression entre l'altitude des 21 relevés par hectare et leur diversité pré-

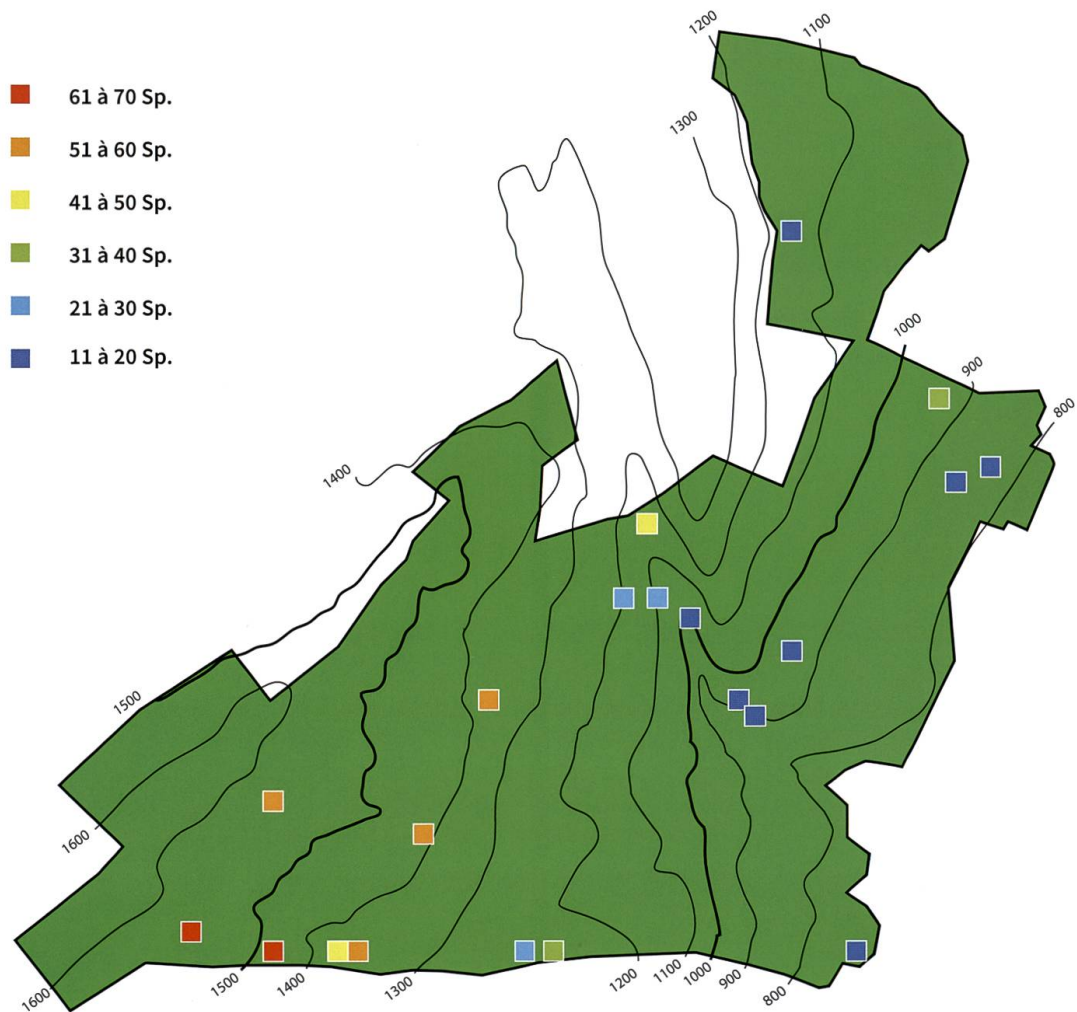


Figure 4. Représentation cartographique des relevés par hectare coloriés en fonction de la richesse spécifique.

sente un R^2 de 0,77 et une valeur-p de 0,00000017, ce qui confirme ici la corrélation positive entre l'altitude et la diversité des espèces (figure 5). La pente de la droite de régression montre une augmentation de 6,9 espèces par 100 m d'altitude. L'altitude, cependant, ne saurait expliquer à elle seule les variations de la diversité des espèces. Plusieurs facteurs plus difficilement mesurables se cachent en effet derrière l'altitude. Faute de données pluviométriques précises, l'humidité n'a pu être prise en compte dans les analyses. Or, les précipitations augmentent avec l'altitude dans le Jura, tout comme la fréquence des brouillards (MÉTÉOSUISSE 2020). Les lichens dépendant des périodes d'humidité pour croître, l'augmentation de précipitations et de la fréquence des brouillards pourraient donc favoriser la diversité et la luxuriance des lichens. La lumière est également un élément clé dans la répartition des lichens. Elle est indispensable pour la photosynthèse des algues dont dépend la survie des champignons lichénisés. Une forêt fermée, quelle que soit sa composition ou son mode d'exploitation, sera plus pauvre en lichens qu'une forêt claire, ou comportant des clairières. En effet, même si des espèces appréciant (ou supportant) l'ombre peuvent être présentes, il y manquera toujours le cortège des espèces de lumière (BARKMAN 1958). La lumière incidente (ou *a contrario* la densité de la canopée) a été mesurée au-dessus de chacune des souches avec un densiomètre (Spherical densiome-

