

N°Ordre : 3119
De la thèse

THESE

Présentée

Devant L'UNIVERSITE DE RENNES 1

pour obtenir

le grade de : **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1**

Mention : Biologie

par

Raphaël JUN

Equipe d'Accueil : Dynamique des communautés, UMR CNRS 6553 « Ecobio »

Ecole Doctorale : Vie, Agronomie, Santé

Composante Universitaire : U.F.R. S.V.E.

Les mousses et lichens des dunes grises atlantiques :

*Caractéristiques structurales, Dynamique
et Typologie fonctionnelle des communautés.*

SOUTENUE LE 4 Octobre 2005 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

Marc ROBIN	Professeur, Université de Nantes	Rapporteur
Chantal VAN HALUWYN	Professeur, Université de Lille	Rapporteur
Jan Bernard BOUZILLE	Professeur, Université de Rennes	Examineur
Bernard CLEMENT	Maître de Conférences, Université de Rennes	Examineur
Françoise ROZE	Maître de Conférences, Université de Rennes	Directeur de Thèse

« Chaque portion de la matière peut être conçue comme un jardin plein de plantes, et comme un étang plein de poissons. Mais chaque rameau de la plante, chaque membre de l'animal, chaque goutte de ses humeurs est encore un tel jardin ou un tel étang » .

G. Wilhelm LEIBNIZ, *La Monadologie*.

« Dans une pièce obscure, une chandelle promenée çà et là éclaire certains objets et en laisse d'autres dans la nuit. Ils émergent des ténèbres illuminés un moment, puis ils se fondent à nouveau dans le noir. Or qu'ils soient ou non éclairés ne changent rien, ni à leur nature ni à leur existence. Tels ils étaient avant le passage sur eux du faisceau lumineux, tels ils seront encore et après ce passage.

Telle est l'image que nous nous faisons toujours à peu près de l'acte de connaissance, la chandelle figurant le sujet connaissant, les objets éclairés représentant tout le connu. [...] Ce schéma ne concerne que la connaissance des choses par autrui, c'est à dire un secteur étroit et particulier du problème de la connaissance. [...] Il y a ainsi deux problèmes de la connaissance, ou plutôt deux connaissances qu'il importe de distinguer d'un coup d'épée, [...] : la connaissance par autrui et la connaissance par moi-même.

En mélangeant les deux sous prétexte qu'autrui est un autre moi, on n'aboutit à rien. [...] Pour poser correctement le problème, il faut donc décrire la situation non d'autrui pénétrant dans la pièce, mais de moi-même parlant et voyant ».

Michel TOURNIER, *Vendredi ou les limbes du Pacifique*.

A tous ceux qui voient plus bas que leurs pieds...

Ce travail a pu être réalisé grâce au soutien, la participation et la collaboration de nombreuses personnes. Quelles soient ici très sincèrement remerciées.

Mes premiers remerciements se tournent naturellement vers Gilles Granereau qui m'a proposé ma première étude sur les dunes domaniales du sud des Landes au printemps 1997 et à Jean Favennec qui m'a accompagné dans ma démarche de spécialisation dans les mousses et lichens et étendu mes observations pour les rendre cohérentes avec les problématiques de gestion de ces milieux. Je leur exprime toute ma gratitude pour m'avoir initié et soutenu pendant toutes ces années.

Ce travail a été réalisé au sein du Centre Armoricaïn de Recherche en Environnement CAREN FR90 IFR2116 et de l'UMR CNRS 6553 Ecobio de l'Université de Rennes 1 qui ont mis à ma disposition les moyens techniques nécessaires. Merci aux centres communs pour le GPS - O. Dauteuil, la microscopie - L. Brient & A. Butet, l'informatique - O. Troccaz, les analyses de sol - N. Josselin et le DACS - Valérie Briand.

Je tiens à remercier l'équipe Dynamiques des Communautés pour son accueil. Un grand merci à Françoise Rozé qui a accepté de m'encadrer et de diriger mes travaux durant la thèse, à Bernard Clément pour ses nombreux conseils lors des relectures et corrections d'articles, à Jan-Bernard Bouzillé, responsable de l'équipe, pour avoir accepté d'examiner mon travail, ainsi que tous les autres membres de l'équipe (Ahmed, Anne, Françoise, Cendrine, Alexandra et les docteurs/doctorants Greg, Sandrine, Nicolas, Vincent, Armel...) sans qui le travail de labo ne serait pas joie et bonne humeur, et également Jean Touffet que je remercie pour ses conseils dans l'approche de la recherche et le prêt de ses collections de Bryophytes et de sa bibliothèque.

Je remercie très vivement Chantal Van Haluwyn qui m'a fait découvrir les lichens (par ses publications...) et a confirmé mes déterminations (ainsi que D. Cuny et F.O. Denayer) et Marc Robin pour son aide précieuse et sa disponibilité lors des travaux d'analyses d'images. Merci pour votre collaboration et aussi pour avoir accepté de juger la qualité de mon travail.

Ce travail a été financé en grande partie par une contractualisation avec les services de l'Office National des Forêts (ONF), gestionnaire de nombreuses dunes littorales, sous la coordination de la Mission « Littoral » dirigée par Jean Favennec ; Je remercie toutes les personnes qui ont permis la bonne marche de ces études, pour leur disponibilité et pour m'avoir permis de travailler sur les sites : pour la Bretagne et le Centre-Ouest : P. Tréhen, D. Abt (Quiberon), M. Normand, F. Aureau, Y. Le Thérizien, L. Gouguet (Quiberon, Pen Bron, Pointe d'Arçay), L. Rohar, J. Marquis (ONCFS à la Pointe d'Arçay), C. Micheneau, S. Chaigneau et C. Dauge (Saint Trojan), G. Allègre, P. Lequeux (La Coubre - pointe Espagnole), P. Pouvesle (île de Ré). En Aquitaine (DT Sud-Ouest) : M. Daubet, M. Lacan, M. Roger (Vendays), Mme Pastuska (Mimizan), G. Granereau, A. Chauchoy (Seignosse), A. Bassibey (Tarnos).

Je remercie également le Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres (CELRL) par l'intermédiaire de M. Musson et B. Toison pour m'avoir permis de travailler sur les sites du Cap Ferret (Lège) et de Pen Bron (La Turballe).

Je remercie également pour leurs collaborations dans l'étude des extraits lichéniques, les personnes du laboratoire de Synthèse et Extraction de molécules à visée thérapeutique UPRES EA 2234 de l'Université de Rennes 1 (pharmacie) en particulier Joel Boustie pour sa disponibilité et ses conseils ainsi que S. Tomasi et A. Bernard pour leurs aides lors des manips.

Un remerciement spécial pour le service Hébergement de l'INSA de Rennes - Mme Reigner et A. Nargeot, qui m'ont toujours trouvé une place pour dormir lors de mes venues en Bretagne.

Un très grand merci à tous ceux que je n'ai pas cité mais qui m'ont aidé, supporté le jour (travaux de relevés...) comme la nuit (squattage occasionnel) et qui y ont survécu : Gwen, Julien & Maud, Fredo & Corinne & Zoe, Guigue, Mato, Séverine & Thomas, Céline (la petite), Marie (la petite), Delphine, Ghislain (in the air), Xiang Qiang, Clot (Jack), Jacques (parti trop vite), Denis & Sabine, Christopher (for the spirit), Maroilles (Mahou in the moon) et toute la famille du Hillon d'en haut, d'en bas et d'ailleurs...

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	7
PARTIE 1 : COMPOSITION ET ORGANISATION DU TAPIS DE MOUSSES ET DE LICHENS.	13
INTRODUCTION	13
CHAPITRE 1 : INVENTAIRE DES MOUSSES ET LICHENS DES DUNES NON BOISEES DE LA COTE ATLANTIQUE ET TRAITS BIOLOGIQUES.....	15
CHAPITRE 2. CARTOGRAPHIE DES POPULATIONS LE LONG D'UN TRANSECT	23
CHAPITRE 3. ANALYSE DES PATRONS DE DISTRIBUTION DES ESPECES SUR L'ENSEMBLE DE LA COTE ATLANTIQUE : LES DIFFERENTES COMMUNAUTES	35
SYNTHESE ET CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE	53
PARTIE 2 : DYNAMIQUES DES MOUSSES ET LICHENS ET ROLES AU SEIN DE SYSTEMES NON PERTURBES ET PERTURBES.....	55
INTRODUCTION	55
CHAPITRE 1. SUCCESSION PRIMAIRE DES COMMUNAUTES DE MOUSSES ET LICHENS DES DUNES LITTORALES NON BOISEES ATLANTIQUES : EXEMPLE DE LA POINTE D'ARÇAY	57
CHAPITRE 2. ANALYSE DES REPONSES DES MOUSSES ET LICHENS AUX PERTURBATIONS.	72
SYNTHESE ET CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE	104
PARTIE 3 : INTERACTIONS BIOTIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES.....	107
INTRODUCTION	107
CHAPITRE 1. ANALYSE D'EXTRAITS AQUEUX DE CLADONIA ET POSSIBLES EFFETS ALLELOPATHIQUES.	108
CHAPITRE 2. INVASION ET INVASIBILITE DES DUNES GRISES FACE A LA « MOUSSE CACTUS », CAMPYLOPUS INTROFLEXUS (HEDW.) BRID.	126
SYNTHESE ET CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE.....	143
CONCLUSION : TYPOLOGIE FONCTIONNELLE, BIOINDICATION ET GESTION DE LA DUNE LITTORALE	145
BIBLIOGRAPHIE.....	155
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX.....	166
ANNEXES	169
TABLE DES MATIERES.....	183

Introduction générale

Problématique de l'étude des mousses et lichens des dunes littorales

Les systèmes de dunes littorales offrent des opportunités pour l'étude des successions végétales et des processus de colonisation (COWLES, 1899 ; CLEMENTS, 1916, 1928 ; OLSON, 1958 ; YARRANTON & MORRISON, 1974). Le littoral dunaire atlantique français se développe sur environ 500 kilomètres, du Sud de la Bretagne au Sud des Landes (figure 1). Il constitue le plus grand complexe dunaire au niveau européen (FAVENNEC, 1998). Le système de type aquitain présentant des dunes de gros volumes et se développant presque en continu sur plus de 250 kilomètres de Biarritz à l'île d'Oléron, contraste avec des systèmes de dunes de Vendée et Bretagne, de plus faibles volumes et entrecoupées de côtes rocheuses. Cependant, chaque dune, prise séparément, possède une forme et une dynamique propre. A chaque état de la dune correspond un type de végétation qui contribue à maintenir sa stabilité. Tout changement dans la végétation est le reflet d'une modification de l'état géomorphologique de la dune, et vice versa (BARRERE ET KOECHLIN, 1980).

En étudiant les dunes du Danemark, WARMING (1909) a démontré l'importance de la flore cryptogamique et a distingué des types de dunes dominés par les mousses et les lichens. WESTHOFF (1971) a décrit la grande biodiversité cryptogamique des dunes des îles néerlandaises. Dans les îles britanniques, depuis les investigations de WATSON (1918), plusieurs études (RICHARDS, 1929 ; ALVIN, 1960 ; BROWN & BROWN, 1969 ; TOPHAM ET HITCH, 1985) ont permis la description des dynamiques des communautés de mousses et de lichens dans les dunes. Des travaux récents à travers l'Europe (MAGNUSSON, 1983, 1984 ; CHRISTENSEN, 1989, ESPOSITO & AL., 1999 ; KETNER-OOSTRA, 1992, 2001 ; KETNER-OOSTRA & VAN DER LOO, 1998 ; KETNER-OOSTRA & SYKORA, 2000) montrent l'intérêt de l'étude de ces espèces dans la compréhension des processus de colonisation ainsi que pour la gestion de ces milieux.

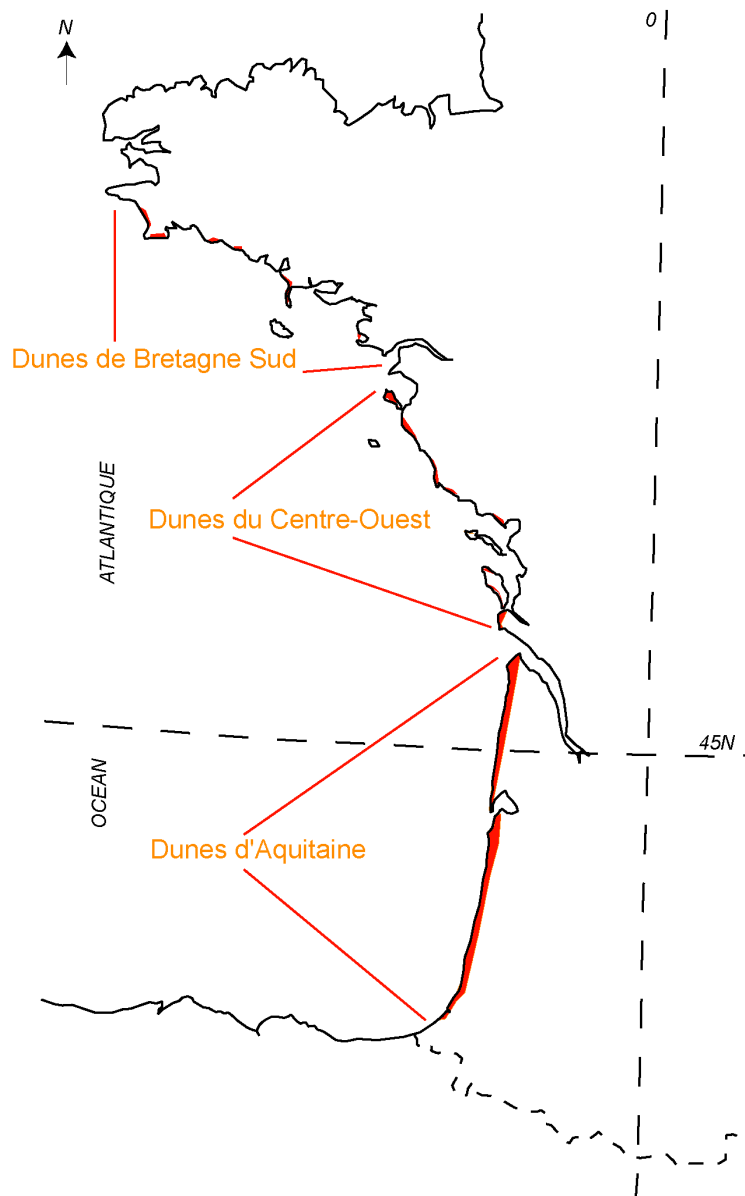


Figure 1 : Répartition géographique des dunes littorales sur la façade atlantique de la France.

La végétation des dunes a fait l'objet de nombreuses études en France (DUFFAUD, 1996 ; GEHU, 1993, 1977 ; GEHU-GEHU-FRANCK, 1990, DESPEYROUX, 1984 ; LAHONDERE, 1980). Par contre, l'écologie des mousses et lichens des dunes françaises n'est pas ou peu connue. Certains travaux et études sur les mousses (PIERROT, 1980, 1974, BONNOT, 1971 ; FUSTEC-MATHON ET MATHON, 1960 ; TURMEL, 1950 ; DUCHAUFFOUR, 1948 ; CAMUS ET CHARRIER, 1911) et sur les lichens (BOTINEAU & HOUMEAU, 1980 ; DES ABBAYES, 1951 ; PIQUENARD, 1904) ont mis en évidence leur distribution sur certaines parties de dunes. Cependant, aucune étude récente sur la dynamique des communautés et sur les processus liés aux mousses et lichens se développant dans les dunes littorales n'a encore été menée en France.

Contexte de l'étude

La richesse floristique présente dans les dunes littorales est exceptionnelle, du fait de leurs positions à l'interface entre le milieu maritime et le milieu forestier (figure 2). Les dunes grises (définies à partir des associations végétales qui les composent sensu GEHU, 1993) constituent un habitat naturel, milieu classé à caractère prioritaire au niveau européen sous la dénomination "arrières-dunes fixées à végétation herbacée" (code Habitat 2130) dans la Directive Habitats 92/43 (du 21 mai 1992 en vigueur en France depuis 1994).

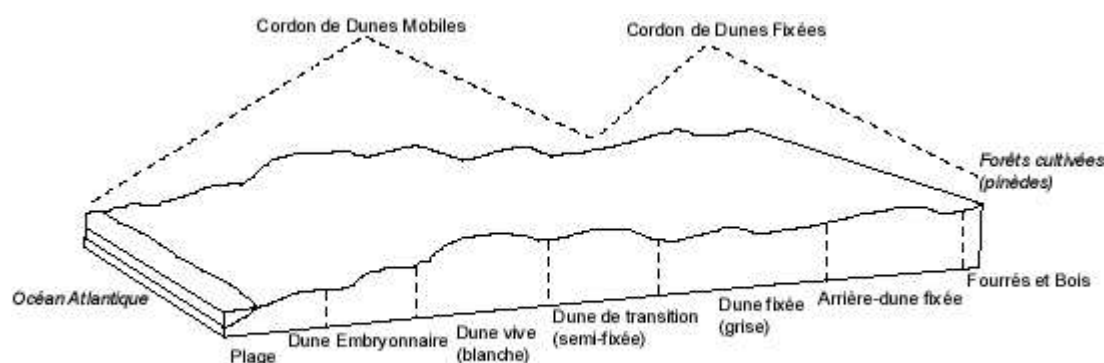


Figure 2 : Profil théorique de la dune littorale non boisée - Zonation des grands habitats

La végétation de dune grise est présente sur la partie de dune fixée, sous la forme de pelouse rase à plantes xérotolérantes. Les mousses et les lichens présents sur la dune sont des espèces vivaces, héliophiles et thermophiles, poïkilohydres, douées de reviviscence (PIERROT, 1980). Elles ont développé des particularités biologiques et physiologiques qui leur ont permis de s'adapter à la sécheresse (traits biologiques). Elles constituent des peuplements permanents donnant une couleur caractéristique aux paysages de dunes « grises ». Les différentes communautés de mousses et de lichens qui se distribuent sur la dune, constituent une mosaïque de végétation dans le paysage. Elles représentent les espèces les plus abondantes (CORNELISSEN & AL., 2003) dans cette partie de dune. La strate bryolichénique constitue entre 60% et plus de 80% de la biomasse totale en dune grise (LEMAUVIEL, 2000).

Les bryophytes et les lichens constituent des croûtes biologiques (biological crust), principal constituant de la végétation des systèmes arides et semi-arides (ELDRIDGE & GREENE, 1994). Ils jouent un rôle important dans les processus écologiques et sont des bons indicateurs de la santé de

ces milieux (ELDRIDGE & ROSENTER, 1999). Les communautés de mousses et de lichens sont sensibles aux perturbations humaines comme le piétinement (KLITTMANN, 1997). Elles ont été utilisées pour mettre en évidence des espaces anciens et relativement non perturbés en forêt (ROSE, 1976 ; CARLETON, 1990) ou pour interpréter les changements dans une forêt suivant des perturbations liées à la gestion et aux feux (ARSENEAULT & PAYETTE, 1992 ; WOLSELEY & AGUIRRE-HUDSON, 1991 ; MCCUNE, 2000). De part certains traits biologiques (ASTA & AL. 2003), les lichens ont une réponse relativement rapide à la détérioration de la qualité de l'air et sont extrêmement sensibles à d'autres types d'altérations environnementales comme les changements climatiques et l'eutrophisation (GALUN, 1988 ; VAN HALUWYN & LEROND, 1993 ; NIMIS & AL. 2002). La cartographie de la diversité lichénique est utilisée comme un indicateur du stress environnemental (ASTA & AL. 2003).

Il existe différents acteurs de la gestion des dunes littorales en France, L'Etat étant le principal propriétaire sur la façade atlantique. Les sites d'études sont des dunes domaniales (domaine privé de l'Etat). Elles sont gérées par l'Office National des Forêts (ONF) qui applique une politique de gestion conservatoire (FAVENNEC, 1997, 1999) de l'espace tout en les aménageant pour l'accueil du public, afin d'éviter les fortes dégradations.

Au cours de l'année 2001, en relation avec les services de l'ONF, un observatoire des mousses et des lichens sur neuf dunes non boisées du littoral atlantique de la France a été mis en place afin d'identifier les patrons de distribution des espèces de mousses et lichens en fonction des dynamiques du milieu (facteurs environnementaux). Différentes questions se posent :

- Comment se distribuent les espèces de mousses et de lichens dans les dunes non boisées et quelles sont leurs relations avec les facteurs environnementaux ?
- Existe-t-il des traits communs permettant de définir des stratégies de vie des espèces et des communautés ?
- Comment se répartissent les espèces en fonction des gradients de fixation du milieu et quelles sont les dynamiques de réponse des communautés aux perturbations ?
- Quelles sont les interactions biotiques qui existent au sein des communautés ?
- Est-il possible de définir des communautés indicatrices de l'état de l'écosystème ?

Organisation du mémoire

Dans un premier temps, l'objectif du travail est de définir la distribution et l'organisation des espèces de mousses et de lichens à différents niveaux (communautés, peuplements) au sein de l'écosystème « dune littorale non boisée ». A partir des caractéristiques structurales, une analyse des dynamiques des réponses des espèces et des communautés est effectuée en relation avec des perturbations du milieu et certaines interactions au sein des communautés (contraintes abiotiques et biotiques). Enfin une typologie fonctionnelle des espèces et des communautés est définie afin de proposer un outil de compréhension du fonctionnement de l'écosystème, utile pour la gestion de ces milieux.

La première partie présente les différentes caractéristiques structurales des communautés de mousses et lichens dans l'espace (du transect à l'ensemble de la côte atlantique).

La deuxième partie présente une succession primaire le long d'une chronoséquence et les différentes réponses des communautés soumises à des perturbations.

La troisième partie présente deux exemples d'interactions biotiques au sein des communautés, l'allélopathie et l'invasion.

La conclusion de l'étude propose une typologie fonctionnelle des espèces et des communautés en relation avec les problématiques de gestion des dunes littorales.

Partie 1 : Composition et organisation du tapis de mousses et de lichens.

Introduction

L'objectif de cette partie est la description de l'organisation du tapis bryolichénique et de sa distribution sur les dunes non boisées de la côte atlantique. L'étude de la végétation a été réalisée par des méthodes d'analyses descriptives concernant la structure et l'organisation du tapis de mousses et lichens et de leurs relations avec les caractéristiques mésologiques.

Cette partie se compose de trois chapitres ; Le premier chapitre traite des types biologiques rencontrés sur les dunes en s'appuyant sur un inventaire des espèces et de l'étude de leurs traits biologiques. Le deuxième chapitre analyse la structure spatiale et le recouvrement à partir de photographies aériennes à grande échelle géographique, il aboutit à une cartographie des peuplements bryolichéniques au niveau d'un transect. Le troisième chapitre analyse les patrons de distribution des espèces et confronte les paramètres édaphiques avec ces patrons.

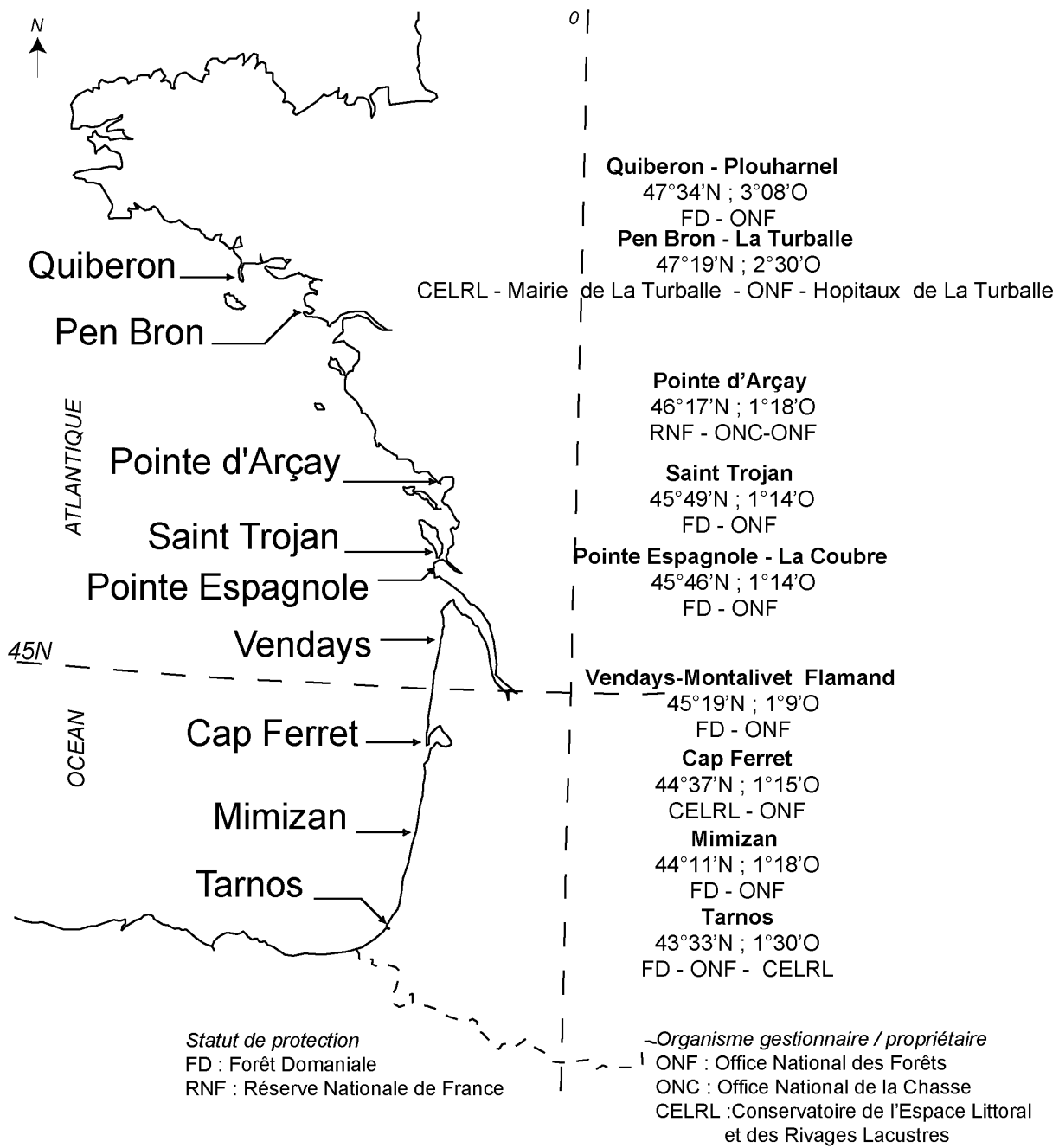


Figure 3 : Présentation des 9 sites de dunes littorales non boisées.

Chapitre 1 : Inventaire des mousses et lichens des dunes non boisées de la côte atlantique et traits biologiques

1. Introduction

Certaines études sur les mousses (PIERROT, 1980, 1974, BONNOT, 1971 ; FUSTEC-MATHON ET MATHON, 1960 ; TURMEL, 1950 ; DUCHAUFFOUR, 1948 ; CAMUS ET CHARRIER, 1911) et sur les lichens (BOTINEAU ET HOUMEAU, 1980 ; DES ABBAYES, 1951 ; PIQUENARD, 1904) ont mis en évidence leur distribution sur certaines parties de dunes, mais ne permettent pas d'obtenir une liste récente de taxons présents sur les dunes non boisées.

Ce chapitre cherche à répondre à deux problématiques initiales ; fournir un inventaire le plus exhaustif possible des espèces de mousses et lichens se développant sur les dunes non boisées et observer les traits biologiques communs aux espèces rencontrées.

2. Méthode d'inventaire et traits biologiques mesurés

2.1. Zone d'étude

L'ensemble des dunes littorales non boisées de l'arc atlantique de la France a été étudié. L'étude s'étend donc de la pointe du Raz (Finistère) au Nord, à l'embouchure de l'Adour (Landes) au Sud. La figure 3 présente les sites d'études. La description de chaque site est présentée en annexe 1.