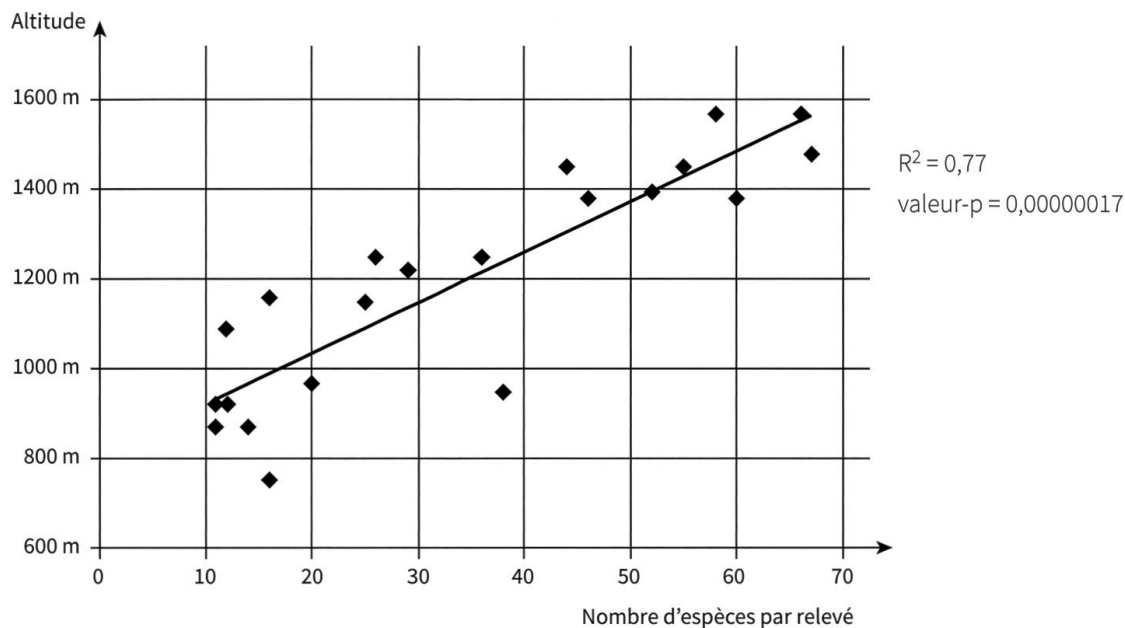


Figure 5. Corrélation entre diversité des lichens et augmentation de l'altitude dans les forêts de Montricher. La droite de régression entre la richesse spécifique des 21 relevés par hectare et leur altitude est donnée avec son coefficient de détermination (R^2) et sa valeur-p.

ter, Model-A, Lemmon) (MOLA 2005), ce qui n'est pas été possible à l'échelle d'un hectare. Dans ce dernier cas, les indications fournies dans les descriptions des relevés ne sont donc que des impressions de terrain (annexe II). La composition et la structure des forêts influencent également la quantité de lumière arrivant sur les troncs. Les hêtres ont une frondaison particulièrement dense, ne laissant passer que très peu de lumière ; il n'y a d'ailleurs que peu ou pas de végétation en sous-bois. Les conifères des hêtraies à sapins interrompent la continuité de la canopée et permettent l'entrée de lumière jusqu'au sol. Dans les forêts de Montricher, plus l'altitude augmente, plus le rapport conifères/feuillus augmente et plus il y a de lumière au sol. C'est une constatation, plutôt qu'une règle établie. Ce paramètre vient donc également soutenir l'hypothèse de l'augmentation des espèces en fonction de l'altitude. En théorie, les forêts de Montricher comporteraient donc davantage de lichens aux altitudes élevées en raison des précipitations et de l'humidité atmosphérique plus élevées, ainsi que par le fait que davantage de lumière pénètre dans la forêt jusqu'au sol. Bien que ces co-variables n'aient pas été mesurées, cette hypothèse est corroborée par les résultats obtenus dans les vieilles hêtraies des Carpathes ukrainiennes (DYMUTOVA *et al.* 2014), où une augmentation de la diversité des espèces a été corrélée avec une augmentation de l'altitude, de la lumière dans les peuplements et de l'âge des arbres, respectivement leur diamètre.

Plusieurs autres paramètres liés à l'exploitation humaine des forêts peuvent aussi fortement influencer la diversité des lichens et parmi eux le diamètre des arbres. Volume et surface des souches ont été mesurés (MOLA 2005), mais cet aspect n'a pu être pris en compte dans les relevés par hectare. Seule l'impression générale et la présence de gros volume sont décrites (annexe II). Or, à diamètre égal lorsqu'il est coupé, un arbre est plus vieux en altitude qu'en plaine, où la croissance est plus rapide. Il y a donc moins d'interventions et les arbres sont plus vieux dans les relevés d'altitude. Cet élément peut aussi jouer un rôle sur la diversité

des lichens. Il a déjà été souligné l'importance de la diversité des essences forestières. Plus élevée sera cette diversité, plus diversifiées seront potentiellement les communautés de lichens à pouvoir s'implanter. À Montricher, le relevé L1 en est le meilleur exemple. Cette hêtraie de montagne comprend des fragments de frênaie autour de sources et d'étangs, ainsi que des îlots de conifères. C'est le relevé de basse altitude le plus riche en lichens, grâce à sa diversité d'essences. L'importance des microhabitats (ou dendromicrohabitats) pour la biodiversité en forêt a récemment été mise en évidence, que ce soit pour les lichens ou d'autres organismes (LARRIEU *et al.* 2018). Ainsi, certains lichens ombrophobes colonisent la face abritée de la pluie des arbres penchés, ou la face inférieure des grosses branches, ou encore les cavités à la base des troncs. D'autres espèces croissent sur les parties mortes des arbres blessés ou cassés, sur les arbres morts sur pied ou couchés. La face supérieure ou les côtés des souches seront colonisés par des lichens différents en fonction de l'état de décomposition et de l'humidité du substrat. Des manchons de mousses seront favorables aux grands lichens foliacés comme *Lobaria pulmonaria*, *Nephroma bellum* et *N. resupinatum* ou encore *Leptogium saturninum*. L'exploitation forestière intensive avait tendance à soustraire des peuplements les arbres non-rectilignes, qui souvent comportaient nombre de ces dendromicrohabitats. Il s'en est suivi une régression des espèces de lichens qui y étaient liées (SCHEIDEGGER & STOFER 2015). Enfin, des essais de pâturage en forêt ont été tentés (MORARD 2021). À Montricher, ils sont documentés par les relevés L14 et L15. La comparaison avec et sans pâturage montre que dans la mesure où le pâturage est extensif, lorsque le peuplement est parcouru par le bétail, plutôt que « tondu », il est alors favorable aux lichens, limitant le sous-bois et créant plus de luminosité au sol et au pied des arbres. Par contre, si la présence du bétail fait disparaître tout bois mort, qu'il piétine tous les microhabitats des lichens terricoles et qu'il se frotte abondamment contre les troncs, il est évident que le pâturage a alors plus d'effets négatifs que positifs.

Y a-t-il des « vieilles » forêts à Montricher ?

Ce qui est décrit comme vieille futaie par HUCK & MORATTEL (2003) est une forêt comportant des arbres de plus de 50 cm de diamètre. L'écologue, quant à lui, attend le stade sénescant d'une forêt comportant des arbres mourant de vieillesse après plusieurs siècles de vie pour parler de vieille forêt (BÜTLER *et al.* 2015). La continuité écologique et l'ancienneté des forêts de Grande-Bretagne ont été évaluées grâce à la présence de certaines espèces de lichens par ROSE (1976). L'étude des lichens des forêts de Montricher permet-elle de se prononcer sur cette question? La méthode de Rose n'est pas directement applicable en Suisse, plusieurs espèces notamment océaniques, en étant absentes. Néanmoins, 11 espèces trouvées à Montricher font partie des 55 espèces semblant être « fidèles » aux vieilles forêts de feuillus de plaine en Grande-Bretagne (ROSE 1976); sept espèces font partie de la liste des 30 espèces utilisées pour calculer l'index révisé de continuité écologique en Grande-Bretagne (ROSE 1976) et trois font partie des 20 espèces indicatrices de longue continuité forestière dans les forêts boréales de conifères (TIBELL 1972). Enfin 13 espèces sont des espèces prioritaires liées aux vieux arbres (SCHEIDEGGER & STOFER 2009) (tableau 4). C'est peu pour appliquer l'une des méthodes citées. Néanmoins, en additionnant les présences de ces 24 espèces, il est possible d'évaluer à quel point les relevés correspondent à des vieilles forêts. Les souches ne comportent que 1 à 3 espèces indicatrices, ce qui est compréhensible puisque les espèces indicatrices des vieilles forêts sont pour la plupart des espèces d'écorces d'arbres vivants. Il apparaît ensuite que tous les

relevés d'un hectare ont au moins une espèce indicatrice, sauf le relevé L3, mais que les relevés L1 à L9, plus le 21, n'en ont qu'une à trois, tandis que les relevés L10 à L20 en comportent de 3 à 11. Les relevés les plus susceptibles d'être considérés comme des vieilles forêts selon la présence d'espèces indicatrices sont les relevés L13 et L14, avec 9 et 11 espèces, et le relevé L16, avec 10 espèces. Les relevés L13 et L14 sont en réserve particulière, avec interventions, alors que le relevé L16 est juste à l'extérieur de la réserve naturelle de la Roche Perrause (figure 1)! Or, ce n'est que dans ce dernier cas de réserve naturelle que l'on permet à la forêt de vieillir. Il est probablement prématuré de parler de vieilles forêts pour des formations âgées d'une centaine d'années, mises en réserve il y a 20 ans sur la commune de Montricher. SILVA *et al.* (2021b) arrivent à des conclusions comparables. Néanmoins, il se pourrait que quelques surfaces montrent quelques caractéristiques des forêts âgées, la présence de vieux arbres et d'arbres morts y contribuant notamment. On peut ainsi voir ici ou là des prémices de conditions comparables à celles des vieilles forêts.

En quoi le mode d'exploitation ou la mise en réserve influencent-ils les lichens ?

L'importance de la lumière, des vieux arbres et du bois mort de gros diamètre (troncs et souches) pour les lichens a déjà été mentionnée. L'exploitation forestière du dernier siècle ou demi-siècle a conduit à une prépondérance d'arbres droits et relativement jeunes. L'arrêt de l'exploitation lors de la mise en réserve, il y a vingt ans, n'a pas encore eu d'effets positifs sur les lichens. En effet, l'écorce des arbres n'a pas encore eu le temps de s'épaissir ou de se craqueler et ainsi d'acquérir un pouvoir absorbant de l'eau suffisamment grand pour héberger les espèces de vieilles forêts. Vingt ans ne représentent que 2 cm de croissance, en moyenne, pour les lichens et la quantité de bois mort n'a pas encore substantiellement augmenté (SILVA *et al.* 2021b). Au contraire, certaines réserves naturelles se sont obscurcies en raison de la densification des peuplements et de leur canopée, devenant provisoirement moins favorables aux lichens. Les relevés d'un hectare les plus sombres ont été observés dans les réserves à basse altitude, alors que leurs correspondants en forêts exploitées sont plus lumineux, faisant l'objet d'interventions périodiques ayant pour but d'éclaircir les peuplements. Pour l'instant, plusieurs relevés en réserve comportent donc moins de lichens que leur équivalent exploité (L2 et L3; L9 et L10; L11 et L12; L16 et L17). Les peuplements choisis pour la mise en réserve naturelle sont jeunes d'un point de vue écologique et il est normal qu'ils passent par une densification avant de vieillir et que la « gap dynamic » s'installe (SILVA *et al.* 2021b), ce qui demandera plusieurs décennies! Ce travail est donc à considérer comme un état de référence davantage que comme une étude documentant les effets de l'arrêt de l'exploitation des forêts sur les lichens, ce qui serait prématuré.

Les mesures de gestion en forêt exploitée qui peuvent favoriser les lichens sont donc i) de garantir une diversité d'essences indigènes dans les peuplements; ii) tout en conservant les vieux arbres, garantie de la présence de dendromicrohabitats, et iii) en maintenant les arbres à dendromicrohabitats particuliers, quitte à les classer comme arbres-habitats, pour favoriser une biodiversité aussi élevée que possible, ces microhabitats abritant non seulement des lichens, mais aussi des champignons et nombre d'insectes spécifiques; iv) de maintenir en forêt du bois mort de gros diamètre, que ce soit sous forme d'arbres morts sur pied, de tronc morts couchés ou de souches, les souches hautes, de 1 à 2 m étant particulièrement favorables.