2.2. Méthode

L'inventaire a pour objectif le recensement et l'identification des types biologiques des espèces de mousses et de lichens se développant sur le substrat dunaire: sur le sable (arenicoles), sur le sol en formation (terricoles), sur l'humus (humicoles) et, en plus pour les lichens, sur les mousses (muscoles). Il a été effectué au cours du printemps 2001. Les espèces de mousses et de lichens ont été recensées sur l'ensemble des habitats de la dune non boisée (de la plage à la frange forestière). La systématique adoptée est pour les mousses: SMITH, 1978, *The Moss Flora of Britain and Ireland*, et pour les lichens PURVIS & Al., 1992, *The Lichen Flora of Britain and Ireland*.

2.3. Traits biologiques des espèces et des communautés

DURING (1979, 1992) a proposé une classification écologique des bryophytes et lichens basée sur la « life-form » en relation avec les stratégies de vie (life strategies sensu GRIME, 1977). Les concepts de « Life-form » (BARKMAN, 1958) et de « plant-strategy » (GRIME, 1979) représentent deux approches pour généraliser les interactions entre les plantes et l'environnement (DURING, 1992). Les bryophytes et lichens montrent de nombreux traits communs bien qu'ils soient taxinomiquement différents. De manière générale, les lichens et bryophytes ne se rencontrent pas comme des individus simples mais en groupes d'individus possédant des traits caractéristiques qui dépendent de leurs familles, genres et espèces (DURING, 1992). Différents traits biologiques (végétatifs et reproductifs) sont observés et mesurés sur les espèces et les communautés (tableau 1) :

- *La hauteur*

La hauteur du tapis bryolichénique est mesuré à l'aide d'une règle graduée (en cm), c'est un trait végétatif qui permet d'appréhender le pouvoir compétitif des espèces (sensu GRIME, 1979).

Tableau 1 : Traits biologiques mesurés sur les espèces et les communautés.

TRAITS BIOLOGIQUES	DESCRIPTION
COMMUNAUTE <i>Hauteur</i>	mesure du développement maximal en hauteur (cm)
MOUSSES <i>Développement de la tige</i> <i>Life-forms ; Growth-form</i> <i>d'après MAGDEFRAU, 1982</i>	Acrocarpe (tige dressée)/ Pleurocarpe (tige couchée) Annuelle Petit gazon Grand gazon Coussin Petit tapis Trame
LICHENS <i>Type de thalle (d'après VAN HALUWYN & LEROND, 1993)</i>	Crustacé : face inférieure non visible car soudée ou incorporée au substrat Squamuleux : petites écailles imbriquées Foliacé : forme de feuille, différenciation entre les deux faces. Fruticuleux : en forme de tiges ou lanières Complexes ou composites : composé de deux thalles différenciés Gélatineux : se gonfle à l'état humide, aspect d'algue
<i>Photosymbionte à cyanobactérie</i>	présence d'un partenaire symbiotique pouvant fixer l'azote atmosphérique
TRAITS REPRODUCTIFS <i>Présence de fructifications pour la reproduction sexuée (spores)</i>	Pédicelles et capsules pour mousses, ascocarpes (différentes formes) chez les lichens
<i>Présence d'organites spécialisés pour la reproduction végétative</i>	Bourgeons différenciés chez les mousses, organites spécialisés chez les lichens

- *La «forme de croissance» et la «forme de vie»*

La forme de croissance (« Growth-form ») est définie par MEUSEL (1935) comme l'ensemble des caractères d'une plante qui peut seulement être déterminée par des analyses morphologiques détaillées. Le terme « growth-form » est un terme purement morphologique et réfère seulement à des structures homologues (GIMINGHAM & BIRSE, 1957). ROGERS (1990) a considéré la « Growth-form » comme écologiquement significative et comme un indicateur de stratégie écologique. La distribution des « growth-forms » des bryophytes et lichens est fortement corrélée avec l'économie de l'eau (DURING, 1992). La forme de vie (« Life-form) est définie par WARMING (1896) comme le développement habituel d'une plante en harmonie avec ses conditions de vie (KISS, 1985). Par conséquent, un système basé sur la « life-form » intègre les traits morphologiques (=growth-form), la manière dont les individus se développent (assemblage de population) et l'influence des facteurs extérieurs (facteurs environnementaux). Les espèces de mousses et lichens recensés sur les sites sont classés en fonction de ces critères.

Pour les mousses, la référence au type de développement de la tige est important dans la classification des « growth-forms » (MEUSEL, 1935, GIMINGHAM & BIRSE, 1957). Suivant MAGDEFRAU (1982), six formes de développement de la population des mousses terricoles (life-forms) ont été distinguées : annuelle, petit gazon (short turf), grand gazon (tall turf), coussin (cushion), petit tapis (mat), trame (weft).

La forme de l'appareil végétatif du lichen (le thalle) leur permet de résister plus ou moins bien à l'ensablement (BOTINEAU & HOUMEAU, 1980). Le thalle du lichen ou appareil végétatif présente une morphologie originale par rapport à celle des algues et des champignons qui le composent. Les différents auteurs (VAN HALUWYN & LEROND, 1993) ont distingué six types de thalles : crustacés, squamuleux, foliacés, fruticuleux, complexes ou composites et gélatineux. Les types identifiés correspondent à ces critères.

Certains lichens ont comme photosymbiote des cyanobactéries, capables d'assimiler l'azote atmosphérique (AHMADJIAN, 1967 ; DUNCAN, 1970). Or, l'azote et le phosphore sont des nutriments limitants de la croissance des plantes dans les pelouses (TILMAN & AL., 1996). Ces lichens sont susceptibles d'avoir un rôle dans le cycle de l'azote et peuvent enrichir le milieu. Ce critère a également été utilisé.

- *Les traits reproductifs*

Parallèlement à la reproduction sexuée qui conduit à la production de spores de forme et de taille variables, les mousses et les lichens peuvent se disperser par voie végétative à l'image d'un bouturage « naturel ». Pour les mousses, de nombreux bourgeons sont parfois formés en petits bouquets globuleux à l'extrémité de tiges différenciées à cet effet ou dans une sorte d'entonnoir formé par des feuilles plus grandes elles aussi à l'extrémité de tiges. De même pour les lichens, l'unique formation de spores par le mycosymbionte n'est pas le moyen de dispersion le plus efficace pour les lichens, diverses méthodes mettent en jeu des corpuscules bien différenciés et constitués des deux symbiotes (VAN HALUWYN & LEROND, 1993). Pour chaque espèce, ces traits reproductifs ont été identifiés.

3. Types morphologiques des espèces rencontrées sur les dunes.

Le tableau 2 présente la liste des 28 espèces de mousses recensées sur l'ensemble des sites et le tableau 3 la liste des 37 espèces de lichens.

Le sable des dunes est un substrat qui possède des propriétés particulières (d'un solide et d'un fluide). Sous l'action du vent, la mobilité du sable est importante, accentuant l'aridité et la sécheresse du milieu. Les contraintes abiotiques sont fortes, ce qui entraîne une adaptation des individus et une sélection importante dans le nombre et dans les formes des espèces représentées. Les mousses et les lichens présents sur la dune sont des espèces vivaces, héliophiles, thermophiles, poïkilohydres (leur teneur en eau s'équilibre en fonction du taux de l'humidité de l'air), douées de reviviscence, qui ont développé des particularités biologiques et physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Ils constituent des peuplements permanents. Les espèces recensées sont, pour la majorité, cosmopolites.

La richesse spécifique du tapis bryolichénique est plus faible que celle des phanérogames, pour GEHU (1997) 150 espèces sont préférentiellement dunaires mais elle est élevée (environ 70 espèces de mousses et lichens) comparativement à d'autres milieux. Seuls les sites présentant une hétérogénéité de faciès sur de larges surfaces sont susceptibles de présenter une grande diversité. *Tortella flavovirens* est la seule mousse strictement littorale.

Tableau 2 : Liste et code des espèces de mousses recensées sur les dunes non boisées de la façade atlantique en relation avec les traits biologiques. Les espèces suivis d'un * sont utilisées dans les analyses des données pour l'ensemble des sites.

Mousses	Code	Traits biologiques	
		Tige	Growth-form, Life-form (Magdefrau, 1982)
<i>Barbula gracilis</i> (Schleich.) Schwaegr.	Bagr	acrocarpe	petit gazon
<i>Barbula trifaria</i> (Hedw.) Mitt.	Batr	acrocarpe	petit gazon
<i>Brachytecium albicans</i> (Hedw.)*	Bral*	pleurocarpe	petit tapis / trame
<i>Brachytecium rutabulum</i> (Hedw.)	Brru	pleurocarpe	trame
<i>Bryum argenteum</i> (Hedw.)	Brar	acrocarpe	petit gazon
<i>Bryum bicolor</i> Dicks.	Brbi	acrocarpe	petit gazon
<i>Bryum caespiticium</i> (Hedw.)	Brca2	acrocarpe	petit gazon
<i>Bryum capillare</i> (Hedw.)	Brca	acrocarpe	petit gazon
<i>Bryum sp.</i> (Hedw.) Brid.*	Brsp*	acrocarpe	petit gazon
<i>Campylopus introflexus</i> (Hedw.)*	Cain*	acrocarpe	petit gazon / grand gazon
<i>Campylopus polytrichoides</i> De Not.	Capo	acrocarpe	grand gazon
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.)*	Cepu*	acrocarpe	petit gazon
<i>Dicranum scoparium</i> (Hedw.)*	Disc*	acrocarpe	grand gazon
<i>Eurhynchium praelongum</i> (Hedw.)	Eupr	pleurocarpe	trame
<i>Funaria hygrometrica</i> (Hedw.)*	Fuhy*	acrocarpe	annuelle
<i>Homalothecium lutescens</i> (Hedw.) Robins.*	Holu*	pleurocarpe	petit tapis / trame
<i>Hypnum cupressiforme</i> (Hedw.) (2 var.)*	Hycu*	pleurocarpe	petit tapis / trame
<i>Pleurochaete squarrosa</i> (Brid.)*	Plsq*	acrocarpe	grand gazon
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.)	Plsc	pleurocarpe	trame
<i>Polytrichum juniperinum</i> (Hedw.)*	Poju*	acrocarpe	petit gazon
<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.)*	Raca*	acrocarpe	grand gazon
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	Rhsq	acrocarpe	grand gazon
<i>Rhyncostegium megapolitanum</i> (Web. & Mohr)	Rhme	pleurocarpe	trame
<i>Scleropodium purum</i> (Hedw.) Fleisch	Scpu	pleurocarpe	trame
<i>Scorpurium circinatum</i> (Brid.) Fleisch & Loeske	Scci	acrocarpe	grand gazon
<i>Tortella flavovirens</i> (Bruch.) Broth*	Tofl*	acrocarpe	petit gazon
<i>Tortula ruraliformis</i> (Besch.) Ingham*	Toru*	acrocarpe	petit gazon / grand gazon
<i>Trichostomum crispulum</i> Bruch	Trcr	acrocarpe	petit gazon

Les traits biologiques sont identifiés suivant les différentes espèces. Les mousses se développent sous la forme de coussins plus ou moins denses recouvrant le sable nu. Deux catégories de mousses se distinguent qui leur confèrent des caractéristiques écologiques propres, un pouvoir de colonisation et de rétention du sable (PIERROT, 1980). Les mousses dites acrocarpes se développent sous la forme de tiges dressées, elles retiennent le sable dans l'enchevêtrement de leurs tiges. Les mousses dites pleurocarpes se développent sous la forme de tiges rampantes fixant solidement le sol.

Tableau 3 : Liste et code des espèces de lichens recensées sur les dunes non boisées en relation avec les traits biologiques. Les espèces suivis d'un * sont utilisées dans les analyses des données.

Lichens	Code	Type de thalle (van Haluwyn & Lerond, 1993)
<i>Cetraria muricata</i> (Ach.) Eckfeldt*	Cemu*	fruticuleux
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Ruoss*	Clar*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia ciliata</i> (Flörke) Ahti (2 var.)*	Clci*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.)*	Clch*	complexe squamuleux
<i>Cladonia convoluta</i> (Lamk.)	Clco	foliacé
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	Clfi	complexe
<i>Cladonia foliacea</i> (Huds.) Willd.*	Clfo*	foliacé
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrader*	Clfu*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd.	Clgr	complexe fruticuleux
<i>Cladonia humilis</i> (With.) Laundon	Clhu	complexe
<i>Cladonia mediterranea</i> Duvign. et des Abb.*	Clme*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia mitis</i> Sandst.*	Clmi*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia phyllophora</i> (Ehrh.) Hampe	Clph	complexe
<i>Cladonia pocillum</i> (Ach.) O.J. Rich.	Clpo2	complexe squamuleux
<i>Cladonia portentosa</i> (Duf.) Coem. (2 var.)*	Clpo*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.*	Clpy*	complexe squamuleux
<i>Cladonia ramulosa</i> (With.) Laundon.	Clra2	complexe
<i>Cladonia rangiformis</i> Hoffm.*	Clra*	complexe fruticuleux
<i>Cladonia scabriuscula</i> (Del.) Leight.	Clsc	complexe fruticuleux
<i>Cladonia squamosa</i> (Scop.) Hoffm.	Clsq	complexe squamuleux
<i>Cladonia subrangiformis</i> (Sandst.) Pisut	Clsu	complexe fruticuleux
<i>Cladonia subulata</i> (L.) F.H.Wigg.	Clsu2	complexe fruticuleux
<i>Cladonia verticiliata</i> (Hoffm.) Ahti	Clve	complexe
<i>Collema tenax</i> (SW.) Ach.*	Cote*	gélatineux
<i>Diploschistes muscorum</i> (Scop.) R. Sant.*	Dimu*	crustacé
<i>Evernia prunastri</i> var. <i>arenaria</i> (Retz.) Fr.*	Evpra*	fruticuleux (épiphyte)
<i>Fulgensia fulgens</i> (Swartz) Elenkin	Fufu	squamuleux
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.*	HypH*	foliacé (épiphyte)
<i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaerer) Havaas	Hytu	foliacé (épiphyte)
<i>Leptogium lichenoides</i> (L.) Zahlbr.	Leli	gélatineux
<i>Flavioparmelia caperata</i> (L.) Ach.	Paca	foliacé (épiphyte)
<i>Flavioparmelia sulcata</i> (L.) Ach.	Pasu	foliacé (épiphyte)
<i>Peltigera membranacea</i> (Ach.) Nyl.	Peme	foliacé
<i>Peltigera polydactyla</i> (Neck.) Hoffm.	Pepo	foliacé
<i>Peltigera rufescens</i> (Weis.) Humb.*	Peru*	foliacé
<i>Squamarina</i> sp. Poelt	Sqsp	squamuleux
<i>Toninia sedifolia</i> (Scop.) Timdal.*	Tose*	squamuleux

Pour les lichens, le port complexe fruticuleux (stratifié-radié, aérohygrophile, ressemblant à un petit buisson ; *genre Cladonia*) est le plus représenté, il semble être le plus adapté parce qu'il permet au lichen de croître en hauteur (jusqu'à 10 cm) et de se dresser au dessus du substrat. Le développement de thalles crustacés et squamuleux (petites écailles) se fait directement en contact avec le substrat. Les espèces concernées sont donc très sensibles au saupoudrage. De même que le port complexe en forme d'entonnoir (scyphes jusqu'à 3cm de haut) n'est que rarement représenté (*Cladonia gr. chlorophaea*). Le port foliacé est également représenté (*Cladonia foliacea*). Le lichen se développe sous la forme d'une feuille posée sur le substrat ou sur le tapis de mousses. Il existe

également plusieurs lichens généralement épiphytes à thalle foliacé (*Hypogymnia physodes*) qui se développent sur les souches, troncs et branches des arbres ou arbustes présents qui dans certaines conditions écologiques peuvent se développer à même le sable (KETNER-OOSTRA, 2001).

Des petits lichens à thalle gélatineux passent facilement inaperçus, mais sont présents le plus souvent sur des tapis de mousses acrocarpes, les Collémacés (*Leptogium*, *Collema*) dont l'appareil végétatif noirâtre est rigide et cassant à l'état sec, il se gonfle beaucoup au contact de l'eau (substratohydrophile) en prenant une consistance gélatineuse. Les lichens dont le partenaire symbiotique est une cyanobactérie ou algue bleue contiennent significativement plus d'azote que les lichens à algue verte (MILLBANK & KERSHAW, 1973). Comme *Peltigera rufescens* (thalle foliacé), ces lichens revêtent une importance particulière parce qu'ils contribuent à la fixation de l'azote atmosphérique dans le sol. Mais, certains *Cladonia* (*C. portentosa*), ne fixant pas l'azote, sont associés fréquemment avec *Azotobacter* dans la couche superficielle du sol (SCOTT, 1956 ; MALICKI, 1967).

Performances du type de reproduction sur les dunes

Pour les mousses, de nombreuses espèces sont dioïques. Les espèces rencontrées le sont généralement à l'état stérile (*Pleurochaete*). Seules quelques espèces fructifient abondamment une fois par an (*Bryum*, *Tortella*, *Ceratodon*), d'autres sont observées çà et là suivant les sites ou les époques de l'année avec des organes de reproduction (*Hypnum cupressiforme*, *Tortula...*). Parallèlement à la reproduction sexuée, les Bryophytes peuvent se disperser par voie végétative à l'image d'un bouturage naturel. De nombreux bourgeons sont parfois formés en petits bouquets globuleux à l'extrémité de tiges différenciées à cet effet (*Campylopus*) ou dans une sorte d'entonnoir formé par des feuilles plus grandes, elles aussi à l'extrémité de tiges.

Pour les lichens, de nombreuses espèces ont pu être observées avec des apothécies permettant la reproduction sexuée et possédant des organites spécialisées. Ces corpuscules peuvent être structurés ou non. Lorsqu'ils sont structurés, il s'agit d'une différenciation de l'ensemble des constituants du thalle (isidies, schizidies, phyllidies). Chez les corpuscules non structurés, la disparition du cortex supérieur permet la libération de petites masses composées du phycosymbionte et d'hyphes fongiques ; mais rien n'y rappelle l'organisation du thalle qui les porte, ce sont les soralies (OZENDA & CLAUZADE, 1970). La reproduction sexuée peut être considérée comme moins performante que la voie végétative puisque la continuité de la symbiose est interrompue. Mais certains lichens (*X.*

parietina) ne présentent pas de structures de type soralie ou isidie et arrivent à se propager avec facilité (VAN HALUWYN & LEROND, 1993). La voie végétative par bouturage naturel (fragmentation de l'individu par arrachage, grattage, piétinement...) semble la plus efficace sur les dunes, par les capacités de reviviscence des espèces. De plus, pour chacune des espèces, des quantités importantes de diaspores sont présentes dans l'atmosphère (VAN ZANTEN & POCS, 1981).

La liste des espèces n'a pas varié durant la durée de l'étude ce qui permet de penser que les listes d'espèces fournies semblent exhaustives pour les dunes non boisées et les stations considérées. En fonction des inventaires effectués sur l'ensemble de la façade atlantique, des traits biologiques (morphologiques) mesurés et de la fréquence d'apparition des espèces sur les sites, plusieurs espèces ont été regroupées (gr.sp.) afin de permettre le traitement des données lors des suivis pour des espèces considérées comme très proches.

- Pour les mousses :

Bryum sp. (Brsp) regroupe l'ensemble des espèces du genre *Bryum* : *B. capillare*, *B. argenteum*, *B. bicolor* ;

- Pour les lichens :

Cladonia ciliata (Clci) regroupe les deux variétés de *C. ciliata* ;

Cladonia gr. *chlorophaea* (Clch) regroupe *C. chlorophaea* et *C. fimbriata* ;

Cladonia foliacea (Clfo) regroupe *C. foliacea* et *C. convoluta* ;

Cladonia furcata (Clfu) regroupe *C. furcata*, *C. subrangiformis* et *C. scabriuscula* ;

Cladonia gr. *pyxidata* (Clpy) regroupe *C. pyxidata* et *C. pocillum* ;

Collema tenax (Cote) regroupe d'autres lichens à thalle gélatineux comme *Leptogium lichenoides* ;

Hypogymnia physodes (Hyph) regroupe d'autres lichens d'origine épiphytes comme *Hypogymnia tubulosa*, *Flavioparmelia caperata*, *Flavioparmelia sulcata*.

Toninia sedifolia (Tose) regroupe des petits lichens à thalle squamuleux et crustacés comme *Squamarina* sp. et *Fulgensia fulgens* ;

Chapitre 2. Cartographie des populations le long d'un transect

1. Introduction

L'utilisation de la photographie aérienne à différentes échelles de prise de vues est une technique de télédétection couramment utilisée par les géographes (POUGET, 1988) et géomorphologues (CHOROWICZ & DEROIN, 2003) pour apprécier les évolutions du milieu, mais également par les écologues (POISSONNET, 1966) pour faire des échantillonnages des différents types de stratification et pour l'étude de l'organisation du milieu naturel (GIRARD, 1973). Dans ces cas, les photographies réalisées à partir de satellites (échelle 1/20000, 1/25000) renseignent sur des zones de dimension régionale et de précision faible (pixel au sol de l'ordre de 50x50m à 20x20m), ou à partir d'avion (photos aériennes, échelle 1/10000 à 1/5000), renseignent sur les morphologies et les grands groupements végétaux (pixel au sol de l'ordre de 10x10m à 5x5m). Enfin, des photographies à grandes échelles (1/100 à 1/1000) permettent l'étude précise, quantitative de l'échantillon. Les émulsions et capteurs utilisés sont également de différentes natures (noir et blanc, fausses couleurs, Infra-Rouge, couleurs vraies, spectro-zonales, radar...) suivant les objectifs recherchés. Les travaux réalisés en télédétection ont permis de dresser de nombreuses cartographies de la végétation (JANODET & BLASCO, 1993, ROBIN, 1995). Récemment, de nombreuses études ont pour objet la cartographie du recouvrement des tapis de lichens notamment en Scandinavie (NORDBERG & ALLARD, 2003) et au Canada (THEAU & AL., 2004) à partir d'analyses d'images satellites.

Avant de se rendre compte des dynamiques des populations à l'échelle du paysage, il faut répondre à la question de la possibilité de quantifier les surfaces couvertes par les mousses et lichens sur les dunes. Ce chapitre présente une méthodologie permettant de cartographier la distribution spatiale des différentes communautés végétales, notamment les populations de mousses et de lichens le long d'un transect et de quantifier les surfaces recouvertes par la végétation. Par la suite ce transect est susceptible de faire l'objet d'un suivi à long terme. Cette méthode s'appuie sur l'analyse semi-automatique d'images numérisées (3 Bandes Rouge-Vert-Bleu) de prises de vues aériennes à basse altitude de la végétation des dunes de Tarnos.

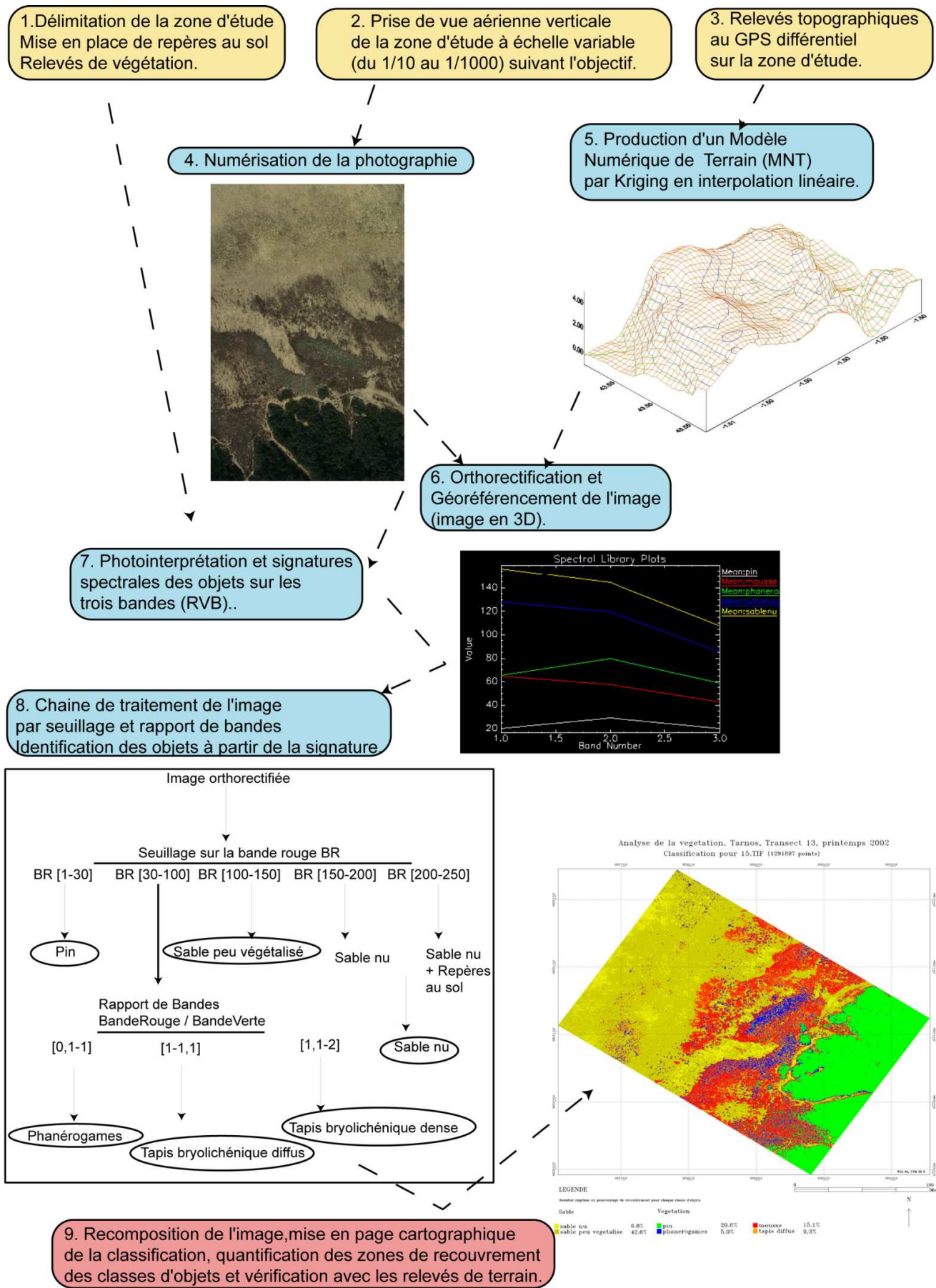


Figure 4 : Détails des phases de la méthodologie d'analyse d'image et de cartographie des peuplements.

Sur le terrain
 En laboratoire
 Résultats

2. Méthode de cartographie par prises de vues aériennes

La figure 4 présente sous forme d'un diagramme le détail de la méthodologie appliquée pour la cartographie des populations par analyses d'images.

2.1. Relevés et prises de vues sur le terrain

Après délimitation de la zone à cartographier, des relevés de la végétation sont effectués le long d'un transect en notant la présence/absence de chaque espèce sur un carré de 1x1m. L'échantillonnage a été effectué selon un cheminement linéaire dans les différents habitats de la plage à la frange forestière présentés en introduction (figure 2). Les relevés sont matérialisés par la mise en place de cibles au sol. La prise de vue aérienne verticale est réalisée à basse altitude (100m) à l'aide d'un paramoteur au printemps 2002, afin d'observer les communautés à l'état sec. La surface couverte par la prise de vue est une zone de 150x220m (environ 3,3 Ha).