CONCLUSION

Les deux premières études sur les lichens dans les forêts de Montricher se sont avérées très complémentaires, bien que non coordonnées et réalisées dans des cadres très différents à dix ans d'intervalle. L'une comme l'autre ont apporté un lot conséquent de données, de nouveautés floristiques, d'indications concernant la présence d'espèces menacées et d'éléments pour comprendre les principaux paramètres permettant aux lichens de se développer de manière optimale dans ce type de milieu. Néanmoins, les connaissances acquises sont encore loin d'être exhaustives. Plusieurs échantillons attendent encore d'être identifiés de façon sûre. D'autre part, plusieurs groupes nécessitant l'analyse systématique de la chimie pour la détermination des espèces, comme par exemple le genre *Lepraria*, n'ont pu être suffisamment étudiés faute de temps. L'étude du bois mort, celle des souches en particulier, s'est révélée particulièrement intéressante et prometteuse, car elle n'a porté que sur deux seules zones et une cinquantaine de souches.

En général, la diversité des espèces à la surface du globe diminue avec l'augmentation de l'altitude et de la latitude, en raison de saisons de végétation plus courtes et de conditions de vie plus difficiles liées au froid, y compris pour les lichens en Suisse (VITTOZ *et al.* 2010). L'étude des lichens de Montricher montre un cas inverse, entre l'étage montagnard inférieur et l'étage subalpin. Ce cas n'est pas unique, puisqu'il a également été documenté dans les Carpathes ukrainiennes (DYMYTROVA *et al.* 2014). D'une part, les conditions naturelles sont plus favorables aux lichens en altitude, en raison de l'augmentation des précipitations, de la luminosité des peuplements et de l'apparition des conifères. D'autre part, les forêts d'altitude ont été moins exploitées, une grande partie étant en réserve forestière (SILVA *et al.* 2021a). Elles comportent donc plus de vieux arbres, plus de dendromicrohabitats, plus de bois mort et plus de structures favorables aux lichens terricoles que les forêts de basse altitude.

Les nombreuses espèces de lichens menacées, prioritaires et liées aux vieux arbres, aux vieilles forêts ou à la continuité écologique, qui ont été relevées dans les forêts de Montricher montrent l'importance régionale, voire nationale que revêt ce massif. Ces premières études offrent un état de référence, certes perfectible, mais déjà bien représentatif de leurs communautés de lichens. La situation de ces organismes, et du reste de la biodiversité, devrait encore s'améliorer avec le temps dans les réserves forestières naturelles, la quantité de vieux arbres, de dendromicrohabitats et de bois mort allant en augmentant.

REMERCIEMENTS

Les plus vifs remerciements sont adressés à Marc-André Silva, président, et à tous les membres de la Commission des réserves forestières de Montricher, qui ont attribué le mandat de l'étude des lichens à Mathias Vust, et à la commune de Montricher qui soutient ce projet pilote. Merci également à Nicolas Magain pour la relecture du manuscrit et ses remarques constructives.

BIBLIOGRAPHIE

- 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.
- BERG Å., EHNSTRÖM B., GUSTAFSSON L., HALLINGBÄCK T., JONSELL M. & WESLIEN J., 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology* 8: 718-731.