2.2. Numérisation des prises de vues en haute résolution.

La quantité et la qualité des informations des photographies obtenues avec des pellicules argentiques (iso 100 et 200) est encore largement supérieure aux prises de vues numériques. Le coût du matériel est également moindre. Les diapositives correspondant aux prises de vues verticales de la zone étudiée sont numérisées en haute résolution (1200 à 2800 dpi) à l'aide d'un scanner (Minolta Dimage Scan Dual II) afin de pouvoir utiliser le maximum d'informations sous format numérique. Les caractéristiques des prises de vues et de numérisation sont récapitulées dans le tableau 4.

Tableau 4 : Caractéristiques de la prise de vue aérienne verticale à basse altitude réalisée en Paramoteur

Altitude : 100 m (varie suivant l'objectif, ici les peuplements)
Zone couverte : 150 m x 220 m
Emulsion : Diapositive couleurs vraies 24x36 mm
Focale : 28 mm
Numérisation : 1410 dpi (1228 x 1888 pixels), 3 bandes RVB (1Rouge, 2Verte, 3Bleue)
Résolution au sol : 10 cm / pixel

2.3. Elaboration d'un Modèle Numérique de Terrain et Orthorectification

Les relevés topographiques sont effectués à l'aide d'un GPS différentiel (récepteurs Trimble Pro XRS) en mode dynamique, le même jour que la prise de vue. La collecte des données (X longitude, Y latitude, Z altitude) est effectuée en marchant ce qui permet d'enregistrer un relevé par seconde. L'extraction des données (relevés topographiques, cibles...) enregistrées dans le GPS se fait à l'aide d'un logiciel (Pathfinder Office v2.00) ayant une interface sous Windows. Les données sont traduites et exportées en format de type ASCII (fichier d'extension .TXT) sous un logiciel (Surfer, Golden Software Inc.) spécialisé dans la production de modèles numériques de terrain (MNT). L'ensemble des relevés a permis la constitution d'une base de données numériques de 2500 points sur la zone d'étude (150x220m). Le résultat de l'élaboration d'un modèle numérique de terrain (MNT) de la zone étudiée par la méthode de Kriging en interpolation linéaire est présenté sur la figure 4. Une modélisation de la dune en trois dimensions est ainsi obtenue.

L'orthorectification est le processus permettant de compenser des distorsions géométriques de l'image causée par les appareils de prise de vues, les orientations, la topographie, et toutes les erreurs associées aux prises de vues. Les images orthorectifiées sont de vraies images planimétrées qui représentent les objets au sol dans leur repère géographique (ENVI, 2001).

L'orthorectification est effectuée sous un logiciel de traitement d'images (ENVI 3.5, Research Systems Inc.) qui associe les données du Modèle Numérique de Terrain, aux données de l'image numérisée. L'image est ainsi corrigée pour obtenir en sortie une image référencée en trois dimensions, X et Y sont les coordonnées géographiques, Z les différentes élévations.

Les images des stations et des carrés ainsi corrigées et géoréférencées sont également assemblées pour constituer des mosaïques d'images. Plusieurs images mises ainsi bout à bout permettent de reformer les différentes zones d'étude. Le géoréférencement modifie la forme et le nombre des pixels de l'image, il est effectué (à l'aide des repères fixes placés au sol visibles sur l'image) avant ou après la classification.

2.4. Signatures des objets et Classification supervisée

Lors de l'utilisation d'une méthode de classification, des échantillons assez homogènes de l'image qui sont représentatifs des différents objets sont définis. Ces échantillons forment un ensemble de données-test appelées régions de référence (Regions Of Interest ROI). La sélection des données (ROI) est basée sur les connaissances de l'opérateur à partir des relevés, sa familiarité avec les régions géographiques et les types de surfaces présents dans l'image. Les signatures spectrales de chaque objet (réflectance) peuvent être obtenues en calculant les moyennes des spectres (sur les trois bandes RVB) de chaque région représentative. Les signatures spectrales permettent d'individualiser chaque objet et d'effectuer un premier tri dans l'analyse. Six classes d'objets sont définies par photointerprétation (tableau 5) pour le traitement de l'image. Les classifications supervisées sont effectuées sous le logiciel de traitement et d'analyse d'images (ENVI 3.5).

La classification supervisée permet un échantillonnage par l'opérateur des groupements d'intérêt, correspondant à des classes de pixels. C'est une méthode adaptée à la complexité des images (l'image est sous trois bandes de couleur = trichromie RVB). Il est possible d'élaborer des programmes sous le logiciel permettant d'effectuer de manière automatique un premier tri dans l'analyse. C'est de la confrontation des deux images (brute et traitée) mises en relation avec les relevés de végétation que l'analyse quantitative de la végétation est effectuée.

Tableau 5 : Classes d'objets définis par photointerprétation utilisées lors de l'analyse.

* classes contenant les mousses et lichens.

Classes d'objets	Description
<i>Cibles</i>	<i>Cibles carrées blanches visibles au sol (50x50cm)</i>
Sable nu	Zone où le substrat sableux est complètement nu (pas de végétation)
Sable peu végétalisé	Zone où le substrat sableux est faiblement végétalisé par des phanérogames (couverture de <i>Carex arenaria</i>)
Pin	Zone densément recouverte par des pins (<i>Pinus pinaster</i>).
Phanérogames	Zone recouverte densément par des phanérogames (<i>Pancratium maritimum</i> et <i>Cistus salvifolius</i>). De petites plaques de mousses peuvent se développer sous couvert de ces plantes.
Tapis bryolichénique dense*	Tapis bryolichénique, zone densément recouverte par les mousses (<i>Tortula ruraliformis</i> dominante), présence de <i>Cladonia</i>
Tapis bryolichénique diffus*	Tapis bryolichénique, zone faiblement recouverte par les mousses (<i>Tortula ruraliformis</i> dominante), présence de phanérogames notamment <i>Carex arenaria</i> .

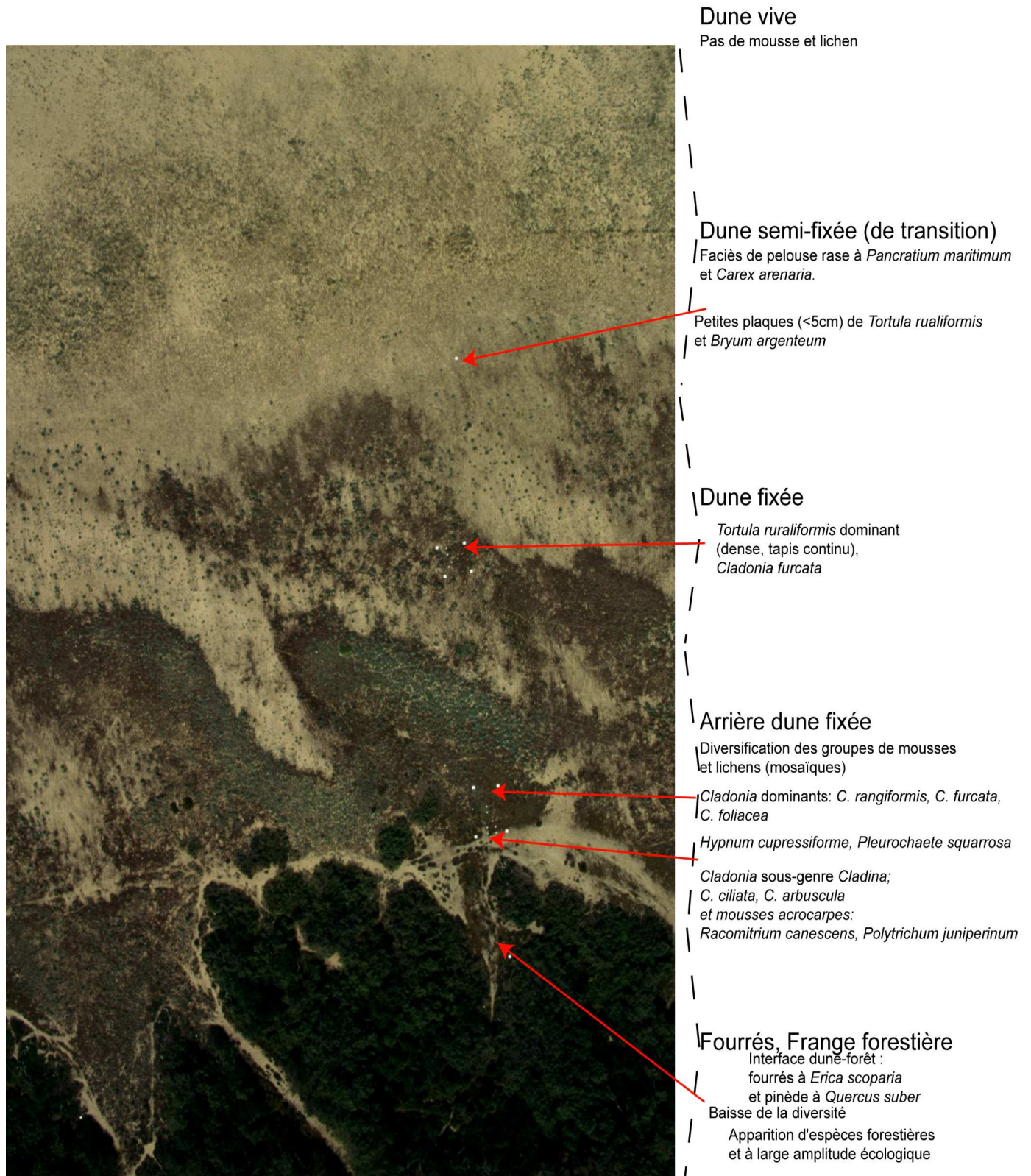


Figure 5 : Distribution le long d'un transect des espèces de mousses et lichens dans les différents habitats de la dune non boisée, Tarnos, 04-2002.

3. Résultats : Distribution et Cartographie des peuplements de mousses et lichens.

La figure 4 présente la chaîne de traitement réalisée afin de classifier et quantifier les objets mousses et lichens (peuplements). Une photo interprétation de l'image brute permet de définir les objets suivant l'échelle de prise de vue. La définition des zones d'intérêt (ROI) correspondant aux différents objets est réalisée sur l'image brute, elle permet d'obtenir la signature spectrale de chaque objet sur les trois bandes (canaux RVB). Une comparaison des signatures spectrales des objets montre que les objets sont identifiables à partir de seuillages effectués sur la bande rouge (BR). Afin d'identifier l'objet « mousse » par rapport au reste de la végétation (intervalle BR 30-100), un rapport de bandes BR/BV est effectué. Suivant les valeurs des signatures spectrales sur les bandes rouge et verte (« mousse » descend alors que « phanéro » monte entre BR et BV), trois intervalles sont obtenus qui permettent de mettre en évidence les objets « mousses et lichens ». L'image est ensuite recomposée à partir des objets permettant d'avoir une classification et une quantification des surfaces (nombres de pixels) des objets sur la zone étudiée.

La figure 5 présente la distribution des espèces le long d'un transect. Le peuplement bryolichénique se développe sous la forme de tapis ras plus au moins dense formant des mosaïques. Une diversification des espèces de mousses et lichens est observée jusqu'à la frange forestière ainsi qu'une augmentation du taux de recouvrement par les populations. Ce résultat a permis dans un second temps d'effectuer une photo-interprétation de l'image de la zone d'étude.

L'ensemble des relevés topographiques, travaux cartographiques et photographies géoréférencées est intégré dans un logiciel (Map Info) de Système d'Information Géographique (SIG) constituant une base de données cartographiques.

A partir de l'analyse de la végétation, une cartographie des peuplements de mousses et lichens est réalisée. Une comparaison du résultat de l'analyse avec la vérité terrain est effectuée. La figure 6 présente le résultat d'une classification effectuée sur la zone à partir de la méthodologie élaborée.

La projection de la classification dans un repère géographique (ici UTM 30N, WGS 1984) permet d'avoir une cartographie précise des aires de recouvrement de la végétation sur la zone d'étude (environ 3,3 hectares). Le recouvrement total de la végétation est de **93,20%** (30754m²) composé de **42,8%** de sable peu végétalisé par *Carex arenaria* surtout présent de la dune mobile à la dune fixée, **5,9%** (1947m²) par des phanérogames (*Pancratium maritimum*, *Helichrysum stoechas* et *Cistus salvifolius*) surtout en dune fixée, **20,6%** (6798m²) de *Pinus pinaster* au niveau de la frange forestière et **24,4%** (8052m²) par un tapis bryolichénique en dune fixée. Les populations ont tendance à se grouper en patches (agrégat) de relativement forte densité, séparés par des zones de faible densité, 15,1% du tapis est dense composé de *Tortula ruraliformis* dominante et de lichens du genre *Cladonia*, et 9,3% du tapis est diffus composé de plaques éparses de *Tortula ruraliformis* et *Bryum sp.* ainsi que des tiges de *Carex arenaria*. Les zones de sable nu (complètement dévégétalisé) sont présentes surtout en dune mobile, au niveau des zones de forte pente en dune fixée, et dans les zones de piétinement en arrière dune fixée ; elles représentent 6,8% (2244m²).

Les peuplements bryolichéniques sont un compartiment important de la végétation des dunes, ils recouvrent en grande partie et de manière permanente (espèces vivaces) la dune fixée et l'arrière dune fixée. Le suivi des zones d'intérêts (observées et quantifiées) permettra d'appréhender les modifications du milieu et les dynamiques de la végétation.

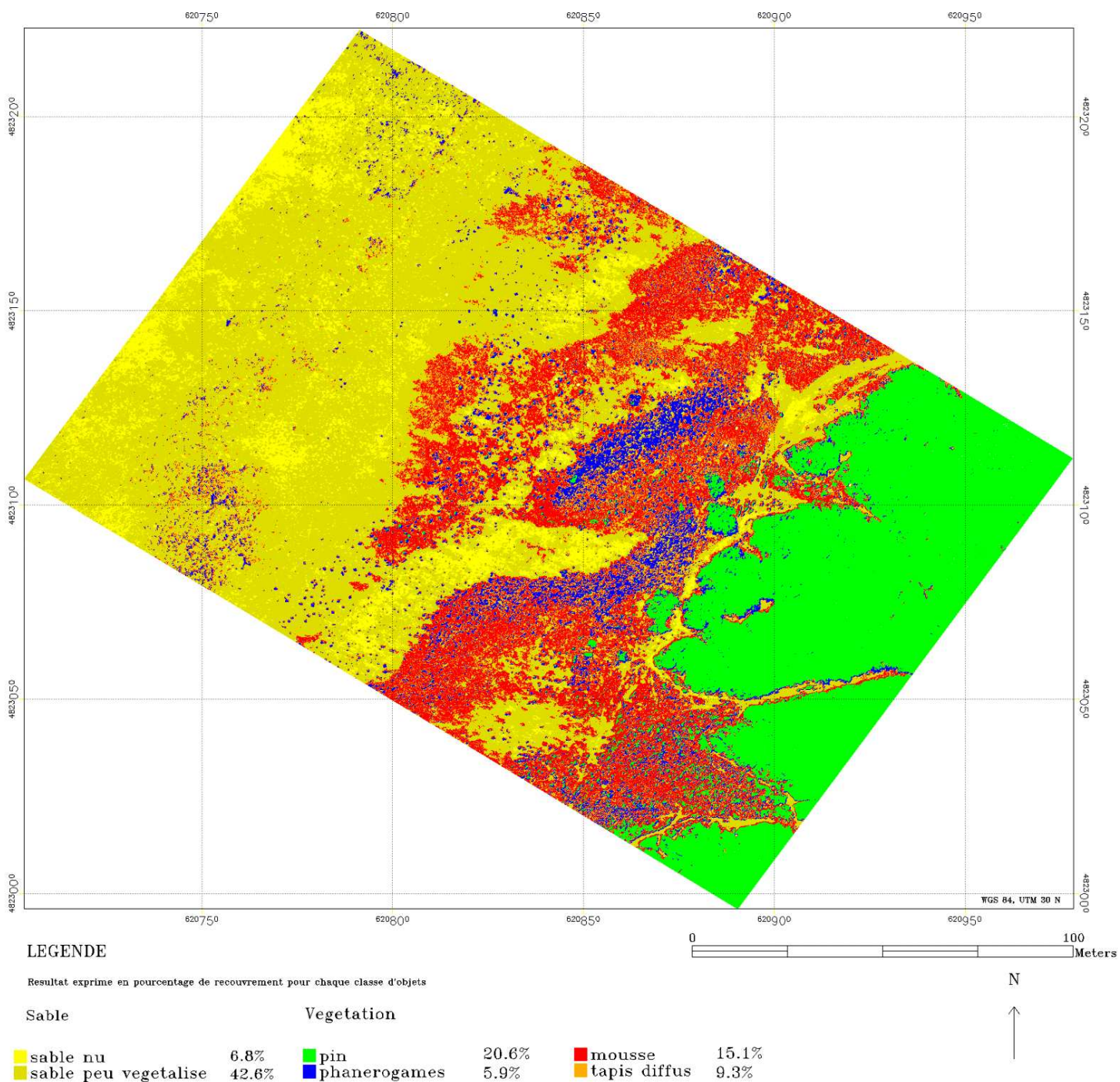


Figure 6 : Résultat de la classification sur l'image (1291897 points), quantification et cartographie de la végétation le long du transect à Tarnos, printemps 2002.

4. Discussion et conclusion

La méthodologie élaborée et utilisée pour le traitement de l'image permet d'obtenir une bonne classification des objets grâce à la résolution des images obtenues (pixel 10x10cm). La représentation correspond à des groupements végétaux bien identifiés sur le terrain.

Les résultats obtenus par LI (2003) sur différentes images du même site montrent que la réflectance des objets mousses et lichens varie suivant leur phénologie, ceci est à relier au caractère poïkilohydre des espèces qui fait varier la couleur générale des peuplements du marron (état sec) au jaune-vert (état humide). C'est pourquoi le choix de l'état sec a été utilisé pour l'analyse.

La résolution des scannes (750 par rapport à 2810dpi) ne modifie pas de façon significative les résultats des classifications. De plus, en comparant les signatures spectrales, aucune relation n'a pu être obtenue entre les informations présentes à différentes échelles. Par contre, la méthodologie est adaptée pour des images prises sur le même terrain, à la même échelle et le même jour, permettant la cartographie précise de la zone d'étude (petites surfaces) et la constitution de mosaïques d'images pour un suivi sur de grandes surfaces comme il a déjà été réalisé pour les zones humides au Japon (MYAMOTO & AL., 2001). Ce résultat rejoint un problème récurrent en télédétection où l'échelle et l'agrégation spatiale des données ont un impact considérable sur le contenu des images et leur analyse subséquente en vue de discriminer différentes classes d'objets au sol (MARCEAU & AL., 1993). La méthodologie utilisée dans ce travail (prise de vues à basse altitude) a permis une discrimination entre le recouvrement de la végétation totale et les zones recouvertes par les peuplements de mousses et lichens. Le peuplement bryolichénique semble montrer une surdispersion à l'échelle du transect formant une mosaïque au niveau du paysage, mais chaque population à l'intérieur d'un patche semble aussi surdispersée (aggrégats).

KARNIELI (1997, 2001) a obtenu un indice de réflectance pour le tapis bryolichénique. Une amélioration du traitement (affinage des signatures spectrales) serait possible en couplant les prises de vues avec des mesures effectuées à l'aide d'un spectromètre (640 bandes au lieu de 3 RVB) de chaque objet et en calibrant les couleurs de l'image à l'aide de cibles colorées placées sur le site. Dans l'analyse présentée, il apparaît que le relevé de terrain est fondamental.

Les populations bryolichéniques sont vivaces, très sensibles aux contraintes éoliennes (transit sableux), ce qui limite leur développement dans les parties mobiles de la dune (dune blanche et dune de transition) et au piétinement en dune fixée et arrière dune fixée. Les mousses et lichens sont les espèces qui dominent la végétation dans les parties fixées de la dune. Les mesures effectuées en dune grise par LEMAUVIEL (2000) montrent que le compartiment bryolichénique prédomine largement la biomasse aérienne (500 à 900g/m² soit 60 à >80% de la biomasse totale). La biomasse combine le potentiel édaphique, aux conditions écologiques et à la vigueur de la végétation. Selon BARRERE (1990), le taux de recouvrement permet d'évaluer le degré de stabilité de la dune. La cartographie élaborée montre que le recouvrement des mousses et lichens est élevé, il est plus important (tapis continu) dans les parties fixées de la dune (dune fixée à la frange forestière).

Par conséquent, la cartographie des zones de recouvrement par les mousses et lichens renseigne sur l'état de stabilité du milieu et sur ses dynamiques progressive ou récessive. L'exportation en mode vecteur des objets identifiés vers un logiciel de SIG permettrait d'effectuer un suivi diachronique des aires de recouvrement (quantification) des populations de mousses et lichens (monitoring) comme l'ont montré DELCROS & AL. (1999). La qualité du document cartographique obtenu permet de préciser la délimitation des habitats dans les parties fixées de la dune.

Chapitre 3. Analyse des patrons de distribution des espèces sur l'ensemble de la côte atlantique : les différentes communautés

1. Introduction

La végétation des dunes a fait l'objet de diverses études en France (DUFFAUD, 1996 ; GEHU, 1993, 1977 ; DESPEYROUX, 1984 ; LAHONDERE, 1980). Certains travaux et études sur les mousses (PIERROT, 1980, 1974, BONNOT, 1971 ; FUSTEC-MATHON ET MATHON, 1960 ; TURMEL, 1950 ; DUCHAUFFOUR, 1948 ; CAMUS ET CHARRIER, 1911) et sur les lichens (BOTINEAU ET HOUMEAU, 1980 ; DES ABBAYES, 1951 ; PIQUENARD, 1904) ont mis en évidence leur distribution sur certaines parties de dunes. Cependant, aucune étude récente spécifique sur l'écologie des mousses et lichens se développant dans les dunes littorales n'a encore été menée en France.

L'objectif de ce chapitre est d'analyser les patrons de distribution des espèces et de confronter les paramètres édaphiques avec ces patrons. L'existence de traits communs aux espèces permet de caractériser les stratégies de vie des communautés bryolichéniques.

2. Matériels et méthodes

2.1. Relevés de végétation

Les espèces de mousses et de lichens ont été recensées sur l'ensemble des habitats de la dune non boisée (de la plage à la frange forestière) à l'automne 2001. Le plan d'échantillonnage tient compte de critères géographiques (figure 3), de paysages et habitats (figure 2). De manière générale, 2 à 3 transects sont exploités par sites, chaque transect comporte 3 carrés d'observation par habitat (dune de transition, dune fixée, arrière dune fixée). 124 relevés ont été effectués à l'aide d'un carré (1x1m) amovible à maille carrée de 10cm. Les lectures sont effectuées pour les mousses et lichens mais aussi pour les phanérogames et le sable nu à chaque point d'intersection, soit au total 100 points de lecture par carré. Cette méthode utilisée lors d'études précédentes (CLEMENT, 1987) permet de fournir des données quantitatives concernant la fréquence relative des espèces. La fréquence relative d'une espèce est le pourcentage de points où cette espèce est rencontrée par rapport au nombre total de

point de lecture du carré. Pour une espèce, elle tend vers la probabilité de sa présence si le nombre d'échantillons est suffisamment grand. En supposant que les points au niveau desquels les lectures sont faites sont tellement petits qu'ils n'ont pas de dimension, la probabilité de présence de l'espèce tend vers son recouvrement (GREIG-SMITH 1964, GORDON 1969, POISSONNET 1969). Les valeurs du recouvrement de chaque espèce sont mesurées sur chaque carré. 10 classes de valeurs sont établies (1 : présence ; 2 : 1-10% de F.R. ; 3 : 11-20% ; 4 : 21-30% ; 5 : 31-40% ; 6 : 41-50% ; 7 : 51-60% ; 8 : 61-70% ; 9 : 71-80% ; 10 : >80%) afin d'être utilisées lors des analyses statistiques. *Les codes représentant les espèces dans les figures et tableaux sont donnés dans le chapitre 1, tableau 2 et 3.*

2.2. Les stratégies de vie (Life-strategies) des espèces et des communautés

Les espèces recensées sont classées en référence à DURING (1979, 1992). Les traits qui jouent un rôle important dans les discussions sur le système de « Life-strategy » sont la forme végétative, la reproduction, la mortalité et les effets de l'environnement (constant ou fluctuant) sur ces traits. Une adaptation du système est effectuée afin d'obtenir un résultat au niveau de la communauté en supposant *a priori* que la stratégie de vie de chaque espèce identifiée dans la communauté tend à s'uniformiser au niveau de la communauté (mise en évidence de traits communs), même si chaque espèce prise séparément a une stratégie propre.

2.3. Distribution des espèces selon les caractéristiques environnementales du littoral

Chaque relevé (n=124) est caractérisé par cinq paramètres environnementaux liés à leur distribution sur la dune littorale (« paramètres stationnels ») :

- La zone littorale (Z-L) d'étude est découpée en trois parties correspondant à une zone géographique ; pour le sud Bretagne (1), pour le Centre-Ouest (2), pour l'Aquitaine (3).
- La position du carré en relation avec les habitats de la dune (Z-T) ; coefficient 1 pour la dune de transition (DT), 2 pour la dune fixée (DF), 3 pour l'arrière dune fixée (ADF).
- La Richesse spécifique (NbSp) correspondant au nombre total d'espèces de mousses et de lichens recensées sur le carré.

- Le pourcentage de sable nu (Sable nu) est exprimé à partir de la fréquence relative (F.R.) mesurée sur le carré.
- Le pourcentage de recouvrement de la végétation phanérogamique (Phan) est exprimé à partir de la fréquence relative (F.R.) mesurée sur le carré.

2.4. Protocole de mesures pédologiques

Les mousses et les lichens ne possèdent pas de racines, ils ne sont en contact qu'avec la couche superficielle du substrat (KETNER-OOSTRA & SYKORA, 2000). Des analyses pédologiques ont été effectués à partir de 142 prélèvements réalisés sous les 5 communautés mises en évidence lors de l'analyse de la végétation. Les prélèvements pédologiques ont été réalisés dans la couche supérieure du sol (0 à 5 cm de profondeur) sur des micro-stations de 10x10 cm. Les espèces phanérogamiques ont été recensées (présence/absence) pour chaque prélèvement.

En fonction de l'hétérogénéité de la présence sur l'arc atlantique de chaque communauté, un minimum de quinze échantillons par communauté est utilisé pour l'analyse. Les échantillons, préalablement préparés (séchage étuve 65°C 24h, tamisage à 2mm), ont été analysés en laboratoire après prélèvement sur site.

- **La Conductivité**

La conductivité des sols influence le potentiel d'oxydo-réduction, le pH et l'activité microbienne du sol (BINKLEY & VITOUSEK, 1989). Cette mesure est un index du contenu en sels dans le sol (NOON, 1996). La mesure de la conductivité se fait dans une solution (50mL d'eau distillée) de 10g de sol séché à l'air après agitation pendant 45mn (BAIZE, 1988). Elle est effectuée au résistivimètre dans le surnageant.

- **Le pH**

La biodisponibilité des certains nutriments est affectée directement ou indirectement par l'acidité du sol (BINKLEY & VITOUSEK, 1989). Le pH-H₂O est mesuré dans une suspension de 10g de sol séché à l'air dans 25mL d'eau distillée, après agitation 1mn et repos 1mn (FORSTER, 1995).

- **Le Calcaire total**

Le calcium est présent dans les sols sous la forme de calcaire (carbonate de calcium). Il exerce une action capitale sur les conditions physico-chimiques du sol et de ce fait sur l'ensemble de ses

propriétés biologiques (LEMEE, 1978). Le pH du sol est aussi généralement lié à sa teneur en calcium. Le pourcentage de Calcaire total (%Ca) est déterminé selon la méthode au calcimètre Bernard (norme AFNOR X31-105).

- **La matière organique**

Le pourcentage de matière organique (%MO) du sol est déterminé par la méthode de perte au feu (AUBERT, 1978). Le sol est séché en étuve à 105°C pendant 24h. Les échantillons prélevés sont placés au four à moufles pendant 24h à 430°C. Après pesées, le résultat est donné par la formule : $\%MO = ((P1 - P2) / P1) \times 100$ avec P1 poids sec initial et P2 poids sec après four.

- **Le Carbone et l'Azote**

Les pourcentages de carbone et azote total (%C,N) sont mesurés par un appareil CHN Perkin Elmer Series II analyser 2400, pour des échantillons (prise d'essai 30-40mg) de sol séché à 105°C, homogène après broyage.

2.5. Analyses des données

- **Les patrons de végétation**

Afin d'observer des groupes de relevés présentant des affinités, une matrice de données de 124 relevés comprenant 29 espèces de mousses et de lichens est analysée par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC=DCA) (TER BRAAK, 1996).

- **Les relations végétation-paramètres stationnels**

Afin d'analyser la distribution des espèces en fonction des caractéristiques stationnelles sur le littoral (5VE), une matrice de données de 124 Relevés (5VE) comprenant les 29 espèces de mousses et de lichens est analysée par Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI=CCA). L'importance de la relation entre les espèces et les paramètres stationnels pris séparément est testée par le test de permutation de Monte-Carlo.

- **Les relations sol-végétation**

La moyenne et la déviation standard (étalement des données autour de la moyenne) de chaque paramètre pédologique (6VE) sont calculées pour chaque communauté bryolichénique ; elles servent à

comparer les différentes communautés. Pour cela, un test d'analyse de variance à une voie ANOVA est effectué ; les communautés sont comparées deux à deux avec le test de Tukey (GLANTZ & SLINKER, 1990).

Afin d'examiner les relations entre les caractéristiques du sol et la distribution des communautés, une matrice de données de 142 Relevés Pédologiques (6VE) comprenant les 5 groupes d'espèces de mousses et de lichens est analysée par Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI=CCA). L'importance de la relation entre les groupes d'espèces et les paramètres environnementaux pris séparément est testée par le test de permutation de Monte-Carlo.

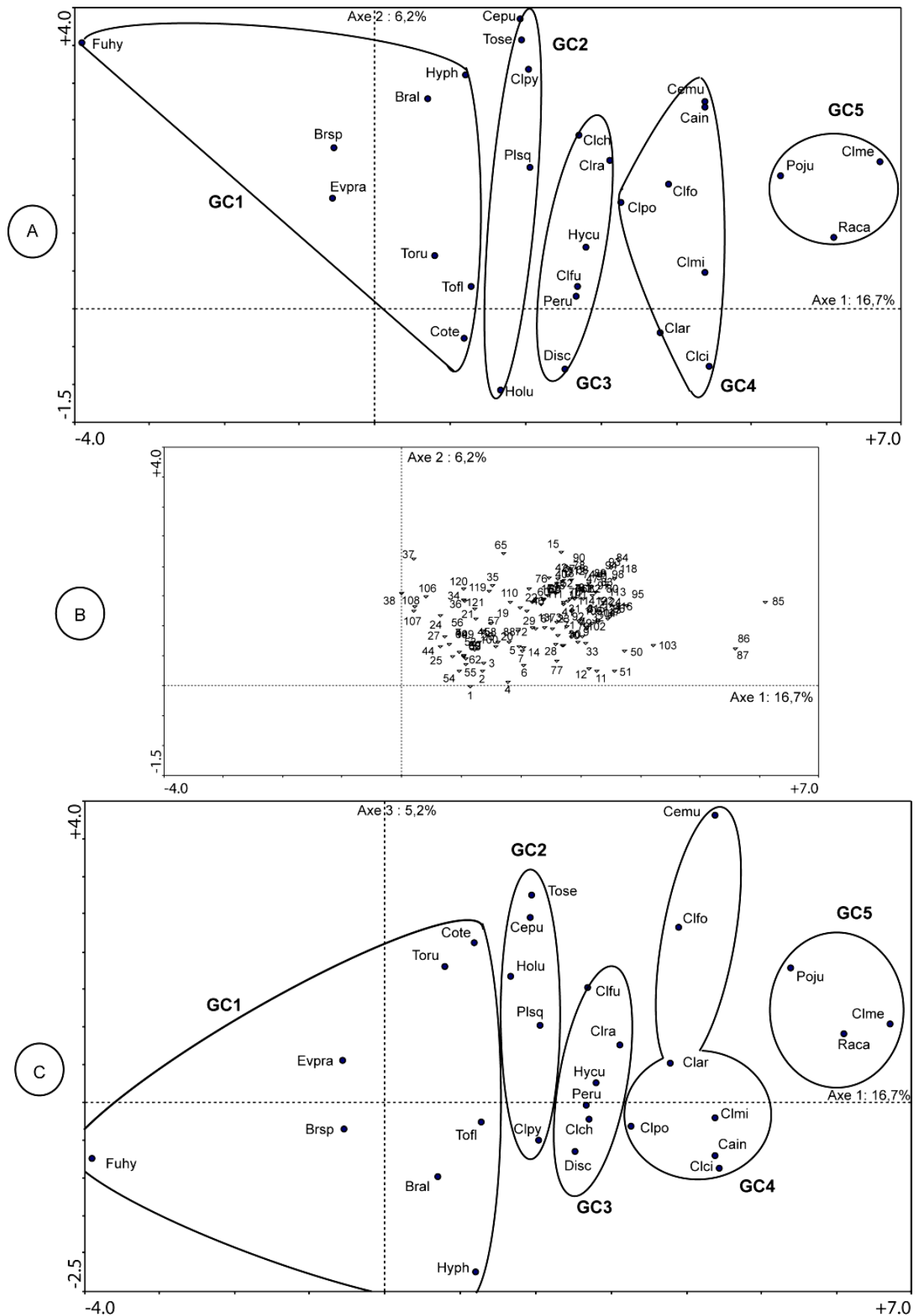


Figure 7 : Projections des 29 espèces et des 124 relevés dans les plans de l'Analyse Factorielle AFC=DCA, mise en évidence de 5 groupes.

- A: 29 espèces dans les plans factoriels 1-2
- B: 124 relevés dans les plans factoriels 1-2
- C: 29 espèces dans les plans factoriels 1-3

3. Résultats

3.1. Les différentes communautés

La figure 7 présente les résultats de l'AFC (=DCA). Les trois premiers axes de l'AFC représentent 28,1% de l'inertie. Les axes 1 et 2 sont corrélés, le premier axe (16,7%) exprime un gradient de fixation du milieu lié à l'éloignement à la plage. A partir du score des espèces sur l'axe 1 de l'AFC et de l'analyse des représentations graphiques, 5 groupes se distinguent.

Tableau 6 : Mise en évidence de cinq groupes d'espèces de mousses (trame transparente) et lichens (trame grisée) et de leur espèces discriminantes (en gras) en relation avec le système de stratégies de vie (During, 1992). Les espèces sont classées en fonction du score sur l'axe 1 de l'Analyse Factorielle de Correspondance (fig. 7).

Espèces	Groupes (AFC)	Stratégie de vie de la communauté
<i>Funaria hygrometrica</i>	GC1	Colonisatrice éphémère Colonisatrice sens strict (+ Opportunistes)
<i>Evernia prunastri var. arenaria</i>		
<i>Bryum spp.</i>		
<i>Brachytecium albicans</i>		
<i>Tortula ruraliformis</i>		
<i>Collema tenax</i>		
<i>Hypogymnia physodes</i>		
<i>Tortella flavovirens</i>		
<i>Homalothecium lutescens</i>	GC2	Colonisatrice sens strict (+ Vivace compétitif)
<i>Ceratodon purpureus</i>		
<i>Toninia sedifolia</i>		
<i>Cladonia pyxidata</i>		
<i>Pleurochaete squarrosa</i>		
<i>Dicranum scoparium</i>	GC3	Vivace compétitive
<i>Peltigera rufescens</i>		
<i>Cladonia furcata</i>		
<i>Cladonia chlorophaea</i>		
<i>Hypnum cupressiforme</i>		
<i>Cladonia rangiformis</i>		
<i>Cladonia portentosa</i>	GC4	Vivace compétitive / Vivace tolérante au stress
<i>Cladonia arbuscula</i>		
<i>Cladonia foliacea</i>		
<i>Cetraria muricatum</i>		
<i>Cladonia mitis</i>		
<i>Campylopus introflexus</i>		
<i>Cladonia ciliata</i>		
<i>Polytrichum juniperinum</i>		
<i>Racomitrium canescens</i>	GC5	Vivace tolérante au stress / Colonisatrice sens strict
<i>Cladonia mediterranea</i>		

Le tableau 6 présente les 29 espèces ordonnées suivant leur score sur l'axe 1 de l'AFC =DCA (= 16,7% de l'inertie) ainsi que les cinq groupes d'espèces. Les espèces discriminantes de chaque groupe (en gras) sont celles dont la présence est supérieure à 10% dans les 124 relevés et dont le recouvrement (F.R.) au sein d'un carré est supérieur à 10%.

Racomitrium canescens (GC5) est la seule espèce discriminante dont la présence dans les relevés est comprise entre 5 et 10%. Une adaptation du système de stratégie de vie défini pour les espèces par DURING (1992) est utilisée. Le résultat obtenu propose pour chaque communauté identifiée, une stratégie de vie.

3.2. Distribution des espèces en fonction des paramètres stationnels

Les relations entre la distribution des espèces (29sp) et les paramètres stationnels (5VE) des carrés de relevé (n=124) sont examinées par une AFCvi (=CCA) (figure 8). La position sur le transect (Z-T), la distribution sur le littoral (Z-L), le pourcentage de recouvrement par les phanérogames (Phan) et le nombre d'espèces par carré (NbSp) sont les paramètres stationnels qui présentent de l'importance après le test de permutation de Monte-Carlo ($P < 0,05$) (tableau 7), ils sont déterminants dans la représentation des espèces dans les axes. Les trois premiers axes représentent 91% de l'inertie. La position sur le transect et le pourcentage de recouvrement par les phanérogames sont déterminants pour l'axe 1 (58,7%). Il représente un gradient de stabilisation de la frange forestière (Z-T=3) à la dune de transition (% phanérogames élevé). La distribution sur le littoral est déterminante de l'axe 2 (19,7%). Il exprime un gradient géographique nord-sud. Le nombre d'espèces (NbSp) est déterminant pour l'axe 3 (12,6%).

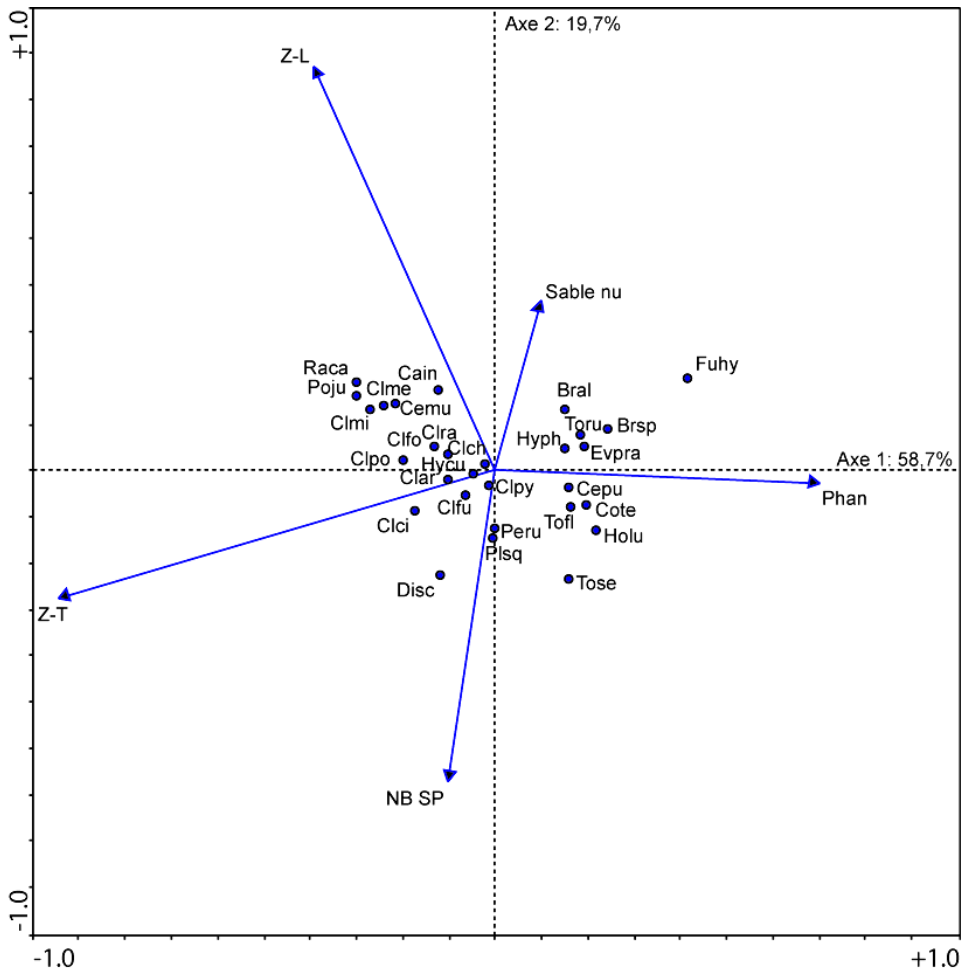
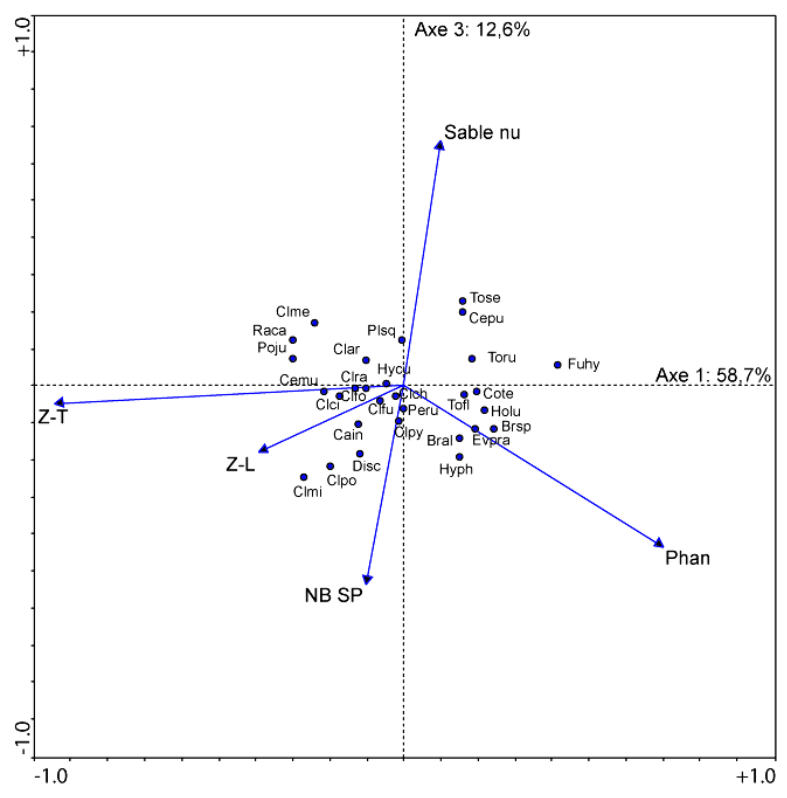


Figure 8 : Projections des 29 espèces et des 5 variables environnementales dans les plans factoriels 1-2 et 1-3 de l'Analyse Factorielle sous contraintes linéaires AFCvi=CCA.

Tableau 7 : Taux d'importance des paramètres littoraux reliés aux 29 espèces de mousses et lichens des 124 Carrés Permanents, après le test de permutation de Monte-Carlo. $P < 0,050$ est la marge d'importance choisie pour le test;
 Z-T : position sur le transect
 Z-L: zone géographique littorale
 Phan : % recouvrement des phanérogames
 NbSp: Richesse spécifique en mousses et lichens
 Sable nu : % de sable nu

Paramètres	P	F
Z-T	0,005	12,76
Z-L	0,005	5,17
Phan	0,005	2,48
NbSp	0,005	2,28
Sable nu	0,100	1,46



3.3. Relations sol-végétation

Cinq communautés ont été mises en évidence lors de l'analyse de la végétation. Le tableau 8 et les figures 9, 10, 11 présentent sous forme graphique les valeurs moyennes (+ Déviation Standard) obtenues pour chaque type de mesure de sol sous les communautés. L'analyse de variance (ANOVA) est utilisée pour comparer les différents groupes suivant chaque paramètre. Les groupes présentent des différences statistiquement significatives ($P < 0,01$) pour quatre des six paramètres mesurés dans la couche superficielle du sol : la valeur du pH, le taux de calcaire, les pourcentages de matière organique et d'azote.

Tableau 8 : Résultats des mesures pédologiques (N = 142. ; 0-5cm de profondeur) effectués sous chaque communauté (n = 5). La moyenne (Moy) et la déviation standard (StD) sont présentées pour chaque mesure (pH, Conductivité, Matière organique, Carbone total, Azote, Calcaire). Il existe une différence statistique significative entre les différents groupes pour le pH, le calcaire, la matière organique, l'azote.

Groupes	Nb Relevés	pH Moy	StD pH	%Ca Moy	StD Ca	Cond Moy	StD Cond	%MO Moy	StD MO	%C Moy	StD C	%N Moy	StD N
GC1	42	7.80	0.65	7.16	6.86	69.90	16.98	1.29	1.88	1.32	1.02	0.02	0.01
GC2	22	7.88	0.40	4.59	3.90	68.53	15.81	1.47	1.43	1.21	0.65	0.03	0.02
GC3	33	7.17	0.83	3.92	6.03	62.62	40.75	1.25	1.60	1.14	1.33	0.03	0.06
GC4	30	7.14	0.87	3.10	4.09	82.30	58.08	2.36	2.26	1.59	1.62	0.08	0.10
GC5	15	6.77	0.75	0.16	0.26	49.45	21.78	0.90	0.48	0.48	0.25	0.03	0.01

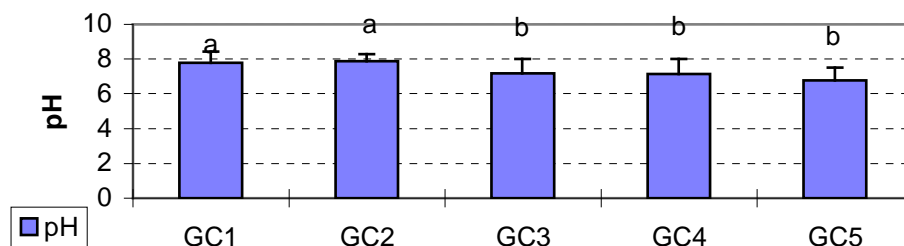


Figure 9 : moyennes des pH (+ StD) mesurées sous les 5 communautés. Il existe une différence statistique significative entre les différents groupes ($F=10,20$; $P < 0,01$). Les moyennes suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P > 0,05$). Les lettres indiquent le rang de la moyenne après le test de Tukey ($a > b$).

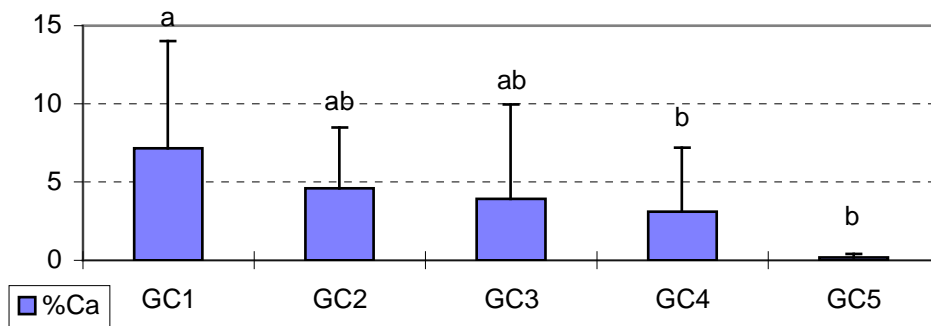


Figure 10 : Moyennes du pourcentage de Calcaire total (+ Std) mesurées sous les 5 communautés. Il existe une différence statistique significative entre les différents groupes ($F=5,707$; $P<0,001$). Les moyennes suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P>0,05$). Les lettres indiquent le rang de la moyenne après le test de Tukey ($a>b$).

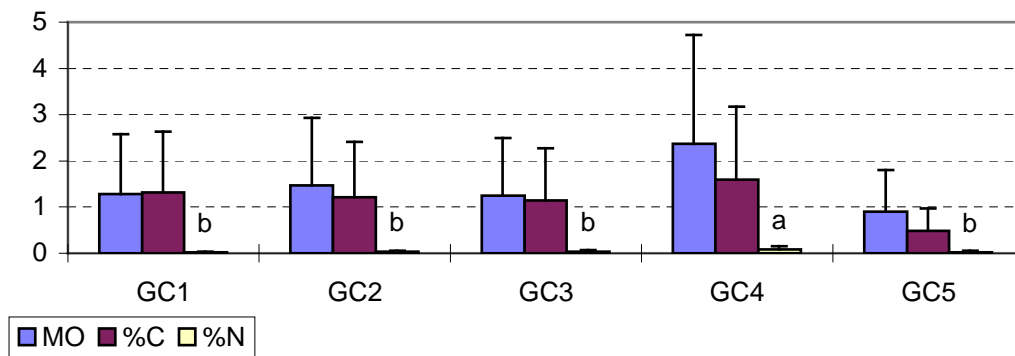


Figure 11 : Moyennes des pourcentages de Matière Organique (%MO), de Carbone (%C) et d'Azote total (%N) (+ Std) mesurés sous les 5 communautés. Il existe une différence statistique significative entre les différents groupes pour les teneurs en Azote (%N ; $F=5,231$; $P<0,001$) et en matière organique (MO ; $F=2,584$; $P=0,04$) mais pas pour le carbone total (%C). Les moyennes suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P>0,05$). Les lettres indiquent le rang de la moyenne après le test de Tukey ($a>b$). Pour le pourcentage de matière organique (MO), les groupes sont significativement différents mais ne se discriminent pas au test de Tukey (au seuil de 5% d'être incorrect).

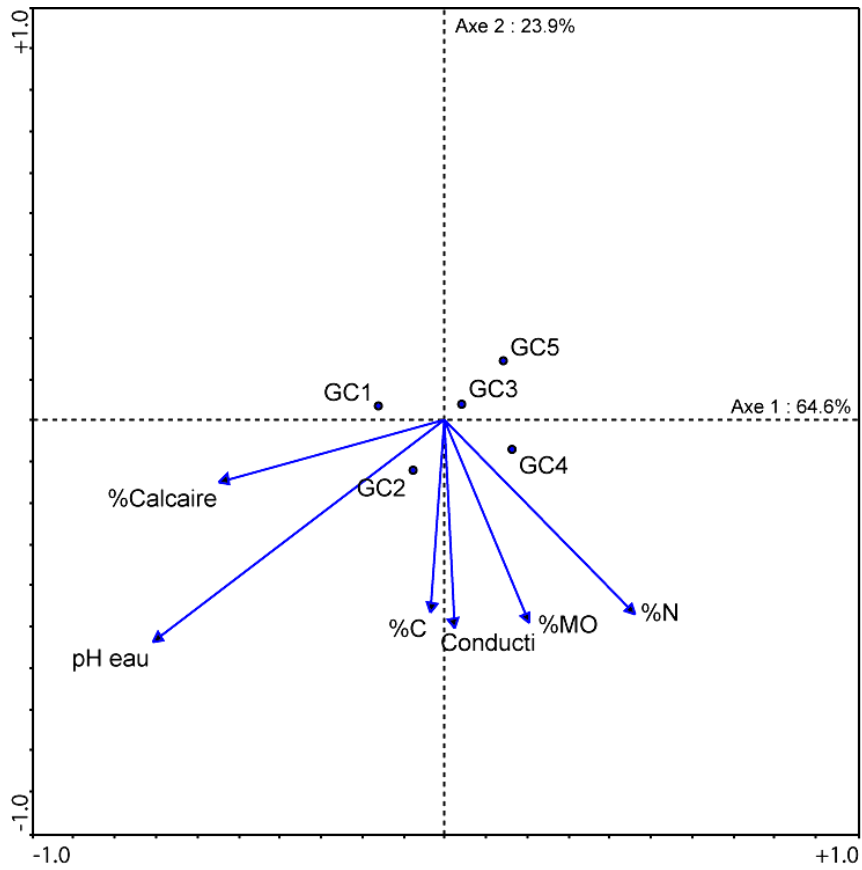


Figure 12: Projections des 5 groupes d'espèces et des 6 paramètres édaphiques dans les plans 1-2 et 1-3 de l'Analyse Factorielle sous contrainte linéaire AFCvi=CCA.

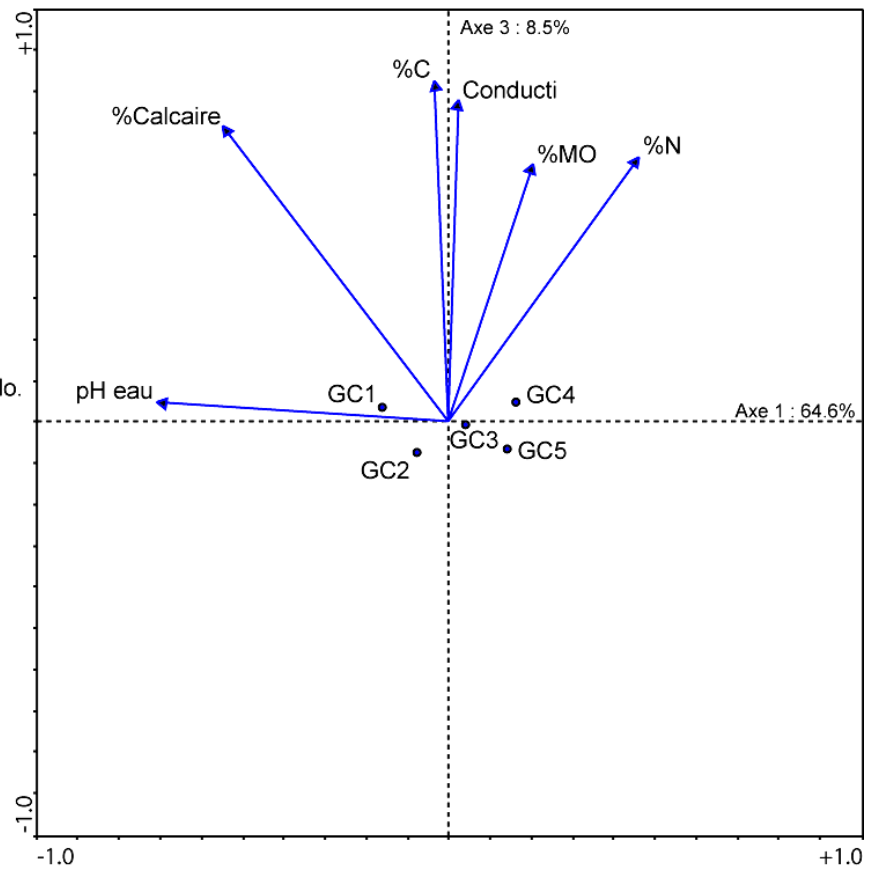


Tableau 9 : Taux d'importance des paramètres édaphiques reliés aux 5 groupes d'espèces de mousses et lichens de 142 Relevés Pédologiques après le test de permutation de Monte-Carlo. $P < 0,050$ est la marge d'importance choisie pour le test.