- BURGISSER, L., HABASHI-MAYOR, C., CLERC, P. & PRICE, M., 2004. Inventaire des lichens, des mousses et des hépatiques du Bois de la Grille (commune de Vernier, canton de Genève). *Saussurea* 34: 11-129.
- BÜTLER R., BOLLIGER M. & COMMARMOT B., 2015. Die Suche nach altem Wald in der Schweiz. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 2015 (2): 67-74.
- CAMATHIAS L., BERGAMINI A., KÜCHLER M., STOFER S. & BALTENSWEILER A., 2013. High-resolution remote sensing data improves models of species richness. *Applied Vegetation Science* 16(4): 539-551.
- CAMENZIND, R. & WILDI E., 1991. Die epiphytische Flechtenflora des Gurnigel-Gantrischgebietes (BE). *Botanica Helvetica* 101: 183-197.
- CLAUZADE G. & ROUX C., 2002. Likenoj de Okcidenta Europa. Volume 1 and 2. Association française de lichénologie.
- 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)]
- COPPINS B., 1983. A taxonomical study of the lichen genus *Micarea* in Europe. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botany series* 11 (2): 1-214.
- CULBERSON, C.F. & AMMANN, K., 1979. Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechten-substanzen. *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. *Journal of Chromatography* 238: 483-487.
- CZARNOTA P. & COPPINS B. J., 2000. A new species of *Agonimia* and some interesting lichens from Gorce Mts (Western Beskidy Mts) new to Poland. *Graphis scripta* 11: 56-60.
- DELARZE R., CIARDO F. & SACHOT S., 2003. Projet pilote de gestion écologique des forêts de Montricher (Jura vaudois, Suisse). Description de la végétation des forêts. In: NEET C., GOELDLIN P. & DELARZE R. (Éds). *Projet-pilote de gestion écologique des forêts de Montricher (Jura vaudois, Suisse). Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 20(2): 135-158.
- DELARZE R., GONSETH Y., EGGENBERG S. & VUST M. 2015. Guide des milieux naturels de Suisse. Rossolis, Bussigny. 435 p.
- DIETRICH, M., 1991. Die Flechtenflora des Merliwaldes, Giswil/OW (Zentralschweiz). *Botanica Helvetica* 101: 167-182.
- DIETRICH M. & SCHEIDEGGER C., 1996. Diversität und Zeigerwerte von epiphytischen Flechten der häufigsten Baumarten: Ein methodischer Ansatz zur Beurteilung von Umweltveränderungen im Wald und im Freiland. *Botanica Helvetica* 106: 85-102.
- DYMYTROVA D., NADYEINA O., HOBI M. L. & SCHEIDEGGER C., 2014. Topographic and forest-stand variables determining epiphytic lichen diversity in the primeval beech forest in the Ukrainian Carpathians. *Biodiversity Conservation* 23: 1367–1394.
- ESSEEN P.-A. & RENHORN K.-E., 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology* 12: 1307-1317.
- GRONER U. & CLERC P., 1988. Ausgewählte Beispiele zur Flechtenflora des Bödmerenwaldes, Schwyz (Zentralschweiz). *Botanica Helvetica* 98: 15-26.
- GRONER U., 1990. Die epiphytischen Makroflechten im Bödmerenwaldgebiet, Muotatal SZ. *Berichte der Schwyzerischen Naturforschenden Gesellschaft* 9: 77-93.
- GRONER U., 2010. Calicioid lichens and fungi in the Muota Valley, central Switzerland: high species diversity in a small area. *Candollea* 65 (2): 377-391.
- GRONER U., 2016. Flechten und assoziierte nicht lichenisierte Pilze des Bödmerenwald-Silbererengebietes im Muotatal, Kanton Schwyz (Schweiz). *Cryptogamica Helvetica* 22: 1-156.
- GRONER U., 2020. Eintausend Taxa auf 24 Quadratkilometer – Ergänzungen und Korrekturen zur Flechtenflora des Bödmerenwald-Silberengebietes, Kanton Schwyz. *Meylania* 66: 22-28.
- HEDENÅS H. & ERICSON L., 2000. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological conservation* 93: 43-53.
- HILMO O., 1994. Distribution and succession of epiphytic lichens on *Picea abies* branches in a boreal forest, Central Norway. *Lichenologist* 26: 149-169.
- HOLIEN, H., 1996. Influence of site and stand factors on the distribution of crustose lichens of the caliciales in a suboceanic spruce forest area in central Norway. *Lichenologist* 28: 315-330.
- HUCK J.-F. & MORATTEL D., 2003. Projet-pilote de gestion écologique des forêts de Montricher (Jura vaudois, Suisse). Description des peuplements forestiers. In: NEET C., GOELDLIN P. & DELARZE R. (Éds). *Projet-pilote de gestion écologique des forêts de Montricher (Jura vaudois, Suisse). Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, 20(2): 113-133.

- IMESCH N., STADLER B., BOLLIGER M. & SCHNEIDER O., 2015. Biodiversité en forêt: objectifs et mesures. Aide à l'exécution pour la conservation de la diversité biologique dans la forêt suisse. Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne. L'environnement pratique no 1503: 190 p.
- KUUSINEN M., 1996. Cyanobacterial macrolichens on *Populus tremula* as indicators of forest continuity in Finland. *Biological Conservation* 75: 43-49.
- LAMBELET-HAUETER C., BURGISSER L., CLERC P., GLOOR S., MOESCHLER P., MONNEY J.-C., MÜLLER A., PRICE M., RUCKSTUHL M., SALOMON CAVIN J. & ZBINDEN N., 2011. Le milieu bâti. In: LACHAT T., PAULI D., GONSETH Y., KLAUS G., SCHEIDEGGER C., VITTOZ P. & WALTER T. (Réd.). Évolution de la biodiversité en Suisse depuis 1900: Avons-nous touché le fonds? Zürich, Bristol-Stiftung; Bern, Stuttgart, Wien, Haupt. p. 223-263.
- LARRIERU L., PAILLET Y., WINTER S., BÜTLER R., KRAUS D., KRUMM F., LACHAT T., MICHEL A. K., REGNER Y. & VANDEKERKHOVE K., 2018. Tree related microhabitats in temperate and Mediterranean European forests: A hierarchical typology for inventory standardization. *Ecological Indicators* 84 (2018) 194-207.
- MÉTÉOSUISSE. 2020. https://www.meteosuisse.admin.ch/home/climat/le-climat-suisse-en-detail/cartes-mensuelles-et-annuelles.html?filters=precip_mean_2011_yy_2011 [consultation le 22 décembre 2020].
- MOLA M. C., 2005. The deadwood dwelling lichens of the Montricher forest reserve (VD, Switzerland). Mémoire pour l'obtention du diplôme d'études postgrades EPFL en environnement: sciences, ingénierie et management. EPFL/ENAC/ISTE/GECOS et Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.
- MORARD E., 2021. Réserves forestières de Montricher – Concept et indicateurs du suivi scientifique. In: SILVA M.-A. & VUST M. (Éds), 2021. 20 ans de réserves forestières à Montricher: premiers bilans. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29: 17-25.
- MUCINA L., BÜLTMANN H., DIERSSEN K., THEURILLAT J.-P., RAUS T., ČARNI A., ŠUMBEROVÁ K., WILLNER W., DENGLER J., GARCÍA R.G., CHYTRÝ M., HÁJEK M., DI PIETRO R., IAKUSHENKO D., PALLAS J., *et al.*, 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. Robert Peet (dir.), *Applied Vegetation Science*, vol. 19: 3-264.
- NEET C., GOELDLIN DE TIEFENAU P. & DELARZE R., (Éds), 2003. Projet-pilote de gestion écologique des forêts de Montricher (Jura vaudois, Suisse). *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 20(2): 97-310 et cartes annexées.
- NIMIS P.-L., HAFELLNER J., ROUX C., CLERC P., MAYRHOFER H., MARTELLOS S. & BILOVITZ P.-O., 2018. The lichens of the Alps – an annotated checklist. *MycKeys* 31: 1–634. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.31.23568>
- OFEV, 2019. Liste des espèces et des milieux prioritaires au niveau national. Espèces et milieux prioritaires pour la conservation en Suisse. Office fédéral de l'environnement, Berne. L'environnement pratique n° 1709: 98 p.
- OTMANI, N. & CLERC, P. 2009. Lichens inventory in the Versoix forest (canton of Geneva, commune of Versoix). Rapport non publié.
- POELT J. & VĚZDA A., 1977. Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft I. *Bibliotheca Lichenologica* 9: 1-258.
- PURVIS O. W., COPPINS B. J., HAWKSWORTH D. L., JAMES P. W. & MOORE D. M., 1992. The lichen flora of Great Britain and Ireland. Natural history museum publications. London.
- ROSE, F., 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands, pp: 279-307. In: BROWN, D. H., HAWKSWORTH, D. L. & BALEY R. H. (eds.), *Lichenology: Progress and Problems*. New York.
- SCHEIDEGGER, C. & CLERC P. (eds), 2002. Liste Rouge des espèces menacées en Suisse: Lichens épiphytes et terricoles. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage OFEFP, Berne, Institut fédéral de recherches WSL, Birmensdorf, et Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève. OFEFP-Série: *L'environnement pratique*.
- SCHEIDEGGER C. & STOFER S., 2009. Flechten im Wald: Vielfalt, Monitoring und Erhaltung. *Forum für Wissen* 2009: 39-50.
- SCHEIDEGGER C. & STOFER S., 2015. Bedeutung alter Wälder für Flechten: Schlüssel-strukturen, Vernetzung, ökologische Kontinuität. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 166 (2): 75-82.
- SILVA M.-A., 2021. Introduction au Mémoire « 20 ans de réserves forestières à Montricher ». In: SILVA M.-A. & VUST M. (Éds), 2021. 20 ans de réserves forestières à Montricher: premiers bilans. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29: 7-16.
- SILVA M.-A., DROLLINGER F. & ZUMBRUNNEN T., 2021a. Description des forêts et objectifs de gestion forestière. In: SILVA M.-A. & VUST M. (Éds), 2021. 20 ans de réserves forestières à Montricher: premiers bilans. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29: 15-45.