Paramètres	P	F
pH	0,005	8,52
%N	0,005	6,24
%Calcaire	0,015	3,61
%C	0,030	2,52
Conductivité	0,420	0,98
%MO	0,845	0,37

Les relations entre les paramètres édaphiques et les cinq communautés sont examinées par une AFCvi (=CCA) (figure 12). La valeur du pH (pH-eau), le pourcentage d'azote total (%N), le taux de calcaire total (%Calcaire) et le pourcentage de carbone total (%C) sont les paramètres pédologiques qui présentent de l'importance après le test de permutation de Monte-Carlo ($P < 0,05$) (tableau 9), ils sont déterminants dans la représentation des espèces dans les axes. Les trois premiers axes représentent 97% de l'inertie. La valeur du pH et le taux de calcaire total sont déterminants pour l'axe 1 (64,6%). Il représente un gradient d'acidification et de décalcification. Les pourcentages de carbone total et d'azote total sont déterminants de l'axe 2 (23,9%) et de l'axe 3 (8,5%). Ils expriment un gradient trophique du milieu (enrichissement).

4. Discussion : patrons de distribution, relations avec facteurs édaphiques

- **Le groupe 1 (GC1)** est composé de huit espèces. Il est caractérisé par quatre mousses de type acrocarpe, comme *Tortula ruraliformis*, *Bryum ssp*, *Tortella flavovirens*, et une mousse pleurocarpe, *Brachytecium albicans*. Ces espèces sont de petites tailles mais croissant en hauteur, elles résistent aux faibles apports de sable. Les lichens sont représentés par *Collema tenax*, petit lichen à thalle gélatineux, qui colonise en premier des parties de dunes ayant subi une perturbation récente (JAMES & AL., 1977), et deux lichens généralement épiphytes, *Evernia prunastri var. arenaria* à thalle fruticuleux et *Hypogymnia physodes* à thalle foliacé, ils sont ici terricoles ou plutôt muscicoles. Un groupe comparable dans sa composition a été décrit précédemment sur les dunes de l'île de Terschelling en Hollande (KETNER-OOSTRA & SYKORA, 2000). Ce groupe est en relation avec un pH élevé ($\text{pH} > 7$) et une teneur en calcaire total du sable élevée. Il est présent sur l'ensemble des sites dans les parties semi-fixées de la dune (Dune de Transition, DT). Ce groupe présente de nombreuses espèces à stratégie de colonisateur éphémère et colonisateur au sens strict (sensu, DURING, 1992). Dans cette partie de dune, les mousses (arénicoles) ont un rôle important dans la fixation du sable nu (WARMING, 1909) et leur présence permet d'apprécier une certaine stabilité (évolution progressive) de cette partie de dune semi-fixée. Cette communauté présente par ses espèces discriminantes (*Tortula ruraliformis*) des affinités avec la couverture bryolichénique du *Phleo - Tortuletum* (MASSART, 1908) dans les « dunes noires » du Nord Ouest de la France (variantes à *Brachytecium albicans* dans dune en voie de décalcification et *Homalothecium lutescens* sur les sables plus calcaire, les deux à

ph>7) et du *Hornungio petraea* - *Tortuletum* (endémique) sur dunes normandes et bretonnes (GEHU & DE FOUCAULT, 1977). Mais en comparant ces deux associations d'un point de vue édaphique, GEHU-FRANCK (1978) pense que le déterminisme de la vicariance est plus d'ordre climatique et floristique qu'édaphique.

Funaria hygrometrica est une mousse acrocarpe à stratégie fugitive (DURING, 1992), elle est caractéristique des sols ayant subi un feu (CLEMENT & TOUFFET, 1988, ESPOSITO & AL., 1999), sa présence reste limitée dans le temps et l'espace pour les dunes ne subissant pas ce type de dégradation.

- **Le groupe 2 (GC2)** comprend cinq espèces. Il est caractérisé par une mousse pleurocarpe *Homalothecium lutescens* et deux mousses acrocarpes, *Pleurochaete squarrosa*, espèce méditerranéo-atlantique, toujours observée sans fructification sur la côte atlantique (PIERROT, 1980) et *Ceratodon purpureus*, accompagnées de deux lichens à thalle squamuleux *Cladonia pyxidata* et *Toninia sedifolia*. Ce groupe présente des espèces à stratégie de colonisatrice au sens strict (DURING, 1992) et se développe sous la forme d'un tapis ras, formant une croûte biologique protectrice (BUDEL, 2001), de la dune de transition (DT) à la dune fixée (DF). Il est influencé par un pH et un taux de calcaire total élevés. *Cladonia pocillum* vicariante de *Cladonia pyxidata*, est une espèce indicatrice des sols basiques (JAMES & AL., 1977). Certaines espèces de ce groupe ne sont représentées que sur quelques sites, sur les dunes calcaires du Centre-Ouest et du Sud Bretagne notamment pour *Toninia sedifolia* (voir ch1). Il semble s'apparenter au *Fulgensietum fulgentis* Gams (JAMES & AL., 1977) = *Toninio - Psoretum decipientic* Stordiek (KHALIFE, 1985) qui est une communauté largement répandue (mais menacée) dans le centre et le sud de la France (JAMES & AL., 1977). Cette communauté nécessite une étude plus approfondie au niveau des dunes.

- **Le groupe 3 (GC3)** comprend 6 espèces, les lichens sont dominants. *Cladonia rangiformis* et *Cladonia furcata*, des *Cladonia* sous-genre *Cladonia* à thalle complexe fruticuleux (stratifié-radié) souvent ubiquistes (JAMES & AL., 1977) et une mousse pleurocarpe *Hypnum cupressiforme* caractérisent ce groupe et témoignent d'un arrêt du saupoudrage. Une mousse acrocarpe, *Dicranum scoparium*, et deux lichens, *Cladonia chlorophaea* à thalle complexe, et *Peltigera rufescens* à thalle foliacé sont également présents. Ces derniers témoignent de la présence d'humus et par leur

développement de l'arrêt d'un saupoudrage. Ce groupe est influencé par l'acidification l'augmentation de la teneur en azote (%N), facteurs liés à la présence d'humus. La présence de *Peltigera rufescens*, dont le photobiotte est une cyanophyte, *Nostoc*, capable de fixer l'azote atmosphérique, pouvant parfois recouvrir de larges surfaces, peut être mis en relation l'augmentation du pourcentage d'azote total mesuré, par relargage dans le milieu (SCOTT, 1956). Les espèces caractéristiques de ce groupe ont une stratégie de vivaces compétitives (DURING, 1992).

Ce groupe semble traduire, par son développement, le passage de la dune semi-fixée à la dune fixée, lié à de faibles variations des paramètres écologiques (acidification, augmentation de l'humus, arrêt du saupoudrage). Il est souvent le plus représenté sur les dunes étudiées ; il est présent sur de larges surfaces sur les parties de Dune Fixée (DF).

- **Le groupe 4 (GC4)** est composé de sept espèces. Il est caractérisé par une diversité des *Cladonia*, *Cladonia foliacea* à thalle foliacé et les *Cladonia* du sous-genre *Cladina* (= *Cladina*) à thalle complexe fruticuleux, *Cladonia ciliata*, *Cladonia mitis*, *Cladonia arbuscula*, *Cladonia portentosa* ainsi que *Cetraria muricata*, lichen à thalle fruticuleux. Ce groupe est influencé par l'acidification et la décalcification du substrat liées à l'augmentation en humus (%MO, %C). Il traduit la présence de parties de dunes s'acidifiant davantage qu'en dune fixée et se décalcifiant, traduisant une évolution du sol vers une podzolisation (micropodzol sensu JAMES & WHARFE, 1989). Une seule mousse est représentée, *Campylopus introflexus*, mousse invasive (MULLER, 2001). Sa présence sur la dune est préoccupante en terme de conservation de la biodiversité des groupes de mousses et de lichens des dunes grises ainsi que dans d'autres habitats (MAHEVAS, 2000) puisque couvrant à elle seule de larges surfaces (peuplement monospécifique).

La communauté est caractérisée par les espèces à stratégies vivaces compétitives et tolérantes au stress se développant sur tous les sites échantillonnés de la dune fixée (DF) à l'arrière-dune fixée (ADF).

- **Le groupe 5 (GC5)** se distingue nettement dans le nuage de points et comprend trois espèces. Il est caractérisé par deux mousses acrocarpes, *Racomitrium canescens* et *Polytrichum juniperinum*, avec un *Cladina*, *Cladonia mediterranea*. Cette espèce, méditerranéo-atlantique (DES ABBAYES ET DUVIGNEAUD, 1946) tend également à remplacer les autres *Cladonia* du sous-genre *Cladonia* dans

l'étage du *Quercus ilex* (OZENDA & CLAUZADE, 1970). Ce groupe est nettement influencé par la diminution du pH en arrière dune. Il est présent uniquement dans des parties de dunes acidifiées et nettement ou entièrement décalcifiées (calcaire.total<0,5%), fréquentes dans les parties anciennement stabilisées. C'est une communauté des sables secs, éclairés (AUGIER, 1966) à stratégie de vivace tolérante au stress (longue vie) et de colonisatrice au sens strict (DURING, 1992). Elle est présente dans les parties les plus évolués de la dune fixée à l'arrière dune fixée (ADF), zone de contact entre la dune non boisée et la frange forestière se développant surtout sur les sites du Centre-Ouest et d'Aquitaine.

Les populations de mousses et lichens forment des peuplements permanents sous la forme d'une croûte biologique (BUDEL, 2001) permettant la fixation du sable (stabilité) et traduisant les conditions écologiques des habitats. Les analyses montrent que la distribution des espèces de mousses et de lichens est reliée aux différents habitats de la dunes et à la présence de phanérogames. Par conséquent comme l'a souligné WESTHOFF (1971) il n'est guère possible de considérer les groupements de lichens comme des associations indépendantes sauf peut-être pour les faciès à *Cladina* (groupe GC4).

Les groupes GC1 et GC2 sont présents dans les zones semi-fixées à fixées de la dune ; ce sont des communautés à stratégie de colonisateur (DURING, 1992). La distribution des espèces dans ces parties est donc liée à la probabilité de se faire recouvrir par le sable (ou résistance au saupoudrage pour les espèces arénicoles) et la compétition avec les plantes supérieures qui présentent un fort recouvrement.

Les groupes GC3, GC4 et GC5 sont des vivaces compétitifs plus au moins tolérants au stress ; ils se développent lorsque que les contraintes de saupoudrage sont moins importantes. Ils sont comparables de part leur composition spécifique aux groupements de mousses (GEHU & GEHU-FRANCK, 1973 ; AUGIER, 1966) et de lichens (JAMES & AL., 1977 ; GILBERT, 2000) des landes sur sables secs ensoleillés. Les espèces des Groupes GC3 (*Hypnum cupressiforme*, *Cladonia rangiformis*, *Cladonia furcata*), mais surtout du GC4 (*Cladina*), du GC5 (*Cladonia mediterranea*, *Polytrichum juniperinum*) sont présentes dans les relevés des trois associations de landes sèches du sud-ouest décrites par GEHU (1977) dont surtout la lande littorale à fétuque feuille de jonc (*Festuca juncifolia*) et à bruyère cendrée (*Erica cinerea*). Celle-ci se développe depuis la zone de contact entre la dune grise à

immortelles (*Helichrysum stoechas*) et la pinède en arrière-dune et ne pénètre vers l'intérieur que de quelques kilomètres sur les côtes des Landes et de Gironde dont l'optimum se situe du nord de l'Adour au sud de Mimizan (GEHU, 1977). La végétation « continentale » influence donc la composition en espèces de la zone littorale (effet de lisière), ce qui peut expliquer la diversification des communautés dans les parties fixées de la dune par des espèces à large amplitude écologique.

En dune fixée et arrière-dune fixée, zones anciennement fixées par la végétation, les conditions écologiques évoluent, une baisse du pH liée à une décalcification ainsi qu'à l'augmentation de l'humus (FUSTEC-MATHON & AL., 1967 ; JAMES & AL.1977) influencent également les changements dans la composition de la végétation. De plus, comme l'ont montré DAWSON & AL. (1984) pour les toundras alpines, les composés lichéniques sont mobiles avec le profil du sol et ils contribuent à la formation du sol et aux autres processus d'évolution du sol conduisant à une podzolisation. Les communautés (GC3, GC4, GC5) préfèrent un habitat sec peu soumis à des perturbations. Selon GALLEGO FERNANDEZ & AL. (1995, 1997) la présence de lichens et la hauteur de la communauté sont des indicateurs biologiques.

Les résultats obtenus lors de l'analyse de la couche superficielle des sols confirment les observations de plusieurs auteurs ; les dunes sont caractérisées par un substrat sableux hétérogène pauvre en nutriments (COWLES, 1899 ; OLSON, 1958 ; GEHU-FRANCK, 1978 ; GERLACH, 1993 ; GERLACH & AL., 1994 ; BERENDSE & AL., 1998). Chaque substrat particulier tend à établir une végétation lichénique uniforme caractéristique sous l'influence de facteurs écologiques similaires (JAMES ET AL., 1977 ; OZENDA ET CLAUZADE, 1970) et les changements de la composition des groupes d'espèces sont reliés significativement à certains paramètres pédologiques dans les dunes comme KETNER-OOSTRA & SYKORA (2000) l'a montré. D'après les études réalisées sur les dunes (WATSON, 1918 ; BROWN & BROWN, 1969 ; TOPHAN & HITCH, 1985), plusieurs auteurs britanniques ont distingué certains facteurs pour que les lichens constituent une part importante dans la végétation des dunes littorales, tels que la stabilité du sable, ses propriétés de rétention de l'humidité, la fréquence et la permanence de la rosée et du brouillard, et des teneurs en humus et carbonate de calcium du sable (JAMES & AL., 1977). Les espèces des communautés mises en évidence sont comparables avec celles décrites dans les dunes littorales du nord de l'Europe (KETNER-OOSTRA ET SYKORA, 2000 ; MAGNUSSON, 1983 ; WESTHOFF, 1971) mais les communautés présentent sur la façade Ouest de la France un cortège

d'espèces méditerranéo-atlantiques comme, *Tortella flavovirens*, *Pleurochaete squarrosa*, *Cladonia mediterranea* qui les distinguent également par rapport à d'autres groupes décrits en Europe du sud (GALLEGO FERNANDEZ & AL., 1995, ESPOSITO & AL., 1999). L'influence du microclimat littoral n'est donc pas à négliger dans la distribution des communautés notamment pour des facteurs comme l'ensoleillement (héliophilie, thermophilie) et de l'humidité relative de l'air (espèces poikilohydes).

Synthèse et Conclusion de la première partie

Cette première partie a permis de montrer que les dunes non boisées de la côte atlantique de la France accueillent de nombreuses espèces de mousses et lichens qui présentent d'intéressantes particularités biologiques. Les populations s'y développent sur de grandes surfaces dans les parties fixées de la dune et recouvrent plus ou moins densément le sable de manière permanente. D'un point de vue global sur la zone d'étude, le long d'un transect allant de la plage à la frange forestière, les mousses et lichens se distribuent en cinq communautés à stratégies de vie identifiables par leurs traits biologiques ainsi que leur relation significative avec certains paramètres pédologiques. La position de chaque groupe dans certaines parties de dunes semble traduire les modifications dans la composition chimique de la couche superficielle du substrat par la mise en évidence des gradients trophique, d'acidification et de décalcification de la plage à la dune boisée. Le tableau 10 synthétise les caractéristiques des cinq communautés de mousses et lichens en relation avec les gradients de pédogenèse (caractéristiques édaphiques) et les paramètres stationnels sur les dunes littorales non boisées.

Tableau 10 : Mise en évidence de gradients d'évolution du sol (conditions édaphiques) et relations avec les paramètres stationnels pour les cinq communautés identifiées après les analyses factorielles des Correspondances avec variables instrumentales (AFCvi=CCA).

Groupes	Conditions édaphiques		Paramètres stationnels	
	Gradient chimique (pH et Calcaire)	Gradient trophique (Eléments organiques)	Position sur le transect (habitat)	Distribution sur la zone littorale atlantique
GC1	Basique à neutre, Calcicole	oligotrophie	Dune de Transition	Tous les sites
GC2	Basique à neutre Calcicole	oligotrophie	Dune de Transition à la Dune Fixée	surtout Bretagne sud et Centre-Ouest
GC3	Neutre à acide, presque Décalcifié	oligotrophie à mésotrophie	Dune Fixée	Tous les sites
GC4	Neutre à Acide, Décalcifié	mésotrophie	Dune Fixée à l'Arrière dune fixée	Tous les sites
GC5	Acide à Neutre, Décalcifié	oligotrophie	Arrière dune fixée	surtout Centre-ouest et Aquitaine

Partie 2 : Dynamiques des mousses et lichens et rôles au sein de systèmes non perturbés et perturbés

Introduction

Deux éléments conditionnent en grande partie la structure et la dynamique des communautés végétales, la contrainte (« stress ») et la perturbation (« disturbance»), définies par GRIME (1977, 1979). La contrainte correspond à l'influence d'un facteur externe qui réduit la vitesse de production de matière sèche, de tout ou partie de la végétation. Conditionnée par l'environnement physico-chimique, elle est intensifiée par la végétation elle-même (mécanismes de compétition). La perturbation est un facteur qui limite la biomasse végétale en causant sa destruction totale ou partielle. L'intensité de la perturbation est un élément important pour mesurer son impact sur la plante et son influence sur les changements dans la communauté végétale. Elle agit aussi par sa fréquence en un lieu donné (WHITE, 1979).

La dynamique de la végétation est l'analyse des changements dans le temps. LEPART & ESCARRE (1983) ont rassemblé les études portant sur les phénomènes de successions, qui sont des changements irréversibles à court ou long terme dans une direction et qui provoquent des modifications de la composition floristique et l'apparition de nouvelles communautés. Par contre, les fluctuations sont des variations à court terme, le plus souvent réversibles, sans apport ou disparition d'espèces dans une communauté. Si la végétation, bien que perturbée, garde la même combinaison d'espèces et les mêmes proportions respectives, le processus de remplacement est alors assimilé à une régénération ou à un processus de résilience (MILES, 1979, CLEMENT, 1987).

Les dunes littorales sont des milieux semi-naturels soumis aux perturbations (WESTHOFF, 1977). Le vent, les animaux et l'homme modifient de manière ponctuelle, régulière ou de manière permanente les paysages et les communautés végétales (VAN DER MAAREL, 1971 ; VAN DER MAAREL & USHER, 1997). L'approche synchronique met en évidence la diversité des situations et les potentialités de changement de la structure du tapis bryolichénique en relation avec les caractéristiques édaphiques (gradients) des différents habitats de la dune non boisée (partie1). Pour préciser les mécanismes et

confirmer les résultats obtenus concernant les stratégies de vies des espèces, une approche diachronique s'avère nécessaire. Cependant, ce type d'analyse ne peut être réalisé pour l'ensemble des situations.

Cette partie est composée de deux chapitres. Le premier chapitre concerne les processus de colonisation par la description d'une succession des mousses et lichens le long d'un transect dans une démarche synchronique (JUN & AL., 2004). Le deuxième chapitre analyse les phénomènes de réponses des espèces aux perturbations par un suivi diachronique des communautés.

Chapitre 1. Succession primaire des communautés de mousses et lichens des dunes littorales non boisées atlantiques : exemple de la Pointe d'Arçay

1. Introduction

Les systèmes de dunes littorales offrent des opportunités pour l'étude des successions végétales et des processus de colonisation (COWLES, 1899 ; CLEMENTS, 1916, 1928 ; OLSON, 1958 ; YARRANTON & MORRISON, 1974). En étudiant les dunes du Danemark, WARMING (1909) a démontré l'importance de la flore cryptogamique et a distingué des types de dunes dominés par les mousses et les lichens. WESTHOFF (1971) a décrit la grande biodiversité cryptogamique des dunes des îles néerlandaises. Dans les îles britanniques, depuis les investigations de WATSON (1918), plusieurs études (RICHARDS, 1929 ; ALVIN, 1960 ; BROWN & BROWN, 1969 ; TOPHAM ET HITCH, 1985) ont permis la description des dynamiques des communautés de mousses et de lichens dans les dunes. Des travaux récents à travers l'Europe (MAGNUSSON, 1983 ; ESPOSITO & AL., 1999 ; KETNER-OOSTRA & SYKORA, 2000) montrent l'intérêt de l'étude de ces espèces dans la compréhension des processus de colonisation.

La dynamique naturelle de la végétation dans la Réserve Naturelle de la Pointe d'Arçay (Vendée, France) a tendance à fermer le milieu au fur et à mesure du vieillissement (fixation) des crochets de dunes (GOUGUET, 1998). Les différentes unités végétales qui s'y développent de la plage à la dune boisée illustrent une succession (GEHU, 1964 ; GEHU & PETIT, 1965) et traduisent une stabilisation progressive du milieu (FUSTEC-MATHON ET AL., 1967). Des études (FUSTEC-MATHON & MATHON, 1960, FUSTEC-MATHON & AL. 1967, AUPHAN & AL. 1968) portant sur le milieu physique et biologique ont permis d'avoir une connaissance approfondie de la végétation phanérogamique et des dynamiques dunaires à la Pointe d'Arçay, mais aucune approche portant sur les successions des mousses et des lichens n'y a encore été menée.

Le but de cette partie est de décrire les différentes espèces terricoles de mousses et de lichens et leurs répartitions, en fonction d'un gradient de fixation (vieillessement) des parties de la dune et de discuter des différents processus de colonisation du milieu par ces espèces.

2. Matériels et méthodes

2.1. Chronoséquence et végétation présente

La partie terrestre de la Pointe d'Arçay est constituée d'une flèche littorale sableuse qui s'allonge sur environ six kilomètres, parallèlement au continent entre l'Océan Atlantique à l'Ouest (Pertuis Breton) et l'estuaire du Lay à l'Est (figure 13). Il se produit un double phénomène d'engraissement ; un engraissement transversal correspondant à l'élargissement de la flèche (axe du transect T1, fig. 13.2) et un engraissement longitudinal correspondant à la progression de la flèche (axe Nord-Ouest Sud-Est, fig. 13.2) dans la direction de la dérive littorale (il s'effectue par l'emboîtement de crochets de dunes formés par l'action conjuguée du vent et de la houle). Le rythme de la progression (accrétion) se situe aux alentours de 20 mètres par an (mesures effectuées depuis 1824 par relevés topographiques puis photographies aériennes depuis 1945, GOUGUET, 1998).

La dune peut être divisée en quatre parties (A, B, C, D) en fonction du vieillissement des crochets (date de fixation) et des communautés végétales qui se succèdent de la frange forestière à la plage (fig. 13.2, 13.3).

Les parties A, B et C sont plus anciennement stabilisées et forment le cordon de dunes fixées (dune fixée et arrière dune fixée). La végétation est une pelouse dominée par *Helichrysum stoechas*.

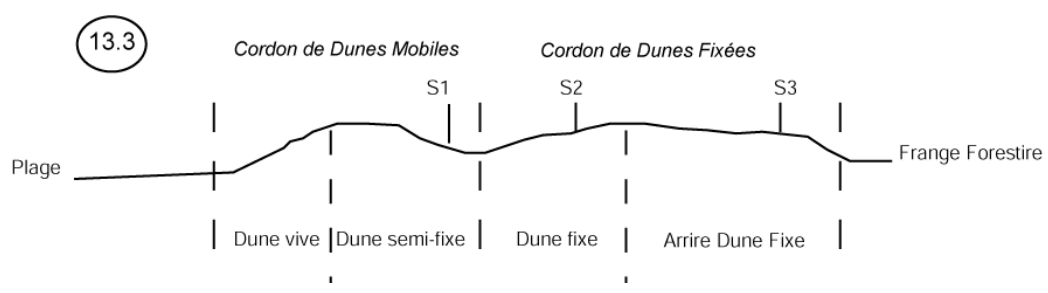
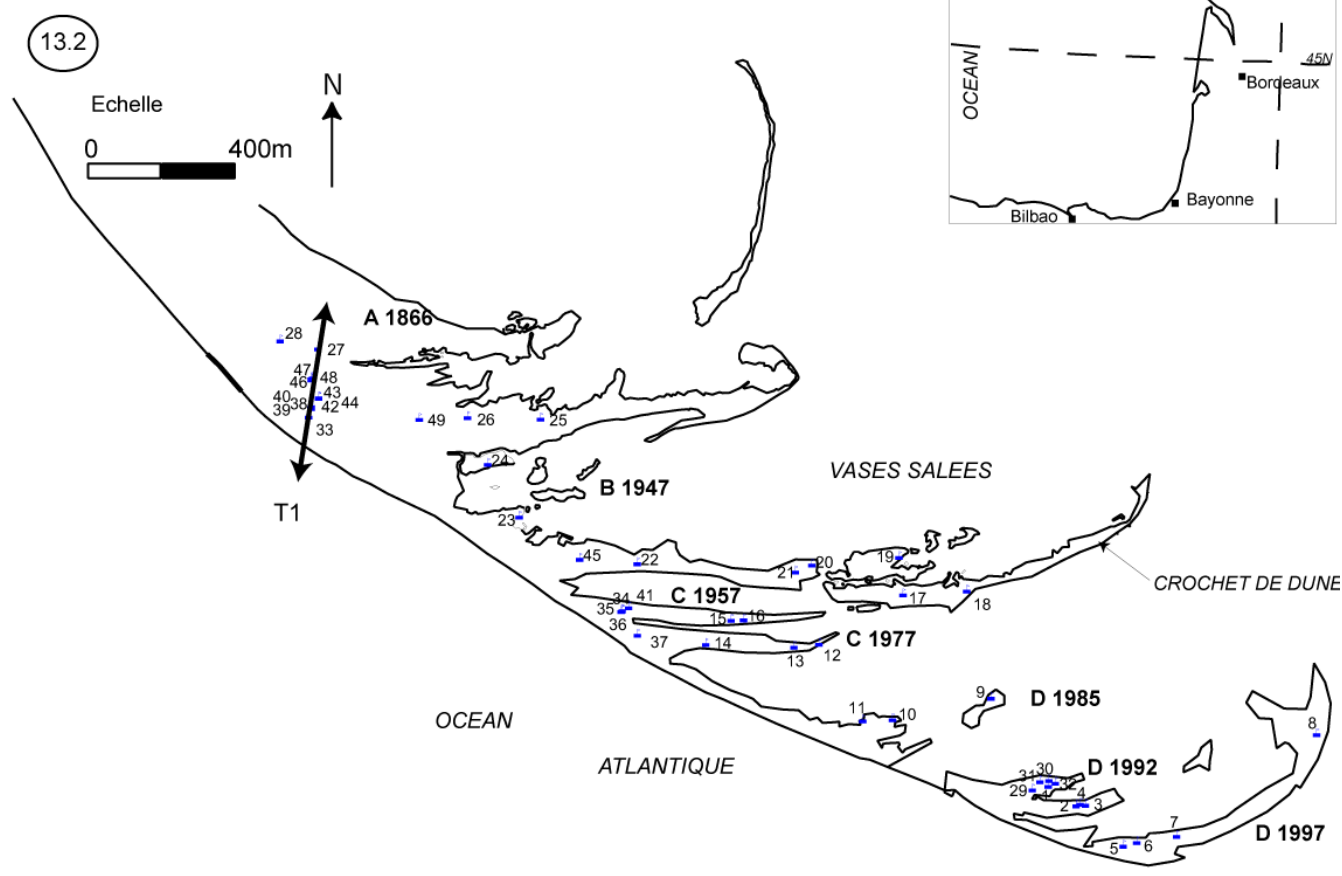
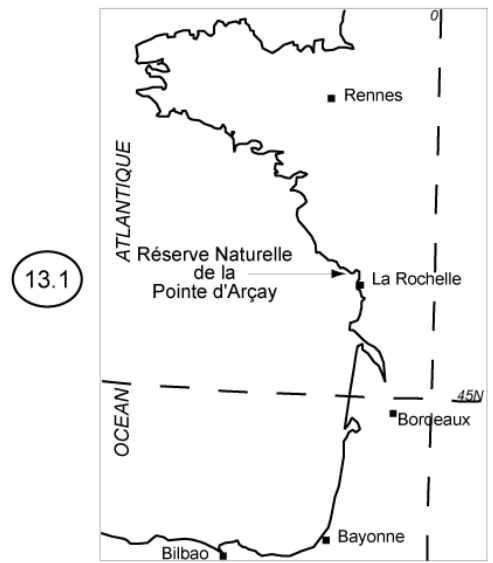
La partie A est la plus anciennement fixée (supérieur à 100 ans), elle précède le passage à la frange forestière (plantations de *Pinus pinaster*). La partie B a un âge de fixation compris entre 50 et 100 ans. La partie C a un âge de fixation compris entre 25 et 50 ans. La partie D est constituée des parties de dunes et crochets récemment stabilisées et forme le cordon de dunes mobiles. La date de fixation est inférieure à 25 ans. La végétation qui s'y développe est dominée en front de dune par *Elymus farctus*, puis en arrière par *Ammophila arenaria* formant la dune vive. Des touffes d'*Artemisia campestris subsp. maritima* marquent un stade plus mature formant la dune semi-fixée (également appelée dune de transition).

Figure 13 : Site de la Pointe d'Arçay, localisation de l'étude

13.1: Localisation de la Réserve Naturelle de la Pointe d'Arçay.

13.2: localisation des 49 relevés et date de fixation des crochets de dunes à la Pointe d'Arçay:
 A>100ans (8); 50<B<100ans (6); 25<C<50ans (17); D<25ans (18):
 d'après relevés GPS et Carte Gouguet, 1998.

13.3 : Profil schématisé du cordon de dune littorale non boisée, Transect T1, éléments du paysage dunaire (faciès), localisation des stations de prélèvement S1, S2, S3.



tel-00097044, version 1 - 20 Sep 2006

2.2. Analyse de sol et Caractérisation d'un gradient édaphique le long d'un transect

La Pointe d'Arçay est constituée de sables marins alternant avec du bri (argile d'origine marine) (GOUGUET, 1998). Trois prélèvements de sable ont été effectués à l'automne (novembre) dans la couche supérieure du sol (0 à 5 cm de profondeur) sur trois stations homogènes S1, S2, S3 réparties le long du transect T1 (fig. 13.3). Elles sont situées respectivement en dune semi-fixée (S1), dune fixée (S2) et arrière dune fixée (S3). La couverture bryolichénique est recensée pour chaque station. Le résultat pour une station est donné par le calcul de la moyenne sur trois réplicats (tableau 11), suivi de l'écart-type. Les prélèvements et les analyses ont été décrites au chapitre 3 partie 1.

Des analyses ont été effectuées à partir des prélèvements réalisés sur les sites d'étude. Les Relevés Pédologiques (prélèvements de sable) ont été effectués dans la couche supérieure du sol (0 à 5 cm de profondeur) sur des micro-stations de 10x10 cm. La présence/absence des espèces de la végétation cryptogamique et phanérogamique est recensée sur chaque micro-station de prélèvement et reliée aux différents habitats de la dune.

2.3. Relevés et analyse des données

Les espèces de mousses et de lichens ont été recensées de manière aléatoire sur les différents crochets en fixation ainsi que le long du transect T1 (fig. 13.2). Les lectures ont eu lieu durant l'automne 2001 et le printemps 2002. Les relevés sont effectués sur des carrés de 1x1m répartis le long des deux transects. La présence/absence de chaque espèce de mousses et de lichens est notée. Les relevés sont mis en relation avec les différents éléments (fig. 13.3) du paysage dunaire (faciès), la végétation phanérogamique et la date de fixation des crochets de dunes (fig.13.2). Une matrice de données de 49 relevés (numérotés de 1 à 49) comprenant 26 espèces de mousses et de lichens est analysée en Analyse Factorielle des Correspondances (AFC=CA) (BENZECRI, 1973 ; TER BRAAK, 1996). Une représentation est proposée (figure 14).

3. Résultats

3.1. Analyse des sols des stations

Le tableau 11 renferme les résultats des analyses (couches superficielles ; 0-5cm) de trois stations (S1, S2, S3) le long du transect T1. S1 est située en dune semi-fixée. Cette station est caractérisée par un tapis continu de mousses acrocarpes où domine *Tortula ruraliformis*. S2 est située au milieu du transect en dune fixée, *Cladonia rangiformis* est dominant. S3 est située en arrière dune fixée, des pins (*Pinus pinaster*) s'installent sur un tapis de *Cladonia* du sous-genre *Cladina*. Le tableau montre une diminution du pH, et du pourcentage de calcaire total, alors que la conductivité et le pourcentage de matière organique (%MO) augmentent le long du transect T1. Les variations dans la composition de la couche superficielle du sol le long du transect T1 sont corrélées avec la fixation de la dune par la végétation au cours du temps.

Tableau 11 : résultats des analyses de la couche superficielle du sol (0-5cm) sur trois stations (moyenne sur trois réplicats, suivi de l'écart-type) du transect T1, pointe d'Arçay, automne 2001.

T1 station	Date de fixation	Végétation présente	pH-eau	Conductivité μ S	% MO	% C	% N	% Ca
S1	25<C<50	<i>Tortula ruraliformis</i>	7,89 (0,17)	74,20 (5,37)	0,83 (0,34)	1,32 (0,3)	0,03 (0,01)	6,80 (2,23)
S2	50<B<100	<i>Cladonia rangiformis</i>	7,77 (0,12)	80,77 (10,49)	1,62 (0,58)	1,74 (0,2)	0,04 (0,03)	6,40 (1,83)
S3	A>100	<i>Cladonia</i> sg <i>Cladina</i>	7,35 (0,21)	99,47 (17,72)	1,65 (0,05)	1,46 (0,2)	0,02 (0,02)	3,73 (1,22)

3.2. Les espèces présentes

Les relevés des espèces de mousses et de lichens effectués le long des transects à la pointe d'Arçay apparaissent dans le tableau 12. Les espèces et les relevés sont ordonnés dans le tableau en fonction de leur scores le long du premier axe (axe 1) de l'AFC (fig. 14). Ils illustrent une chronoséquence. Aucune espèce de mousse et de lichen n'a pu être recensée dans les parties de dune vive ; les dynamiques du sable empêche la colonisation du milieu par ces cryptogames. Une colonisation est observée par les mousses dès la dune semi-fixée. Les lichens, notamment des *Cladonia*, ne progressent que de la dune fixée à la frange forestière. La richesse spécifique est la plus élevée dans les parties C et B de la dune dont la date de fixation est comprise entre 25 et 100 ans.

Tableau 12 : relevés arçay

Exceptées pour les mousses acrocarpes arénicoles (*Tortella*, *Tortula*, *Bryum*) qui exigent pour se développer d'être en relation directe avec le substrat sableux, les espèces rencontrées ne sont pas spécifiques des dunes. Les espèces présentent des caractères d'adaptation à un milieu xérique et trouvent sur la dune un habitat favorable où se développent de nombreuses formes biologiques. Les communautés de mousses et de lichens forment une mosaïque dans les différents éléments (faciès) du paysage dunaire.

3.3. Les groupes d'espèces

Les résultats de l'AFC (=CA) (fig. 14.1 et 14.2) portent sur l'analyse d'une matrice de 49 relevés et 26 espèces. Les deux premiers axes représentent 32,8% de l'inertie. Le nuage de points comprend six groupes. L'analyse montre que les groupes d'espèces sont distribués le long de l'axe 1 (20,1% d'inertie) qui exprime un gradient de stabilité (maturation = vieillissement des crochets et fixation par la végétation au cours du temps) du milieu.

Le groupe Gs1 est composé d'une mousse acrocarpe *Funaria hygrometrica*.

Le groupe Gs2 est composé de six espèces. Il est caractérisé par des mousses de type acrocarpe, *Ceratodon purpureus*, *Bryum sp.*, *Tortella flavovirens*, *Tortula ruraliformis*. Une seule mousse pleurocarpe, *Brachytecium albicans*, est représentée. Un seul lichen à thalle gélatineux est présent, *Collema tenax*.

Le groupe Gs3 comprend six espèces de lichens. Plusieurs formes biologiques sont représentées : *Evernia prunastri* (var. *arenaria*) possède un thalle fruticuleux., *Flavioparmelia caperata* et *Hypogymnia physodes* ont un thalle foliacé. *Toninia sedifolia* possède un thalle squamuleux.

Le groupe Gs4 est composé de deux *Cladonia* à thalle complexe, *Cladonia pyxidata*, et *Cladonia chlorophaea* ainsi qu'un lichen crustacé, *Diploschites muscorum*. Une mousse pleurocarpe est représentée, *Homalothecium lutescens*.

Le groupe Gs5 comprend cinq espèces. Il est caractérisé par une mousse de type pleurocarpe, *Hypnum cupressiforme* et une mousse acrocarpe *Pleurochaete squarrosa*. Trois lichens sont présents, deux *Cladonia* du sous-genre *Cladonia* à thalle fruticuleux (stratifié-radié), *Cladonia rangiformis* et *Cladonia furcata*, et un lichen à thalle foliacé, *Peltigera rufescens*.

14.1

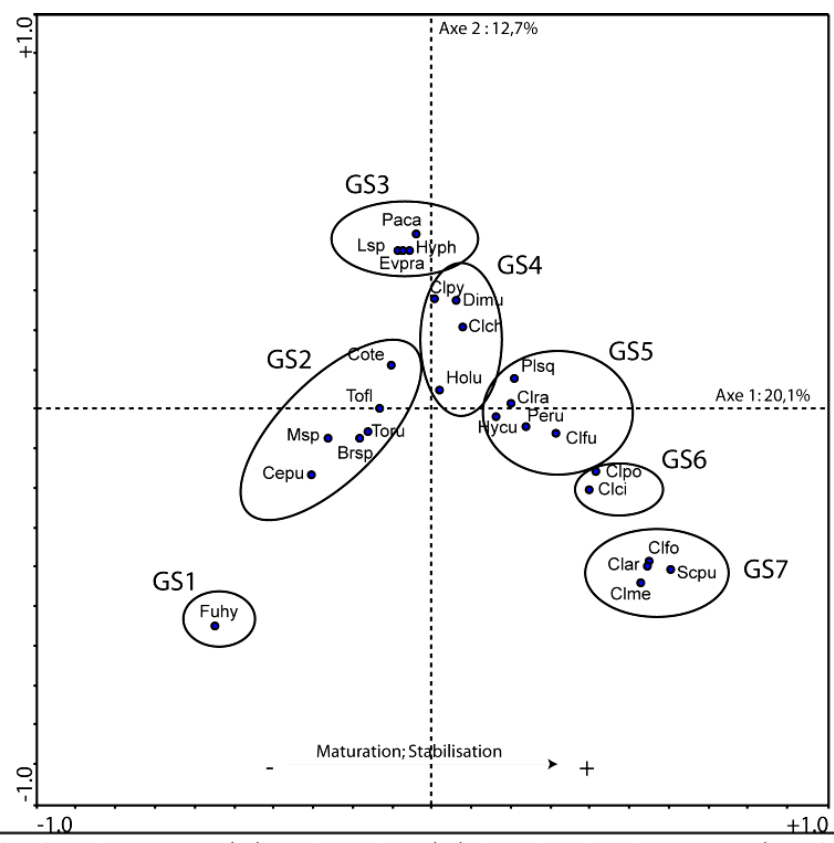
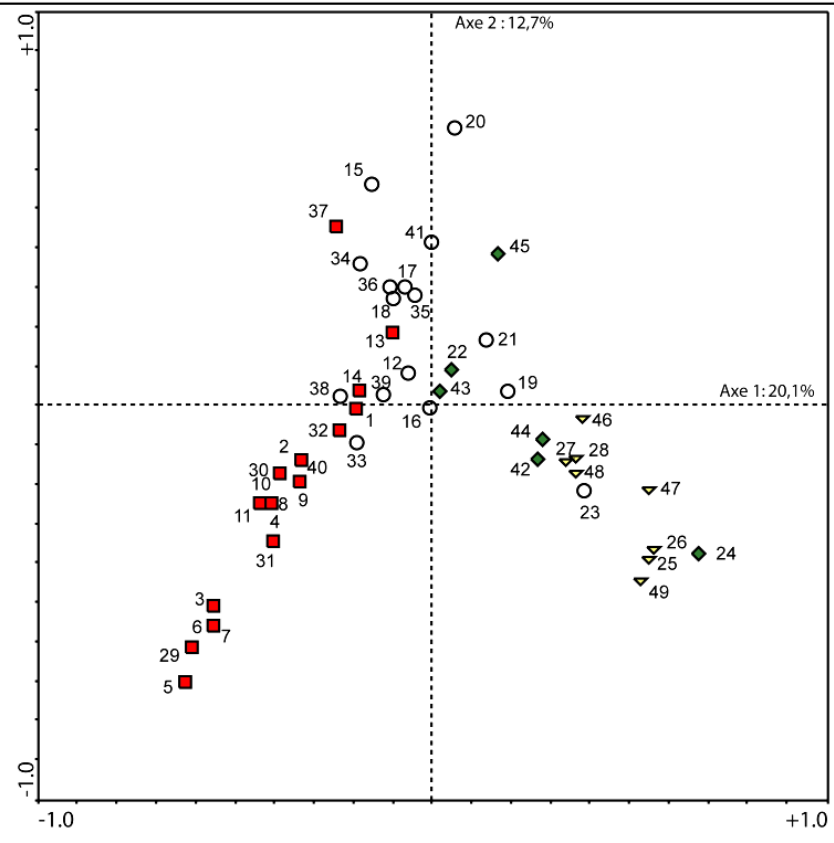


Figure 14: Projection des espèces (.1) et des relevés (.2) dans le plan des axes 1 (20,1%) et 2 (12,7%) de l'analyse factorielle des correspondances; AFC n°1 (49 carrs, 26sp en prs/abs), mise en vidence de 7 groupes; GS1, GS2, GS3, GS4, GS5, GS6, GS7.

- Toru Code Espèce, voir tableau 12 pour signification.
- D < 25 ans
- 25 < C < 50 ans
- ◆ 50 < B < 100 ans
- ▼ A > 100 ans

14.2



Le groupe Gs6 est composé deux espèces de *Cladonia* du sous-genre *Cladina* = *Cladina*, *C. ciliata* et *C. portentosa*.

Le groupe Gs7 comprend quatre espèces. Il est caractérisé par deux *Cladina*, *Cladonia arbuscula* et *Cladonia mediterranea*, un *Cladonia* à thalle foliacé, *Cladonia foliacea*, et une mousse pleurocarpe, *Scleropodium purum*.

3.4. Les stades de la succession

En raison des dynamiques naturelles d'accrétion (20m/an) et de stabilisation, des changements sont observés dans la composition des communautés de mousses et de lichens en fonction de la date de fixation (A, B, C, D) des parties de dunes. La figure 15 présente les sept groupes qui correspondent à quatre stades d'une succession primaire et un stade de succession secondaire.

La succession primaire

- Un **stade I « pionnier »** correspond à la colonisation du sable nu par de petites mousses acrocarpes (Groupe Gs2) ; Il est caractérisé par des arénicoles : *Tortula ruraliformis*, *Bryum spp.* et *Tortella flavovirens*. La croissance en hauteur leur permet de résister à de faibles dépôts de sable. La présence de *T. ruraliformis* indique le dépôt (accrétion) d'environ 3 mm de sable par an (VAN BOXELL & AL., 1997).

La présence du lichen, *Collema tenax*, est à noter à ce stade, il est rarement recensé dans les dunes atlantiques de France (PICQUENARD, 1904 ; BOTINEAU & HOUMEAU, 1980). Il se développe soit directement sur le sable, soit sur le tapis de mousses ; le photobionte est une cyanobactérie (*Nostoc*) lui permettant de fixer l'azote atmosphérique et de s'affranchir de l'oligotrophie du milieu.

- Un **stade II « transitoire »** présente un tapis de mousses acrocarpes dominé presque exclusivement par *Tortula ruraliformis*, (pelouse à *Tortula*). Il est caractérisé par le développement de lichens généralement épiphytes et squamuleux (groupe Gs3), et de *Cladonia* à thalle complexe (des groupes *C. pyxidata* et *C. chlorophaea*) (Groupe Gs4). La présence de nombreux débris de végétaux (tiges et racines) permet l'installation de ces lichens sur un tapis de mousses ras et continu.

- Un **stade III de « substitution »** est caractérisé par le développement de *Cladonia sous-genre Cladonia* à thalle fruticuleux, ainsi que par la substitution des mousses acrocarpes par des mousses pleurocarpes (groupe Gs5), notamment *Hypnum cupressiforme* et *Homalothecium lutescens* (Gs4). L'installation des *Cladonia* peut être reliée à l'augmentation du taux de matière organique (%MO) du sol (MAGNUSSON, 1983) le long du transect. Ces *Cladonia* traduisent le passage à la dune fixée.

- Un **stade IV de « diversification »** correspond à l'installation des groupes Gs6 et Gs7. Ces deux groupes se distinguent par leur répartition spatiale. Ce stade est caractérisé par l'apparition puis la diversification des espèces de *Cladonia sous genre Cladina = Cladina* et de mousses pleurocarpes, *Scleropodium purum*. Les *Cladina* forment des touffes (en forme de boule) de plus de 10 cm de haut posées sur le sol, la base des podétions est morte. Les *Cladina* se développent de préférence sur un terrain sec, neutre ou acide. La présence d'un gradient d'acidification et de décalcification, précédemment décrit (FUSTEC-MATHON & AL., 1967) le long du transect et confirmé par nos analyses, (tableau 11) est à corrélérer avec la distribution des ces espèces.

3.4. Résilience

Le vent déchausse et fait rouler par endroits dans l'arrière dune fixée de " vieux " *Cladonia*, laissant le sable à nu. La cicatrisation dans la dune fixée est alors réalisée par *Tortella flavovirens* et *Bryum sp.*, mais sur des surfaces limitées (quelques cm²). Les espèces sont les même que dans le stade I « pionnier » décrit précédemment (groupe Gs2). Elles assurent la résilience du système.

3.5. Succession secondaire

La présence de *F. hygrometrica* (groupe Gs1) en compagnie de *C. purpureus* (G2) est observée sur des zones limitées en dune semi-fixée. Ces espèces sont souvent décrites comme des espèces caractéristiques de sols ayant subi un incendie (feux) en forêt (ESPOSITO & AL., 1998) ainsi qu'en lande (CLEMENT & TOUFFET, 1988, 1990). Le fait qu'elles fructifient (présence de sporophytes) suggère qu'il s'agit de feux récents (ESPOSITO & AL., 1998). Leur présence sur la dune semi-fixée correspondrait à un stade pionnier de succession secondaire.

3.6. Dynamiques dunaires et habitats

La figure 15 présente un lien entre les stades de la succession primaire et les habitats bryolichéniques. Deux phases apparaissent correspondant à deux habitats distincts : la dune grise « juvénile » et la dune grise « mature ». Elles impriment un paysage caractéristique à l'habitat « dune grise » (Eur 15 : 2130).

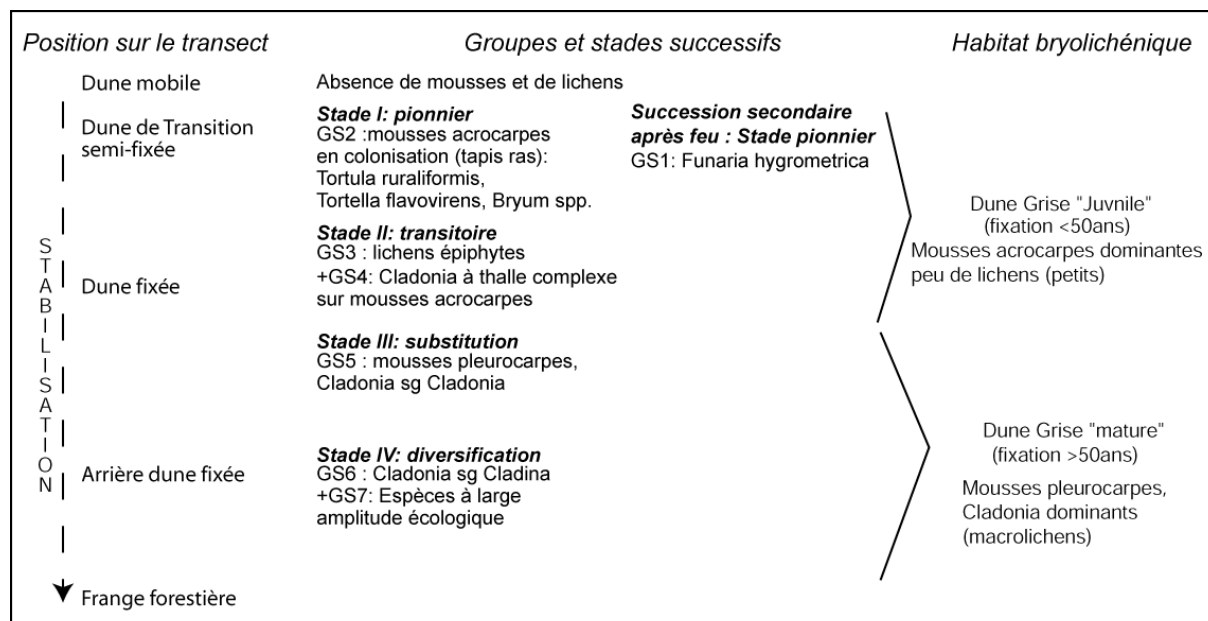


Figure 15: Succession des groupes de mousses et de lichens à la Pointe d'Arçay : tableau récapitulatif.

- La **Dune grise « juvénile »** rassemble les stades I et II. Elle forme une pelouse rase dominée par les mousses acrocarpes (aspect marron à l'état sec). Elle est présente sur des parties de dune dont l'âge de fixation est récent (<50 ans) ; Les communautés se développent de préférence directement sur le sable nu en arrière de la dune vive.
- La **Dune grise " mature "** regroupe les stades III et IV. Elle forme une pelouse rase dominée par les *Cladonia* à thalle fruticuleux (aspect gris à l'état sec). Elle est présente sur une dune fixée depuis longtemps (>50 ans) et presque entièrement décalcifiée en surface.

4. Discussion : les stades de succession

La succession des groupes d'espèces de mousses et de lichens décrite à la Pointe d'Arçay ressemble en de nombreux points à celles décrites dans d'autres systèmes de dunes littorales du nord de

l'Europe (BROWN & BROWN, 1969 ; MAGNUSSON, 1983 ; TOPHAM & HITCH, 1985 ; KETNER-OOSTRA & SYKORA, 2000). Il existe globalement une corrélation adéquate entre les communautés de mousses et de lichens présents sur les relevés et l'âge de fixation des différents crochets de dune. Deux hypothèses peuvent expliquer la présence de relevé d'âge différent (comme les n°23 et 24) dans un groupe de relevé de même âge. Soit la communauté présente a évolué plus rapidement. Soit, les relevés topographiques, effectués avant 1945 permettant d'estimer l'âge de fixation des crochets de dunes, ne sont pas suffisamment précis pour certaines parties de dune évoluant rapidement (accrétion environ 20m/an).

Les différents stades dynamiques sont caractérisés par les même types biologiques. Il semble être préférable d'étudier les mécanismes en référence aux formes (*life-forms* sensu MÄGDEFRAU, 1982) du tapis de mousses ou du type de thalle (SHAW, 1992) des lichens.

Des différences dans la composition floristique des communautés de mousses et de lichens sont à relier à la position géographique de l'étude (dunes atlantiques méridionales du Centre-Ouest de la France) et à la composition chimique du substrat (alcalinité due au calcaire et aux carbonates).

Les espèces se développant sur la dune sont soumises à deux catégories de facteurs externes : des perturbations et des stress (GRIME, 1977). L'apport de sable (saupoudrage) sur la dune est une perturbation alors que l'oligotrophie du sol est un facteur de stress. Ces conditions du milieu évoluent le long de la chronoséquence. Elles varient en fonction de la fixation de parties de dune (stabilisation) par la végétation phanérogame et l'éloignement à la mer. Elles expriment un gradient de stabilisation, d'acidification et de décalcification (FUSTEC-MATHON & AL, 1967). Les groupes de mousses et de lichens déterminent des stades d'une succession le long de ce gradient.

Stade I

En dune mobile, les dynamiques marine et éolienne empêchent la colonisation du sable par les mousses et les lichens. La stabilisation du sable par les phanérogames dans un premier temps permet leur développement. La dynamique se fait par l'installation sur le sable nu d'espèces pionnières de type mousses acrocarpes dans un habitat à fortes contraintes trophiques (stress sensu GRIME, 1977). La colonisation est effectuée par des espèces à cycle de vie court (annuelles) et dont la croissance ne se fait qu'en hauteur. Elles peuvent être considérées comme Stress tolérant - rudéral sensu GRIME

(1979). Les mousses agissent en tant qu'agent de consolidation de la surface du sol en formant un tapis de tiges serrées (BIRSE & GIMINGHAM, 1955 ; SCOTT, 1982). RICHARDS (1929) décrit le tapis à *Tortula ruraliformis* comme l'exemple le plus remarquable de ce stade dynamique.

Stade II

Le stade « transitoire » est original par l'installation de lichens habituellement épiphytes qui deviennent terricoles et muscicoles sur un crochet de dune fixé récemment (entre 25 et 50 ans) par la végétation (dune semi-fixée). Il correspond à la description d'un stade de succession primaire sur des rides de dunes hollandaises (dune ridges) de 30 à 40 ans de fixation (KETNER-OOSTRA & SYKORA, 2000) où des lichens épiphytes croissent terricoles. La période de temps de fixation est équivalente (<50ans). L'installation de lichens généralement épiphytes est à relier à la présence de nombreux débris de bois (MAGNUSSON, 1983).

Le développement de *Cladonia* à thalle complexe (groupe *Cladonia chlorophaea*) ne s'observe que sur un tapis de mousse ras (*cushion*) qui correspond à un mécanisme de facilitation (CLEMENTS, 1916). Leur présence traduit un faible saupoudrage.

Stade III

La substitution des mousses acrocarpes par des mousses pleurocarpes (*Mat*) et l'installation des *Cladonia* à thalle fruticuleux (*volume-lichen, macro-lichen*), traduisent la baisse des perturbations (*disturbance* sensu GRIME, 1977), notamment du saupoudrage. De ce fait, La capacité de résistance des mousses acrocarpes n'est plus un élément de stabilisation de ces communautés. Les espèces non tolérantes à cette perturbation peuvent se substituer aux précédentes. RICHARDS (1929) et MAGNUSSON (1983) ont décrit un stade similaire dans le passage à la dune fixée mais n'ont pas évoqué ces mécanismes.

Stade IV

La diversification des espèces, de *Cladina* et de mousses pleurocarpes (*Weft*) à large amplitude écologique (*Scleropodium purum*), traduit une modification des facteurs écologiques du milieu en arrière dune fixée. L'arrêt du saupoudrage et l'augmentation du stress (faible disponibilité des ressources) induisent une modification de l'équilibre entre les espèces et une diversification de

l'habitat en une mosaïque de micro-habitats. L'existence de la variabilité spatiale (groupes G5 et G6) n'est pas expliquée mais la référence aux caractéristiques écophysiological des espèces (*Scleropodium purum*) suggère une variation dans la disponibilité en eau du substrat et d'un rôle possible de la rosée (FUSTEC-MATHON & AL., 1967).

Des travaux ont décrit l'existence de phénomènes allélopathiques (GIORDANO & AL. 1997 ; NEWSHAM & AL., 1995 ; RAMAUT & CORVOISIER, 1975) par certains *Cladonia* qui limitent l'introduction de nouveaux colonisateurs par production et excrétion dans le milieu de substances chimiques. Les *Cladonia* maintiennent la structure de la communauté. L'arrière dune fixée, milieu fermé, est donc le lieu où les phénomènes de compétition par interférence dominant au sein des communautés bryolichéniques.