- SILVA M.-A., DROLLINGER F., MORARD E. & BÜTLER R., 2021b. Évolution du bois mort dans les forêts de Montricher. In: SILVA M.-A. & VUST M. (Éds), 2021. 20 ans de réserves forestières à Montricher: premiers bilans. *Mémoire de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 29: 47-61.
- SMITH C., APTROOT A., COPPINS B., FLETCHER A., GILBERT O.L., JAMES P.W. & WOLSELEY, P., 2009. The Lichens of Great Britain and Ireland. British Lichen Society, London. 1046 p.
- SÖDERSTRÖM L., 1988. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89-97.
- STOFER S., SCHEIDEGGER C., CLERC P., DIETRICH M., FREI M., GRONER U., JAKOB P., KELLER C., ROTH I., VUST M. & ZIMMERMANN E., 2008. SwissLichens - Webatlas der Flechten der Schweiz / Modul Verbreitung (Version 2). www.swisslichens.ch
- STOFER S., 2015. Fiches pratiques sur les lichens. [Published online January 2015]. Available from Internet <https://swisslichens.wsl.ch/fr/conservation-des-especes/depliants.html>
- ULICZKA H. & ANGELSTAM P., 1999. Occurrence of epiphytic macrolichens in relation to tree species and age in managed boreal forest. *Ecography* 22: 396-405.
- ULICZKA H. & ANGELSTAM P., 2000. Assessing conservation values of forest stands based on specialised lichens and birds. *Biological Conservation* 95: 343-351.
- TIBELL L., 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12: 427-450.
- VITTOZ P., CAMENISCH M., MAYOR R., MISERERE L., VUST M. & THEURILLAT J.-P., 2010. Subalpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss Inner Alps. *Botanica Helvetica* 120: 139-149.
- VUST M., 2015. Suivi scientifique des lichens des réserves forestières de Montricher. Rapport non publié destiné à la Commission des réserves de Montricher.
- VUST M., 2016. Étude des lichens du Bois des Arlettes. Rapport non publié destiné au Service des forêts du canton de Vaud.
- VUST M. & MERMILLIOD J.-C., 2018. Les lichens du Jorat. In: CHERIX, D. & ANNEN, M. (Eds.) 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. (Éd.) 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.
- VUST M., HINDEN H., VITTOZ P., BURGISSER L. & CLERC C., 2019. Les lichens et bryophytes de la Grande Caricaie. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 98: 53-75.
- WAGNER H. H., WERTH S., KALWIJ J. M., BOLLI J. C. & SCHEIDEGGER C., 2006. Modelling Forest colonization by an epiphytic lichen using a landscape genetic approach. *Landscape Ecology* 21: 849-865.
- WERTH S., WAGNER H. H., HOLDEREGGER R., KALWIJ J. M. & SCHEIDEGGER C., 2006. Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-growth Forest associated lichen. *Molecular Ecology* 15: 911-921.
- WIRTH, V. 1995. Flechtenflora, 2. Auflage. Ulmer.
- WIRTH, V., M. HAUCK & SCHULTZ M., 2013. *Die Flechten Deutschlands*. Vol. I & II. Ulmer. Stuttgart. 1244 p.

ANNEXES

Annexe I. Tableau croisé des espèces de lichens et des relevés.

(En ligne, à consulter sur www.svsn.ch).

Annexe II. Description des relevés d'un hectare.

Des paires de relevés, dans et hors des réserves, ont été définies dans des endroits comparables, chaque fois que c'était possible, afin de pouvoir étudier l'influence potentielle de l'exploitation ou de la non-exploitation sur les lichens. Ainsi les paires L2 et L3, L5 et L6, L9 et L10, pour les hêtraies de montagne; L11 et L12, L14 et L15 (cas particulier du pâturage en forêt), L16 et L17, pour les hêtraies à sapin; L8 et L21, pour les érablaies, L19 et L20 pour les pâturages boisés. Les relevés solitaires sont liés à des forêts particulières (L1, L18), des cas sans équivalent exploité (L4, L7) et des cas d'interventions particulières (L13 pour le grand tétras).

Relevé L1 - 950 m – Réserve forestière à interventions particulières

Le relevé L1 se trouve dans une hêtraie de montagne, mélangée de poches de frênaies humides et de concentrations de conifères, comportant des arbres d'âge varié, et de ce fait assez lumineuse. Plusieurs arbres morts sur pied et quelques souches ont également permis la présence de lichens lignicoles (figure 6A). La richesse spécifique des lichens s'élève à 38 espèces, ce qui en fait de loin le relevé de basse altitude le plus riche.

Relevés L2, en réserve forestière naturelle, et L3, hors réserve - 870 m env.

Le relevé L2 est situé en réserve naturelle, alors que le relevé L3 ne l'est pas. Les deux relevés présentent des forêts denses et sombres, avec de fréquentes « brosses » de hêtre, au point d'être impénétrable sur une bonne partie de leur surface. Il s'y trouve néanmoins aussi de gros arbres, quelques arbres morts debout et quelques souches (figure 6D). Malgré cela, seules 11 et 14 espèces ont respectivement été relevées, presque uniquement crustacées et épiphytes et le plus souvent sciaphiles (appréciant l'ombre). Ce sont les relevés parmi les plus pauvres en lichens. Cela peut se comprendre par la trop forte obscurité empêchant les lichens de se développer d'une part et par l'abondance de jeunes arbres encore sans lichens d'autre part.

Relevé L4 - 970 m – Réserve forestière naturelle, sans équivalent non exploité

Le relevé L4 est relativement varié comprenant des zones de hêtraie claire à grands hêtres, des zones de très vieux sapins morts sur pied ou encore vivants et des zones plus sombres de sapinière ou de recrûs (figure 6B). Un total de 20 espèces de lichens a été relevé, mais ce résultat peut être considéré comme décevant au vu de la richesse en microhabitats et en bois mort, étonnamment non (encore?) colonisés.

Relevés L5, en réserve forestière naturelle, et L6, hors réserve - 920 m env.

Les relevés L5 et L6 sont composés de jeunes arbres, dont la plupart ont entre 10 et 20 cm de diamètre (figure 6E). Le tout est dense et assez sombre. Il ne s'y trouve que quelques lichens crustacés liés aux écorces lisses ombragées. Ce sont parmi les relevés les plus pauvres en lichens, avec 12 et 11 espèces relevées.

Relevé L7 - 750 m - Réserve forestière naturelle, sans équivalent non exploité

Le relevé 7 se trouve dans une zone particulière comprenant les sources périodiques de la Malagne. La hêtraie s'y mélange d'ailleurs avec quelques frênes. Souvent dense et trop sombre pour les lichens, elle comporte néanmoins quelques zones plus lumineuses, notamment au sommet de la butte présente au centre. C'est là que se concentrent presque toutes les 16 espèces de lichens recensées.

Relevés L8 et L21 - 1 090 m et 1 160 m - Réserves forestières naturelles

Ce sont les deux seuls relevés dans des érablaies, très belles de surcroît (figure 6C). Hélas, les conditions ne sont guère favorables aux lichens. Dans le relevé L8, l'obscurité liée au relief encaissé s'ajoute à un probable courant froid et humide descendant la combe. Il en résulte un épais manchon de mousses sur la face nord (vers l'amont) des arbres et une face sud (vers l'aval) souvent en surplomb et sèche. Ainsi seules 12 espèces de lichens ont été relevées, quelques



Figure 6. Diversité des forêts rencontrées dans les relevés de lichens. **A.** Présence de bois mort en décomposition dans le relevé L1. **B.** Le relevé L4 comporte des vieux arbres et du bois mort, mais non (encore) colonisés par les lichens. **C.** L'érablaie de la Combe des Verrières qui constitue le relevé L8. **D.** Arbre mort tombé au sol, dans la hêtraie dense et sombre du relevé L2. **E.** La forêt dense et sombre de jeunes arbres du relevé L6. **F.** Forêt mélangée du relevé L9. **G.** Forêt non pâturée du relevé L14. **H.** Forêt riche en érables et en arbres mort du relevé L18.

crustacés, et aucune des espèces foliacées typiques des érablaies tels le *Lobaria pulmonaria* (DELARZE *et al.* 2015). Le relevé L21 de l'érablaie de Chardève est un peu plus riche et favorable, avec 16 espèces, dont un premier individu de *Lobaria pulmonaria*. Orientée à l'est, cette érablaie est plus lumineuse, mais les arbres sont encore très jeunes (env. 40 cm de diamètre). Les lichens présents ne sont donc peut-être que des prémices prometteuses.

Relevés L9, en réserve forestière à interventions particulières et L10, hors réserve - 1150 m et 1220 m

Ce sont des relevés se trouvant à la transition entre la hêtraie de montagne et la hêtraie à sapins. Le relevé L9 est composé de vieux sapins, de quelques épicéas, de nombreuses souches et de nombreuses repousses de hêtre (figure 6F). Malgré l'obscurité de certaines zones, la diversité lichénique est bonne, notamment avec quelques espèces typiques des vieux arbres, comme *Chrysothrix candelaris*, et la présence de plusieurs espèces sur les souches. Un total de 25 espèces y a été relevé.

Le relevé L10, bien que très proche du précédent est beaucoup plus clair, avec une densité d'arbres plus faible et plus de conifères. Alors que le relevé précédent comportait surtout des lichens épiphytes crustacés, le relevé L10 présente davantage de lichens foliacés. Il s'y trouve également plusieurs souches bien colonisées et quelques gros arbres. En conséquence, il y a plus d'espèces, 29 au total.

Relevés L11, hors réserve, et L12, en réserve forestière naturelle - 1250 m

Le relevé L11 comporte de grands et gros arbres espacés et des brosses de hêtre en sous-bois, mais le tout reste assez clair (figure 7A) et les gros arbres sont riches en lichens crustacés et foliacés; seuls les lichens fruticuleux sont encore rares.