La spécificité de la pointe d'Arçay réside dans l'absence de lapins et l'impact limité de l'homme. Les *Cladonia* atteignent ici un développement optimal (tailles et formes). La stabilité du stade IV sur ce site est sans doute liée à l'absence de perturbation. Le gradient d'acidification, observé dans la couche superficielle du sol (tableau 11), peut être considéré comme un mécanisme explicatif ou résultant de la présence de ces *Cladonia*. Comme BRAGAZZA & GERDOL (2002) l'ont décrit dans les tourbières, la distribution des mousses et des lichens pourrait refléter un gradient d'acidité-alcalinité sur la dune.

Ces stades successionnels observés se rapportent à différents « modèles » d'une succession primaire. Les changements dans la composition des communautés bryolichéniques lors du passage du stade « pionnier » au stade « transitoire » suggère un modèle de facilitation décrit par CONNELL & SLATYER (1977). Les relations décrites au niveau du stade de « substitution » montrent la présence de mécanismes de résistance ou d'un modèle de tolérance (CONNELL & SLATYER, 1977) entre les différentes espèces. L'action d'exclusion par allélopathie correspondrait au processus de stabilisation décrit par CLEMENTS (1916) et au mécanisme d'inhibition décrit par CONNELL & SLATYER (1977). Cette étude a montré plusieurs preuves que les successions sont des processus complexes avec différents modèles de dynamiques de populations agissant en même temps (VAN DER MAAREL, 1988).

Perturbations et résilience

La cicatrisation dans la dune fixée est réalisée par de petites mousses acrocarpes (espèces du groupe G2) sur des surfaces où le sable est remis à nu. La sénescence de la communauté est une perturbation endogène. La résilience par un groupe d'espèces pionnières suggère une succession cyclique (WATT, 1947) par retour à un stade antérieur. La cicatrisation provoque un rajeunissement du tapis bryolichénique et explique la mosaïque observée par la juxtaposition des communautés bryolichéniques.

Les feux (cendres) sauvages permettent l'installation de *Funaria hygrometrica* et *Ceratodon purpureus* en dune semi-fixée. Les mousses ont ici un rôle de pionnières de la recolonisation (CLEMENT & TOUFFET, 1990) en fixant le sable nu. Le feu correspond à une perturbation exogène. Il initie une succession secondaire (ESPOSITO & AL., 1999) dans des espaces ouverts et modifiés par des perturbations allogènes au système dunaire.

Chapitre 2. Analyse des réponses des mousses et lichens aux perturbations.

1. Introduction

Les dunes littorales sont des milieux semi-naturels soumis aux perturbations (WESTHOFF, 1977). Le vent, les animaux et l'homme modifient de manière ponctuelle, régulière ou de manière permanente les paysages et les communautés végétales (VAN DER MAAREL, 1971 ; VAN DER MAAREL & USHER, 1997). Les perturbations anthropiques et naturelles sont souvent intimement mêlées. L'impact des dégradations sur le tapis bryolichénique dépend de sa résistance et de sa résilience (ARONSON & AL., 1995).

L'objectif de ce chapitre est l'analyse des phénomènes de réponses des espèces aux perturbations par un suivi diachronique des communautés sur trois ans.

2. Matériel et Méthodes

Les relevés portent sur les communautés de la strate bryolichénique (0 à 5 cm de haut, maximum 10cm) définies lors de l'analyse des patrons de distribution des espèces (chapitre 3 et tableau 6 pour les espèces discriminantes des 5 communautés).

2.1. Evaluations des perturbations

Afin d'exprimer des gradients de perturbations de la dune de transition (DT) à l'arrière dune fixée (ADF), les différentes intensités de perturbations sont évaluées dans les trois habitats. Les coefficients utilisés reposent sur l'observation conjointe de différents descripteurs au niveau des communautés bryolichéniques (sable nu, sable remanié, traces d'animaux et d'hommes) ; Les intensités de perturbation sont résumées dans le tableau 14.

2.2. Analyse diachronique du tapis bryolichénique par habitat

L'évolution de la couverture bryolichénique est observée dans trois habitats, la dune de transition DT, la dune fixée DF et l'arrière dune fixée ADF. Afin de mettre en évidence les mécanismes qui se produisent au niveau du tapis bryolichénique et d'évaluer la fréquence des relevés nécessaires deux protocoles sont utilisés pour observer l'importance de la période de relevé. Les relevés effectués sur des carrés permanents (C.P.) selon la méthode des points quadrats (DAGET & POISSONNET, 1971, FORGEARD & TOUFFET, 1980) fournissent des données quantitatives concernant le recouvrement du sol et la fréquence relative (F.R.) de chaque espèce (moyenne + déviation standard) .

Cette analyse permet de s'assurer de l'importance d'éventuelles modifications climatiques au cours des trois années de suivi (temps initial d'observation en automne 2001 = t₀), elle définit un témoin.

- *Périodicité de 1 relevé par an.*

Le recueil des données est effectué sur 77 carrés permanents (C.P.) à l'automne (octobre-novembre). Le recouvrement est observé dans trois compartiments de la dune, un minimum de quinze carrés permanents par habitat est utilisé : Dune de transition DT n=15, Dune Fixée DF n=32, Arrière Dune Fixée ADF n=30.

- *Périodicité de 1 relevé par an.*

Le recueil des données est effectué au printemps (mars-avril) et à l'automne (octobre-novembre) sur trois carrés permanents (C.P.) dans chaque habitat. L'analyse de la moyenne (+ déviation standard) de la fréquence relative de chaque espèce permet de mettre en évidence les dynamiques de fixation.

2.3. Etude expérimentale de la recolonisation après décapage

Afin de mesurer les dynamiques de recolonisation (résilience) de trois communautés bryolichéniques, la couverture végétale (bryolichénique et phanérogame) est entièrement retirée (décapage) sur une profondeur de 2cm et exportée à l'automne 2001. Le sable est mis à nu sur une zone de 1x1m. L'analyse de la recolonisation végétale est observée sur 3 lignes permanentes de 1m dans trois zones, une zone en dune de transition dominée par les mousses et deux zones situées en arrière dune fixée dominées par des *Cladonia* et des mousses. Avant la mise en place du protocole (automne 2001), le recouvrement par le tapis bryolichénique, estimé visuellement, était supérieur à 90% (témoin initial) dans les trois zones choisies. Le long des lignes, les relevés sont effectués selon la méthode des points

quadrats (tous les 2 cm). Le recueil des données est effectué sur 3 ans avec 2 relevés par an, au printemps et à l'automne.

- La zone 1 est dominée par les mousses (GC1) en dune de transition DT dont la composition spécifique initiale est *Tortula ruraliformis* dominante, *Bryum sp.*, *Tortella. flavovirens*, *Collema. Tenax*.
- La zone 2 est dominée par les Cladonia (GC3) et Cladina (GC4) en Arrière dune fixée ADF, la composition spécifique initiale est : *Bryum sp.*, *Hypnum cupressiforme*, *Cladonia rangiformis*, *Cladonia furcata*, *Cladonia fimbriata*, *Cladonia pyxidata*, *Peltigera rufescens*, *Cladonia ciliata*, *Cladonia portentosa*
- La zone 3 est dominée par les mousses (GC5) en arrière dune fixée ADF, la composition spécifique initiale est *Racomitrium canescens* dominante, *Pleurochaete squarrosa*, *Tortula ruraliformis*, *Hypnum cupressiforme*, *Cladonia furcata*, *Cladonia rangiformis*.

2.4. Analyse des processus de cicatrisation après perturbations sur carrés permanents.

Les réponses des espèces à différentes perturbations régulières ou ponctuelles sont étudiées sur des espaces sélectionnés où les perturbations ont été nettement identifiées. Les relevés effectués sur les carrés permanents selon la méthode des points quadrats. Le recueil des données est effectué sur 3 ans avec 2 relevés par an, au printemps et à l'automne.

Les réponses des espèces sont observées particulièrement pour trois facteurs de perturbations :

- *Le vent*

Le phénomène de transport de sable crée des zones de déflation (action d'érosion) et de dépôts (action d'édification) modifiant continuellement le paysage dunaire. Le suivi est réalisé sur 3 carrés permanents situés en Arrière Dune Fixée (site de Vendays), cette zone a subi un fort dépôt de sable (>5cm pendant l'hiver 1999-2000) et subissant un saupoudrage modéré (0,5 à 1cm/an) pendant la période d'étude.

- *Le sanglier*

Dans sa recherche de nourriture (*Calystegia soldanella* au printemps en Dune mobile et *Crepis bulbosa* en automne en Dune Fixée), le sanglier « laboure » ponctuellement le tapis bryolichénique lorsque

qu'il est présent (surtout en ADF). Le suivi est réalisé sur 1 carré permanent (site de la Pointe d'Arçay) en Arrière Dune Fixée ayant subi un « labourage » à l'automne 2000.

- *Les lapins*

Ils ont une action double de grattage et de dépôts de fèces (et urine). Ceux-ci étant grégaires et sédentaires, ils apprécient d'y revenir régulièrement (CHAPUIS, 1979). Le suivi est réalisé sur 2 zones distinctes (site de Quiberon) : 1 carré permanent en Dune Fixée sur un tapis dominé par les mousses (GC1), 1 carré permanent en Dune Fixée sur un tapis dominé par les lichens (GC3 et GC4).

- *L'impact de l'homme* est analysé au travers de deux actions :

Le suivi de la réponse au *piétinement* (action régulière) est réalisé sur 1 carré permanent en Dune Fixée. Cette zone dominée par les mousses, appréciée des promeneurs et chasseurs (champignons et gestion cynégétique), est soumise à un piétinement régulier plus ou moins important tout au long de l'année, correspondant à un usage régulier du site.

L'impact du *feu* est suivi sur 1 carré permanent (site de la Pointe d'Arçay) en Dune de Transition, cette zone a subi un feu en été 2000 (usage récréatif et ponctuel).

Pour chaque analyse, les résultats sont exprimés en richesse spécifique (R.S.) de mousses et lichens et en fréquence relative (F.R.) au niveau des peuplements (recouvrement par type de végétation). Le détail des protocoles utilisés lors des suivis est synthétisé dans le tableau 13.

Tableau 13 : Bilan des protocoles de suivi diachronique du tapis bryolichénique en réponses aux perturbations. Pour les habitats : DT, dune de transition ; DF, dune fixée ; ADF, arrière dune fixée. Pour les résultats : FR : fréquence relative ; std : déviation standard. ; RS : richesse spécifique en mousses et lichens.

Suivi diachronique sur 3 ans	Nombre de carrés (C) et lignes (L) permanents par Habitat			Relevés/an	Analyse des résultats	
	DT	DF	ADF			
1-Témoin par habitat	global	15 C	32 C	30 C	1. automne	moyenne FR+std des peuplements et communautés
	station	3 C	3 C	3 C	2. printemps/automne	moyenne FR+std des peuplements, communautés et espèces
2-Recolonisation après décapage		3 L		3 L	2. printemps/automne	moyenne FR+std des communautés, espèces et RS
3-Cicatrisation après perturbation	vent			3 C	2. printemps/automne	moyenne FR+std des peuplements, communautés et RS
	sanglier			1 C	2. printemps/automne	FR des peuplements, communautés, espèces et RS.
	Lapin		1 C	1 C	2. printemps/automne	FR des peuplements, communautés, espèces et RS.
	Piétinement		1 C		2. printemps/automne	FR des peuplements, communautés, espèces et RS.
	Feu	1 C			2. printemps/automne	FR des peuplements, communautés, espèces et RS.

3. Résultats

3.1. Analyse diachronique du tapis bryolichénique par habitat

Les différentes intensités de perturbations observées dans les trois habitats sont présentées dans le tableau 14, il exprime des gradients de perturbations de la dune de transition (DT) à l'arrière dune fixée (ADF). Un gradient décroissant de l'intensité du saupoudrage et un gradient croissant d'intensité de l'action du lapin sont mis en évidence. Le piétinement est globalement régulier important sur l'ensemble (il est à rappeler que seul le site de la Pointe d'Arçay est interdit au public). Deux perturbations ponctuelles sont observées le feu en dune de transition DT et l'action du sanglier en arrière dune fixée ADF.

Tableau 14 : Intensités des perturbations observées au niveau de la couverture bryolichénique sur des carrés permanents (n=77) dans trois habitats de la dune non boisées (DT : Dune de Transition, DF : Dune Fixée, ADF : Arrière dune Fixée. Coefficients d'intensité de perturbation : 1 : ponctuel ; 2 : régulier faible ; 3 : régulier moyen ; 4 : régulier fort.

Facteurs de Perturbations	Erosion éolienne	Animaux		Homme	
		Saupoudrage	Sanglier	Lapin	Piétinement
Habitats					
DT (n=15)	3		1	3	1
DF (n=32)	2		2	3	
ADF (n=30)	1	1	3	4	

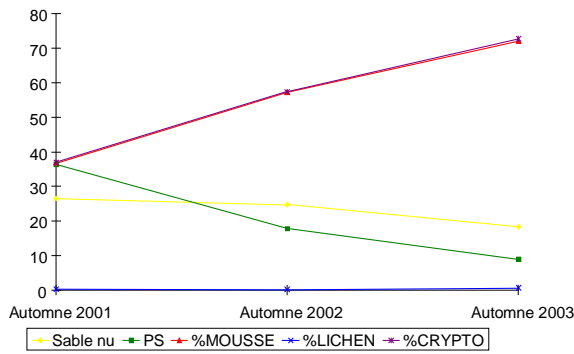
3.1.1 Périodicité de 1 relevé par an

La Dune de Transition est soumise à un saupoudrage et un piétinement régulier moyen, le lapin par grattage met le sable à nu et des feux (activité récréative) interviennent ponctuellement. La figure 16 présente l'évolution de la moyenne des fréquences relatives F.R. (n=15). Le sable nu diminue régulièrement ainsi que la part des phanérogames tandis que la proportion de cryptogames (13 espèces) essentiellement représentées par les mousses (8 espèces) a presque doublé entre 2001 et 2003 respectivement de 37 à 72%. Les lichens (5 espèces surtout *Collema tenax* et *Cladonia furcata*) sont peu présents (<1% en 2003). La figure 16b présente le suivi des différentes communautés (moy + Ec-moy). GC1 est la communauté dominante, *Tortula ruraliformis*, *Tortella flavovirens* et *Bryum sp.*

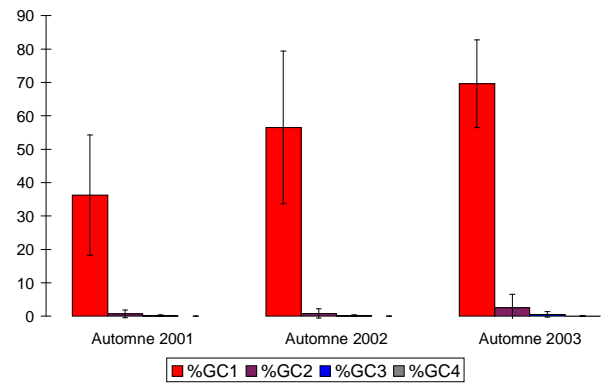
Figure 16 : Analyse diachronique avec 1 relevé par an de la fréquence relative des mousses et lichens sur 77 carrés permanents par habitat : en dune de transition (16a et 16b), en dune fixée (16c et 16d), en arrière dune fixée (16e et 16f).

En Dune de Transition (n=15)

(16a) niveau Peuplement

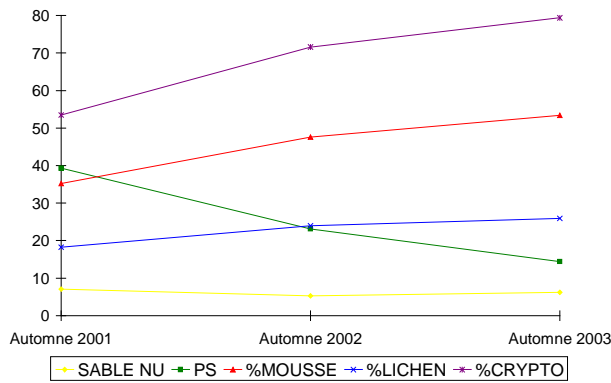


(16b) niveau Communautés

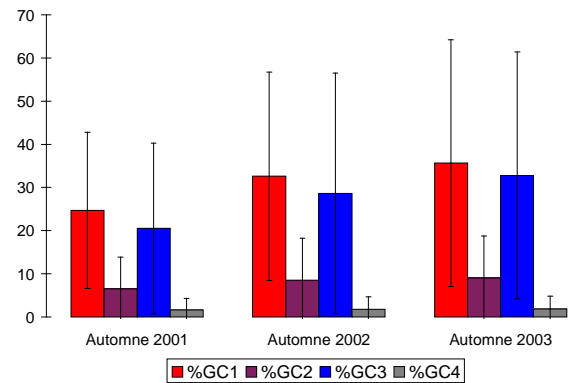


En Dune Fixée (n=32)

(16c) niveau Peuplement

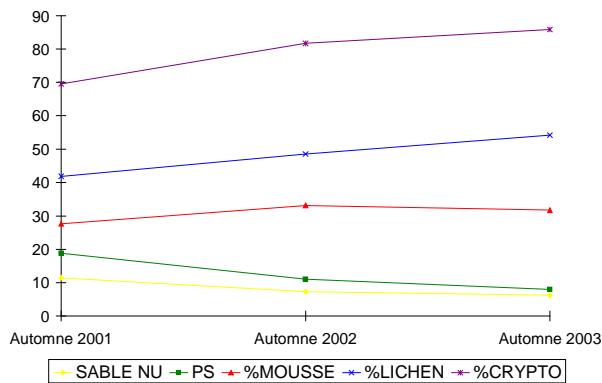


(16d) niveau Communautés

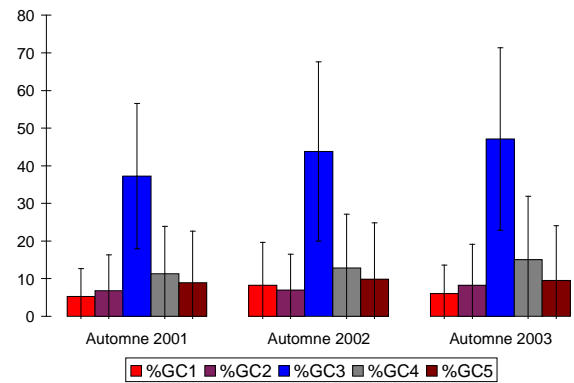


En Arrière Dune Fixée (n=30)

(16e) niveau Peuplement



(16f) niveau Communautés



colonisent et recouvrent rapidement le sable (36% en 2001 à presque 70% en 2003), la proportion des communautés GC2 (*Ceratodon purpureus* et *Homalothecium lutescens*) et GC3 (*Hypnum cupressiforme* et *Cladonia furcata*) est faible (<5%) mais augmente. GC4 n'est présente qu'en 2003 par un individu (*Cetraria muricata*) peu représenté (<1%).

- *La Dune Fixée* est soumise à des dépôts de sable et une action du lapin (grattage, dépôts de fèces) réguliers faibles et un piétinement régulier moyen, la figure 16c présente l'évolution de la moyenne des fréquences relatives F.R. (moyenne de n=32). La part de sable nu est faible (<10%) et ne varie presque pas. Le pourcentage de phanérogames diminue régulièrement alors que celui des cryptogames (21 espèces) est élevé (>50%). Le recouvrement des mousses (9 espèces) est le double des lichens (12 espèces essentiellement des *Cladonia*). La figure 16d présente le suivi des différentes communautés (moy + Ec-moy). GC1 et GC3 sont les communautés dominantes et sont en extension (croissance +10% entre 2001 et 2003). Les trois autres communautés (GC2, GC4, GC5) sont stables et augmentent faiblement.

- *L'Arrière Dune Fixée* est soumise à un piétinement régulier fort (activité récréative et de chasse) et une action du lapin (grattage et dépôts de fèces) régulier moyen, l'action du sanglier (labourage) et un saupoudrage interviennent ponctuellement, la figure 16e présente l'évolution de la moyenne des fréquences relatives F.R. (moyenne n=30). La part de sable nu est faible (<10%) et ne varie presque pas. Le pourcentage de phanérogames est faible (<20%), il diminue régulièrement alors que celui des cryptogames (24 espèces) est très élevé (>70%). Les lichens dominant (12 espèces surtout *Cladonia* et *Cladina*) et augmentent faiblement tandis que les mousses (12 espèces surtout *Hypnum cupressiforme*, *Pleurochaete squarrosa*, *Racomitrium canescens*) sont stables (environ 30%). La figure 16f présente le suivi des différentes communautés (moy + Ec-moy). Toutes les communautés sont représentées, GC3 est la communauté dominante et en hausse (+10% de 2001 à 2003) avec GC4 (légère augmentation). La proportion de chaque communauté est stable et augmente faiblement.

3.1.2. Périodicité de 2 relevés par an

- *En Dune de Transition (exemple site de la Pointe Espagnole, dune en accrétion).*

La figure 17a présente l'évolution de la fréquence relative F.R. sur les 3 carrés permanents C.P. (moyenne +std) des communautés végétales et des espèces (figure 17b). La part de sable nu (environ 40% en 2001-2002) décroît régulièrement (24% en 2003) ainsi que le pourcentage de phanérogames qui diminue mais de manière irrégulière (effet saison) en 2002. Le recouvrement des cryptogames (5 espèces recensées), faible au début de l'observation (25% en 2001) est en forte augmentation (+38%), il atteint 63% en 2003. La vitesse d'extension mesurée en deux ans est très importante, elle correspond à plus du doublement du recouvrement (x2,52) sur une période courte, croissance réalisée principalement pendant la période hivernale (les plus fortes augmentations se font entre le relevé d'automne et de printemps). Les mousses (4 espèces surtout, *Tortula ruraliformis*) sont dominantes et les lichens (1 espèce, *Collema tenax*) sont présents de manière épisodique (<1% au cours de l'observation). Le suivi des différentes communautés montre un accroissement du recouvrement des espèces présentes initialement, le nombre d'espèces au sein des communautés est stable (de 2,3 en 2001 à 3,3 en 2003). La communauté GC1 est la plus représentée, en régulière augmentation, elle est représentée par des mousses acrocarpes arénicoles qui fixent le sable nu. *Tortula ruraliformis* et *Tortella flavovirens* (pour une plus faible part) participent activement à l'extension du tapis bryolichénique. La communauté GC2, représentée par *Ceratodon purpureus* (mousse acrocarpe) ne se développe que sur de faibles surfaces (<1%). Sa présence semble être liée à la saison, elle n'a été observée qu'au printemps en 2002 et 2003.

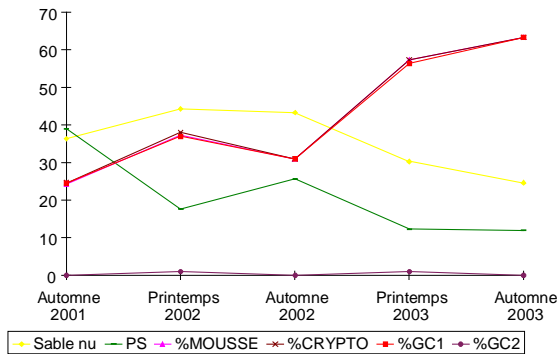
Le suivi en dune de transition a mis en évidence une extension du tapis bryolichénique par des mousses acrocarpes qui fixent le sable nu.

- *En Dune Fixée, (exemple site de la Pointe d'Arçay, dune en accrétion sans perturbation).*

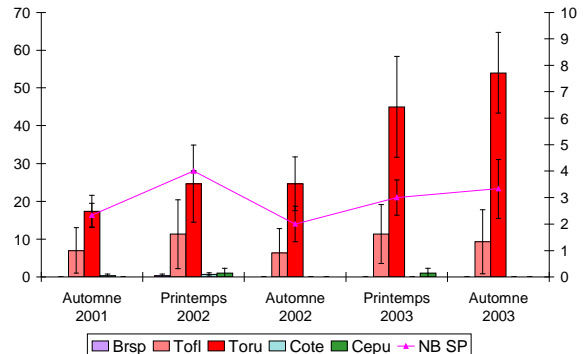
L'évolution de la fréquence relative F.R. sur les 3 carrés permanents C.P. (moyenne+std) est présentée pour les peuplements (figure 17c), les communautés bryolichéniques (figure 17d) et les espèces (figure 17e). La figure 17 permet d'observer le recouvrement dans cet habitat.

Figure 17 : Analyse diachronique avec 2 relevés par an de la fréquence relative des mousses et lichens sur 3 carrés permanents par habitat : en dune de transition (17a et 17b), en dune fixée (17c, 17d, 17e), en arrière dune fixée (17f et 17g). Voir les tableaux 1 et 2 pour la signification des codes.

En Dune de Transition (n=3)
(17a) niveau Peuplement et communautés

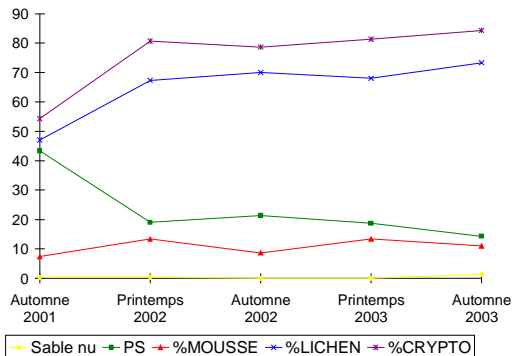


(17b) niveau espèces

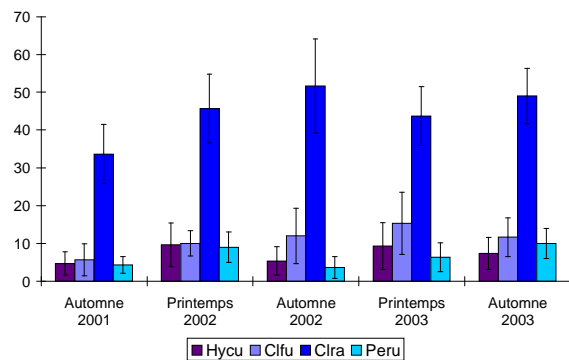


En Dune Fixée (n=3)

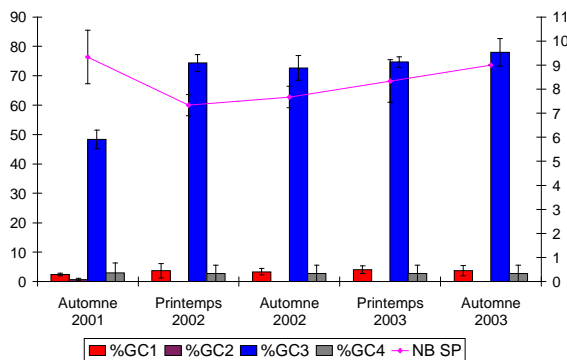
(17c) niveau peuplement



(17e) niveau espèces

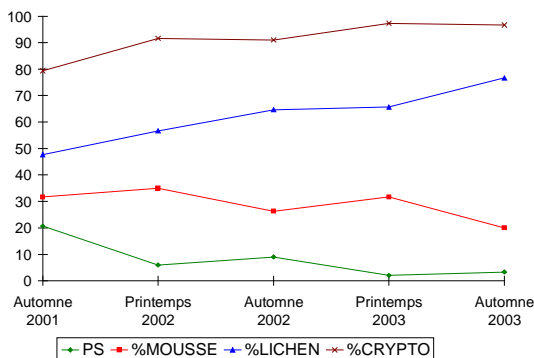


(17d) niveau communautés

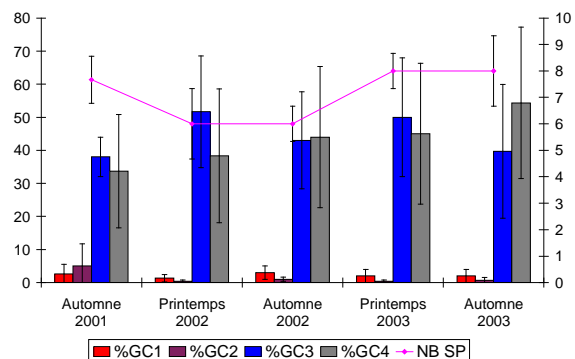


En Arrière Dune Fixée (n=3)

(17f) niveau peuplement



(17g) niveau communautés



Le suivi du recouvrement par les différents peuplements semble montrer une compétition entre les mousses et les lichens et entre les cryptogames et les phanérogames. La part de sable nu est très faible (1%), le milieu est stable, fermé par la végétation. Le pourcentage de phanérogames diminue de manière régulière, alors que celui des cryptogames (14 espèces recensées), augmente en 2002 et semble se stabiliser à environ 80% (2003). Les lichens (8 espèces surtout *Cladonia rangiformis*) sont dominants et en augmentation tandis que les mousses (6 espèces, surtout *Hypnum cupressiforme*) sont stables et diminuent faiblement. Le suivi des différentes communautés montre un accroissement du recouvrement de la communauté GC3, une réduction du nombre de communautés en 2002. Le nombre d'espèces se réduit en 2002 puis il augmente régulièrement (moyenne de 9 en 2003). Ces phénomènes semblent montrer une compétition entre les communautés. La communauté GC2 (<1%), représentée en début d'observation par *Homalothecium lutescens* et *Cladonia pyxidata*, a presque disparu en 2003. Les communautés GC1 (surtout *Tortella flavovirens*) et GC4 (surtout *Cladonia ciliata*) sont stables (respectivement <5%) et se diversifient. La communauté GC3 est la plus représentée, en régulière augmentation. L'observation des espèces au sein de cette communauté (figure 17e) semble montrer une compétition entre les *Cladonia* (*Cladonia rangiformis* et *Cladonia furcata*) en régulière augmentation et la mousse pleurocarpe *Hypnum cupressiforme* dont le recouvrement, évoluant de manière irrégulière, est plus important au printemps.