Le relevé L12 a visiblement été exploité autrefois comme le relevé L11, les diamètres sont très homogènes, soit entre 30 et 40 cm, soit inférieurs à 10 cm. Il y a la même abondance de lichens crustacés et foliacés épiphytes, pourtant le relevé L12 semble plus sombre et moins diversifié au niveau des microhabitats que le L11. De fait, 37 espèces ont été trouvées dans ce dernier, alors que seules 26 espèces figurent dans le relevé L12. Caractère particulier, *Lobaria pulmonaria* est abondant dans le relevé L12 sur les érables le long de la route du Mont Tendre, mais absent dans le reste du relevé!

Relevé L13 - 1395 m - Réserve forestière à interventions particulières

Le relevé L13 se trouve dans une zone de forêt à interventions particulières pour le grand tétras. Il s'agit d'une forêt très claire à sous-bois de myrtilles (figure 7B). Tous les arbres ont des lichens et souvent plus de foliacés que de crustacés! De plus, il y a une grande diversité d'essences: entre le hêtre, l'érable, le sapin, l'épicéa et le sorbier, il y a de quoi avoir de très nombreuses espèces de lichens. Il y a en plus de nombreuses souches, des arbres morts et plusieurs arbres penchés ayant une face en surplomb adéquate pour les caliciales. Le sol présentant de nombreuses niches moussues, les lichens terricoles sont également abondants et diversifiés. Un total de 52 espèces y a été relevé!

Relevés L14 et L15 - 1450 m - Réserve forestière à interventions particulières

Les deux relevés sont proches l'un de l'autre. Alors que L14 sert de témoin, L15 se trouve dans une zone de forêt pâturée. La différence est frappante: alors que la forêt du relevé L14 est



Figure 7. Diversité des forêts rencontrées dans les relevés de lichens. **A.** Forêt relativement claire et composée d'assez gros arbres dans le relevé L11. **B.** Forêt très claire du relevé L13 résultant des interventions particulières pour le grand tétras. **C.** Forêt pâturée du relevé L15. **D.** Hêtraie à sapin claire du relevé L16. **E.** Pâturage boisé du relevé L19. **F.** Forte pente riche en érables et en troncs morts sur le relevé L20. **G.** Forêt du relevé L20 parcourue par le bétail.

embuissonnée et riche en bois mort de toute sorte (figure 6G), celle du relevé L15 est beaucoup plus claire avec un sous-bois « tondu » et moins de bois mort debout et au sol (figure 7C). Les arbres sont dans les deux cas aussi diversifiés que le relevé L13 et les lichens épiphytes abondants. Au total, c'est sans doute le manque de certains microhabitats qui explique le plus faible nombre d'espèces dans le relevé L15 (44 espèces), par rapport aux 56 espèces listées dans le relevé L14.

Relevés L16, hors réserve, et L17, en réserve forestière naturelle - 1380 m

Les relevés L16 et L17 se trouvent dans une zone relativement accidentée, avec de nombreux affleurements calcaires moussus pour les lichens terricoles et une abondance de souches pour les lignicoles (figure 7D). Il y a peu de gros arbres et peu ou pas d'arbres morts debout. Néanmoins, les marques d'une éventuelle exploitation ancienne sont très peu visibles. L'altitude se fait sentir: les arbres poussent sans doute moins vite que plus bas et deviennent columnaires en raison de la neige; deux causes qui rendent, ou maintiennent, la forêt d'autant plus claire. L'abondance des caliciales sur les faces abritées des arbres vivants laisse imaginer une forte et fréquente humidité atmosphérique. Les deux relevés sont très riches en lichens, mais le relevé L16, avec 61 espèces, l'est plus encore que le relevé L17, comportant 46 espèces, sans doute en raison d'une plus grande luminosité générale; le relevé L17 présente en effet une grande falaise orientée est-ouest et donc de grandes zones fortement ombragées.

Relevé L18 - 1480 m - Réserve forestière naturelle

Le relevé L18 est le plus éloigné des voies d'accès, celui qui a demandé le plus de temps et le plus riche en lichens avec 67 espèces! C'est un hectare très diversifié avec des zones de forêt riche en érables au pied de falaises (figure 6H), des zones assez denses en épicéas et des sortes de pâturages boisés non pâturés. Il n'y a quasiment plus de hêtre, mais encore de très beaux spécimens de sapins. Les arbres morts encore sur pied sont nombreux, de même que les souches. Plusieurs arbres bicornus attirent l'attention sur le fait qu'ailleurs ils ont sans doute été abattus lors de coupe de nettoyage, or ce sont souvent des arbres présentant des microhabitats pour les lichens, tels des trous, des branches mortes, des zones de bois mort écorcé sur le tronc ou des surplombs. Les arbres étant le plus souvent bien éclairés, ils comportent tous une abondance de lichens crustacés, foliacés et fruticuleux; ces derniers colonisant souvent les branches des conifères en longues barbes pendantes.

Relevés L19 et L20 - 1570 m – Hors réserves

Les relevés L19 et L20 se trouvent au-dessus de la limite actuelle de la forêt, dans les pâturages boisés (figure 7E). Le hêtre a disparu; l'épicéa domine largement, avec encore quelques sapins, érables et sorbiers. La mosaïque de forêt, de pâturage et d'arbres isolés est particulièrement favorable aux lichens en raison de la luminosité et des microhabitats présents. De nombreux arbres morts sont encore debouts, abondamment colonisés par les caliciales. Les lichens terricoles sont très diversifiés sur les affleurements, les croupes séchardes du pâturage ou sur la mousse à l'ombre des arbres. Le relevé L19 montre peu de marques d'exploitation, bien que relativement plat. Le relevé L20 est très accidenté et de ce fait peu exploité également (figure 7F et G). Ces conditions sont favorables aux lichens, puisque 66 et 57 espèces ont été relevées.