Le suivi en dune fixée a mis en évidence un phénomène de compétition entre les espèces de mousses et de lichens.

- *En Arrière Dune Fixée, (exemple site de Quiberon).*

L'évolution de la fréquence relative F.R. sur les 3 carrés permanents C.P. (moyenne+std) des peuplements (La figure 17f), des communautés bryolichéniques (figure 17e) permet d'observer le recouvrement dans cet habitat. Le suivi du recouvrement au niveau des différents peuplements semble montrer une compétition entre les cryptogames et les phanérogames et entre les mousses et les lichens. La part de sable nu est très faible (<1%), le milieu est stable, fermé par la végétation. Le pourcentage de phanérogames diminue de manière régulière, alors que celui des cryptogames (11 espèces recensées), augmente régulièrement et semble se stabiliser à environ 95% (2003). Les lichens (6 espèces surtout *Cladonia ciliata* et *Cladonia rangiformis*) sont dominants et en augmentation tandis que les mousses (5 espèces, surtout *Hypnum cupressiforme*) sont stables et diminuent

faiblement. Le suivi au niveau des différentes communautés semble montrer un phénomène de compétition entre les communautés. La communauté GC3 évolue irrégulièrement mais est stable. Initialement dominante, elle se fait remplacer par la communauté GC4 qui a un accroissement régulier du recouvrement (*Cladonia ciliata* occupe 33% en 2001 et plus de 50% en 2003) et se diversifie (*Cladonia foliacea* s'installe en 2003). Les communautés GC1 et GC2 ne recouvrent que faiblement cette zone (<10%) en début d'observation. GC1 est stable mais représentée que par une seule espèce (*Tortella flavovirens*) en 2001 et 2002, elle se diversifie (*Bryum sp.*) en 2003 alors que GC2 diminue régulièrement (<1% en 2003), *Homalothecium lutescens* présente en 2001 n'est plus recensée par la suite.

Le suivi en arrière dune fixée a mis en évidence de phénomènes de compétition entre les espèces de mousses et lichens des communautés dominantes GC3 et GC4.

Le suivi diachronique sur 3 années avec 1 relevé par an des 77 carrés permanents répartis dans trois habitats de la dune montre que la part des mousses y est importante, elles sont dominantes dans le recouvrement en dune de transition. Celles-ci présentent des dynamiques rapides en dune de transition alors qu'en dune fixée elles sont stables. Les lichens bien représentés en dune fixée sont dominants en arrière dune fixée. De plus, la proportion et le comportement des communautés bryolichéniques sont différents suivant les habitats de la dune. Un processus général de stabilisation est mis en évidence par la fermeture progressive du milieu par les cryptogames. Il se traduit par une augmentation du pourcentage de recouvrement total correspondant à une dynamique de cicatrisation en réponses aux perturbations dans les trois habitats.

Le suivi avec une périodicité de 2 relevés par an confirme le phénomène de maturation (stabilisation), les évolutions rapides au niveau de la dune de transition et permet de mettre en évidence les phénomènes de compétition entre les mousses et lichens au sein des communautés en dune fixée et arrière dune fixée.

3.2. Etude expérimentale de la recolonisation après décapage

- La figure 18 présente l'évolution de la fréquence relative F.R. (moyenne + std) dans une zone initialement dominée par les mousses en dune de transition. La recolonisation du sable nu est rapide, le recouvrement total par la végétation est égale à 30% en un an (automne 2002) et 70% en deux

ans (C03B). La recolonisation est réalisée plus rapidement par les mousses, surtout par *Tortula ruraliformis* (presque 50% en 2003) par germination et bouturage à partir des fragments de tiges et feuilles, que par les phanérogames (presque 20% en 2003). *Tortella flavovirens* et *Bryum sp.* sont également recensés sur la zone (1x1m) dès le printemps 2002 ainsi que *Collema tenax* pour les lichens (printemps 2003) et des algues filamenteuses (croûte d'algues), mais leur recouvrement cumulé n'atteint pas 1%. Des nombreuses phanérogames colonisatrices sont recensées comme *Phleum arenarium*, *Calystegia soldanella*, *Ononis repens*, *Thymus serpyllum* en 2002, et *Corynephorus canescens*, *Koeleria glauca*, *Helichrysum stoechas* (plantule) en 2003.

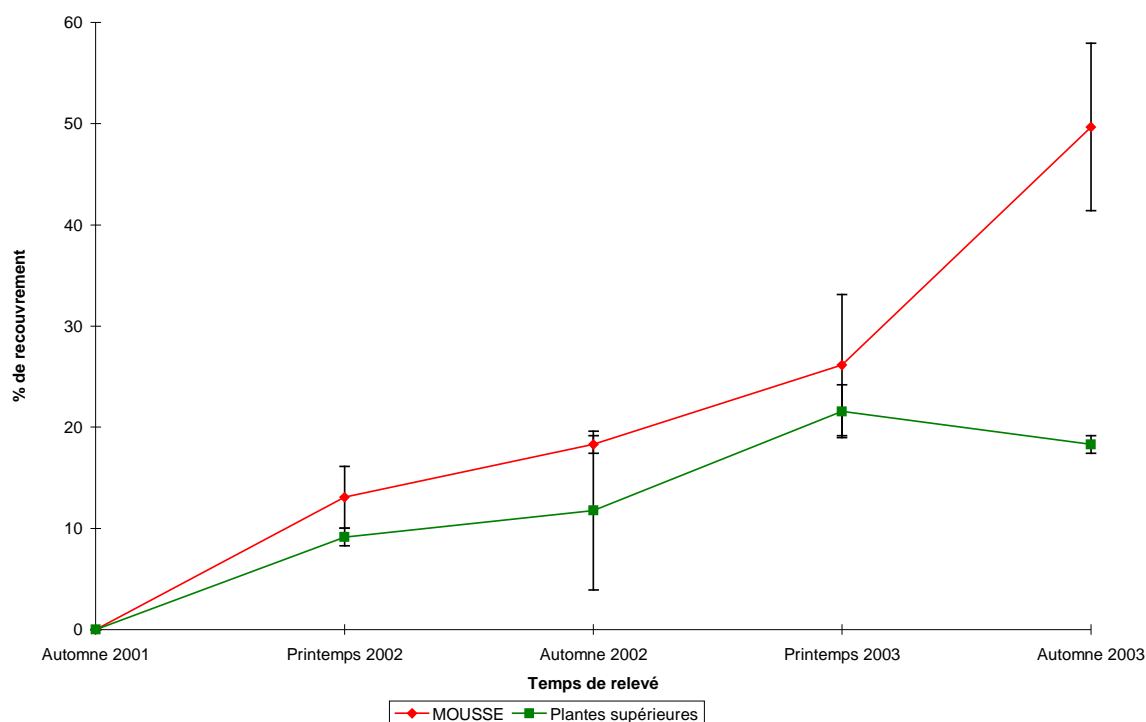


Figure 18 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative (+/- erreur standard) des peuplements mesurée sur les lignes permanentes en dune de transition (zone 1) après décapage, deux relevés par an.

- La figure 19 présente l'évolution de la fréquence relative F.R. (moyenne+std) des communautés végétales et des espèces (figure 20) sur la zone 2. La recolonisation du sable nu est rapide, le recouvrement total par la végétation est supérieure à 40% en un an (automne 2002) et dépasse 50% en deux ans (automne 2003). La recolonisation est réalisée plus rapidement par les lichens que pour les mousses (*Hypnum cupressiforme* et *Tortella flavovirens*), surtout par *Cladonia rangiformis* (25% en 2003) par bouturage à partir des fragments de thalle. Le recouvrement par les phanérogames atteint 20% en 2003. La variation du recouvrement des cryptogames observée au printemps 2003 est due à

l'action du lapin, cette perturbation n'affecte que faiblement la couverture phanérogamique. *Bryum sp.* et des algues filamenteuses (croûte d'algues) sont également recensés sur la zone (1x1m) dès le printemps 2003, mais leur recouvrement cumulé n'atteint pas 1%. Le nombre total d'espèces participant activement à la recolonisation reste faible (moyenne environ 3), et la communauté GC4 à *Cladina* n'est pas représentée en fin d'observation. Des nombreuses phanérogames colonisatrices de petites tailles sont recensées comme *Cerastium diffusum*, *Geranium molle*, *Phleum arenarium*, *Calystegia soldanella*, *Ononis repens* (par rhizome), *Saxifraga tridactyles*, *Dianthus gallicus* (par rhizome) *Crepis bulbosa*, *Silene otites* en 2002, et *Koeleria albescens*, *Helichrysum stoechas* (plantule), *Artemisia maritima* en 2003. Elles ont une action de compétition (avec exclusion spatiale) avec les mousses et lichens.

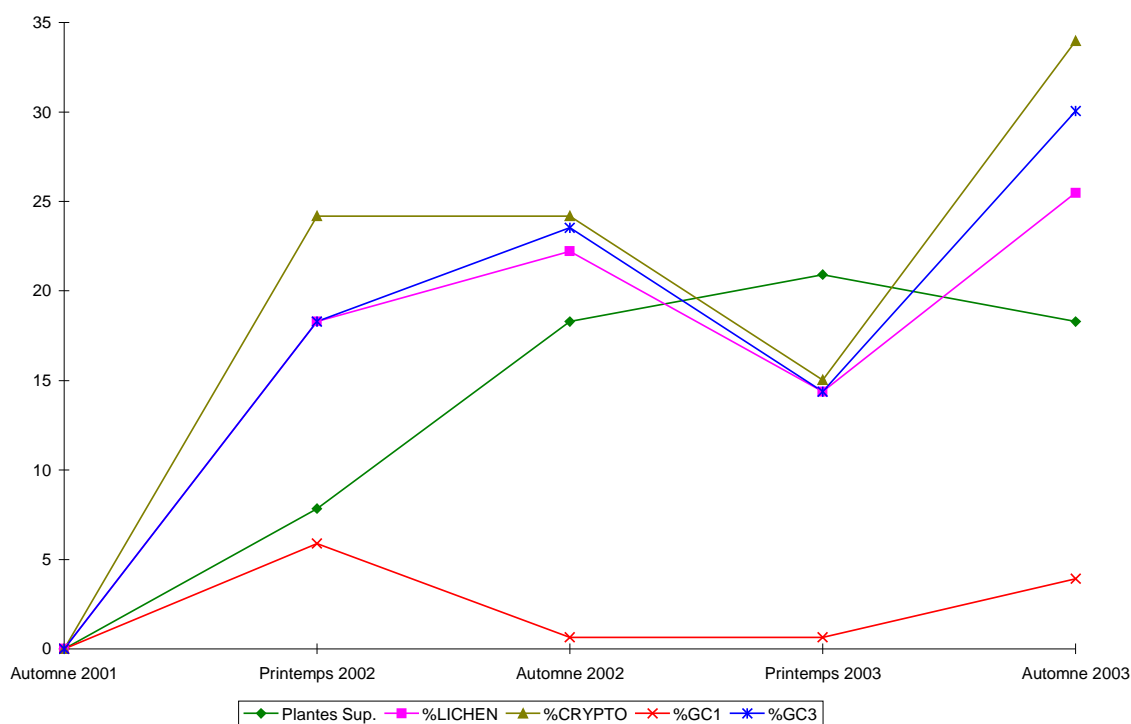


Figure 19 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 2) après décapage, deux relevés par an. Par souci de clarté les erreurs standard ne sont pas figurées.

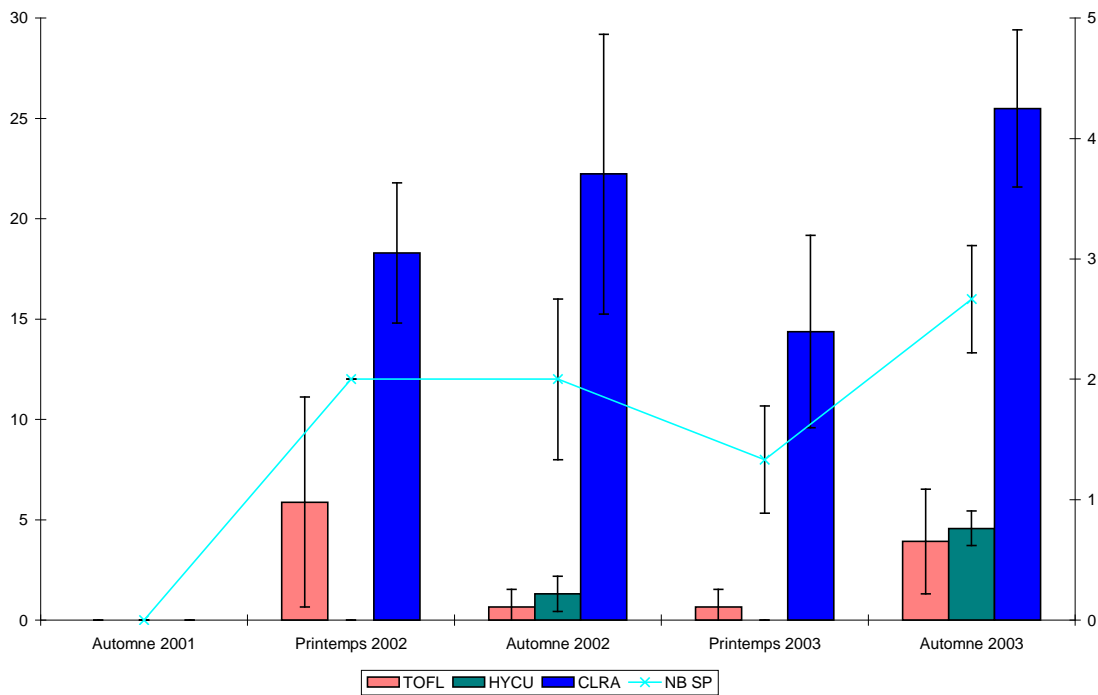


Figure 20 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative (+/- erreur standard) des espèces mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 2) après décapage, deux relevés par an.

Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

- La figure 21 présente l'évolution de la fréquence relative F.R. (moyenne+std) des communautés végétales et des espèces (figure 22) dans la zone 3. La recolonisation du sable nu est rapide, le recouvrement total par la végétation est égale à 30% en un an (automne 2002) et atteint 60% en deux ans (automne 2003). La recolonisation est réalisée plus rapidement par les mousses que par les lichens (*Cladonia furcata* et *Peltigera rufescens*), surtout par *Racomitrium canescens* (environ 30% en 2003) et *Hypnum cupressiforme* par bouturage à partir des fragments de tiges et par *Tortula ruraliformis* (25% en 2003) par germination. Le recouvrement par les phanérogame dépasse rarement 10% (printemps 2003). *Pleurochaete squarrosa*, *Cladonia rangiformis* et des algues filamenteuses (croûte d'algues) sont également recensés sur la zone (1x1m) dès le printemps 2003, mais leur recouvrement cumulé n'atteint pas 1%. Le nombre total d'espèces participant activement à la recolonisation augmente régulièrement (moyenne proche de 4 en 2003), *Peltigera rufescens* est la seule espèce qui n'était pas présente sur la zone initialement. Des nombreuses phanérogame colonisatrices de petites tailles sont recensées comme *Cerastium diffusum*, *Rumex acetosella*, *Plantago arenaria*, *Carex arenaria* (par rhizome) en 2002, et *Leontodon taraxacoides*, *Solidago virgaurea*, *Pancratium maritimum* (plantule) en 2003.

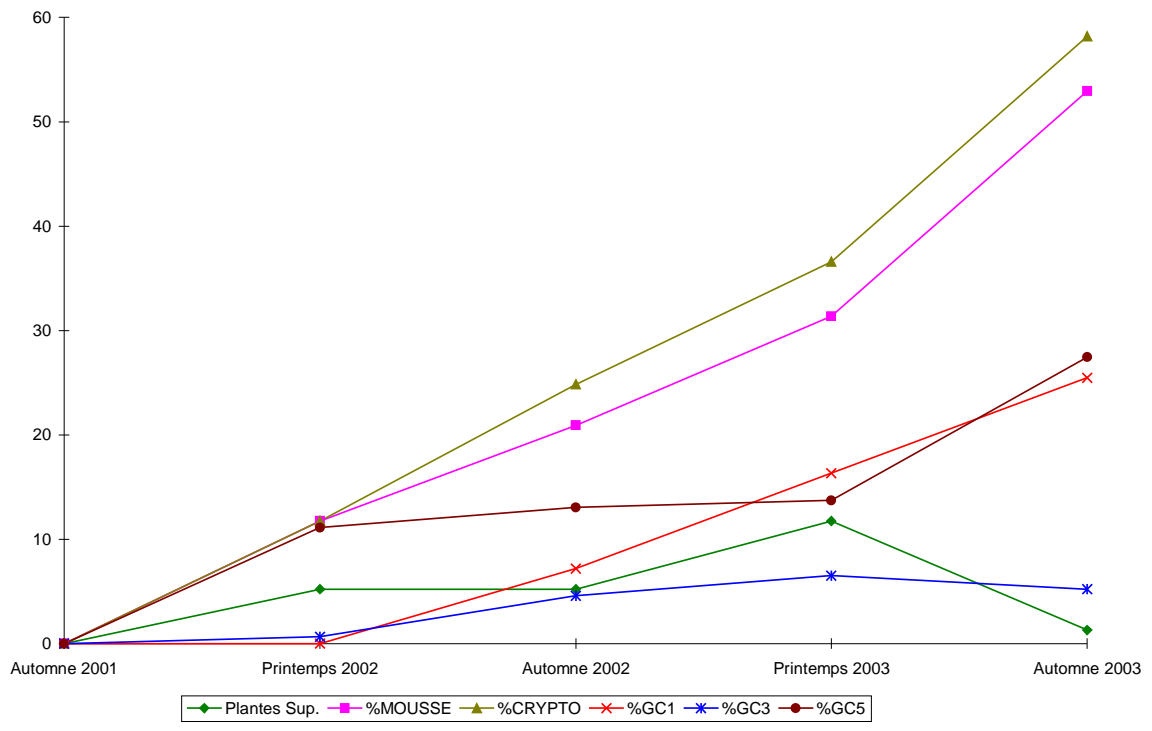


Figure 21 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 3) après décapage, deux relevés par an. Par souci de clarté les erreurs standard ne sont pas figurées.

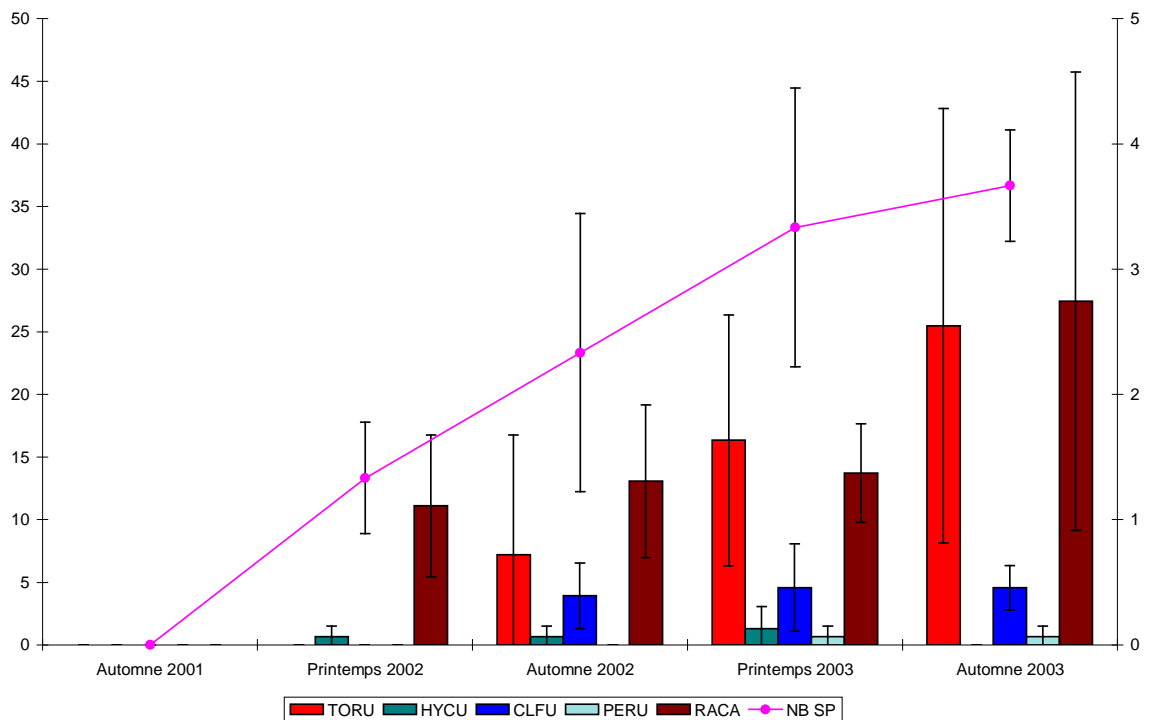


Figure 22 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative (+/- erreur standard) des espèces mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 3) après décapage, deux relevés par an. Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

3.3. Analyse des processus de cicatrisation après perturbations

Le vent transporte le sable de la plage jusqu'en arrière dune fixée, il saupoudre s'il est faible ou ensevelit momentanément le tapis de mousses et lichens s'il est fort. Les communautés se développant sur une faible hauteur, 1 à 2 cm pour les petites mousses jusqu'à 10 cm pour des vieux peuplements de *Cladina*, y sont donc très sensibles. La mesure de la réponse du tapis bryolichénique est observée sur 3 carrés permanents. L'analyse de l'évolution de la fréquence relative (moyenne+std) des peuplements et communautés végétales (figures 23 et 24) est effectuée sur cette zone. La part de sable nu, exceptionnellement élevée (presque 40% en 2001) pour cette partie de dune, décroît régulièrement. Le pourcentage de phanérogames est faible (environ 10% en 2001), il augmente régulièrement pour atteindre presque 20% en 2003, alors que celui des cryptogames (9 espèces), faible pour cette partie de dune, est stable et en légère hausse (de 50% à 60%). Les mousses dominent (2 espèces surtout, *Racomitrium canescens*, *Polytrichum juniperinum*) et sont stables (environ 50%) tandis que les lichens (6 espèces surtout *Cladina* et *Cladonia*) recouvrant de faibles surfaces (environ 5%) sont en augmentation. Le suivi des différentes communautés (figure 35) montre une diversification des communautés (GC3 est recensée en 2002) et des espèces (moyenne de 3,7 en 2001 à 6 en 2003) au sein des communautés. La communauté GC5 est la plus représentée et en légère augmentation, les espèces de mousses acrocarpes (*Racomitrium canescens* et *Polytrichum juniperinum*) qui la compose résistent mieux au saupoudrage par un développement en hauteur (photo tige =7cm) que le thalle de *Cladonia mediterranea* qui se fragmente (mitrillage) et roule au sol (transport par le vent). La communauté GC4 est stable et se diversifie, *Cetraria muricata* apparaît en 2002 à la suite d'un bouturage d'un fragment de thalle après un transport par le vent (roulage), *Cladonia foliacea* colonise le tapis de mousse en 2003. La communauté GC3 n'était pas présente en 2001, elle est en augmentation, *Hypnum cupressiforme* et *Cladonia rangiformis* s'installent en 2002, *Cladonia furcata* apparaît en 2003 à la suite d'un bouturage d'un fragment de thalle après un transport par le vent (roulage). Les communautés GC3 et GC4 ne représentent seulement que 5% en 2003.

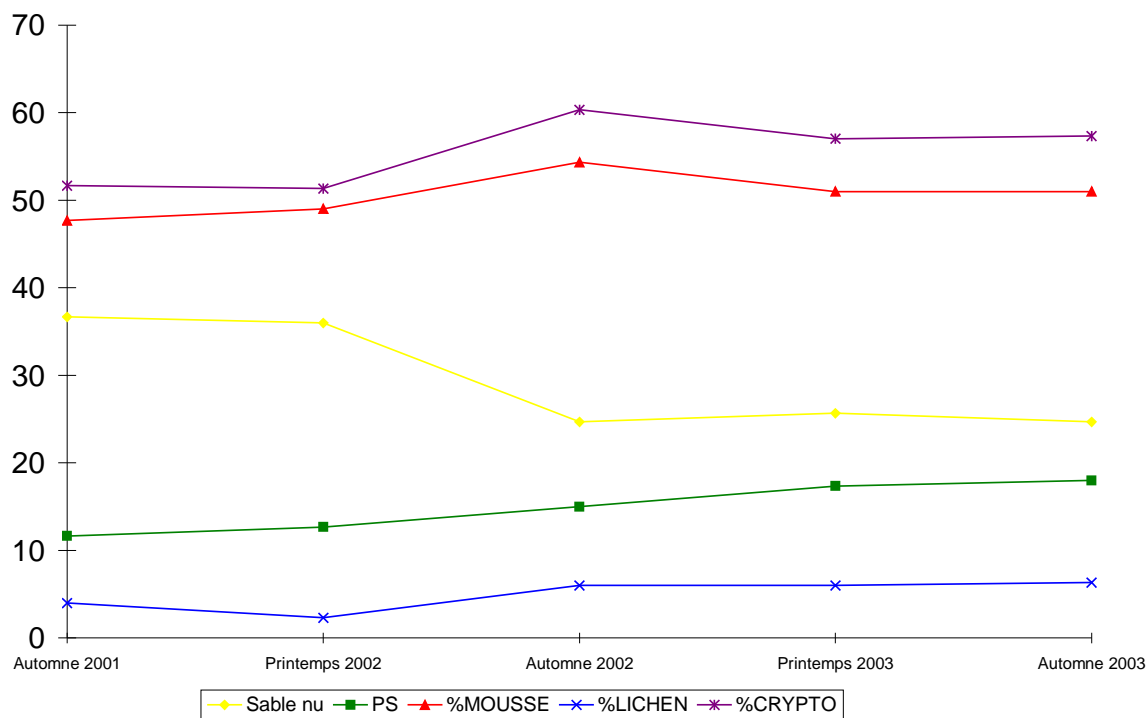


Figure 23 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur carrés permanents soumis à un saupoudrage en arrière dune fixée, deux relevés par an. Par souci de clarté l'erreur standard n'est pas figurée.

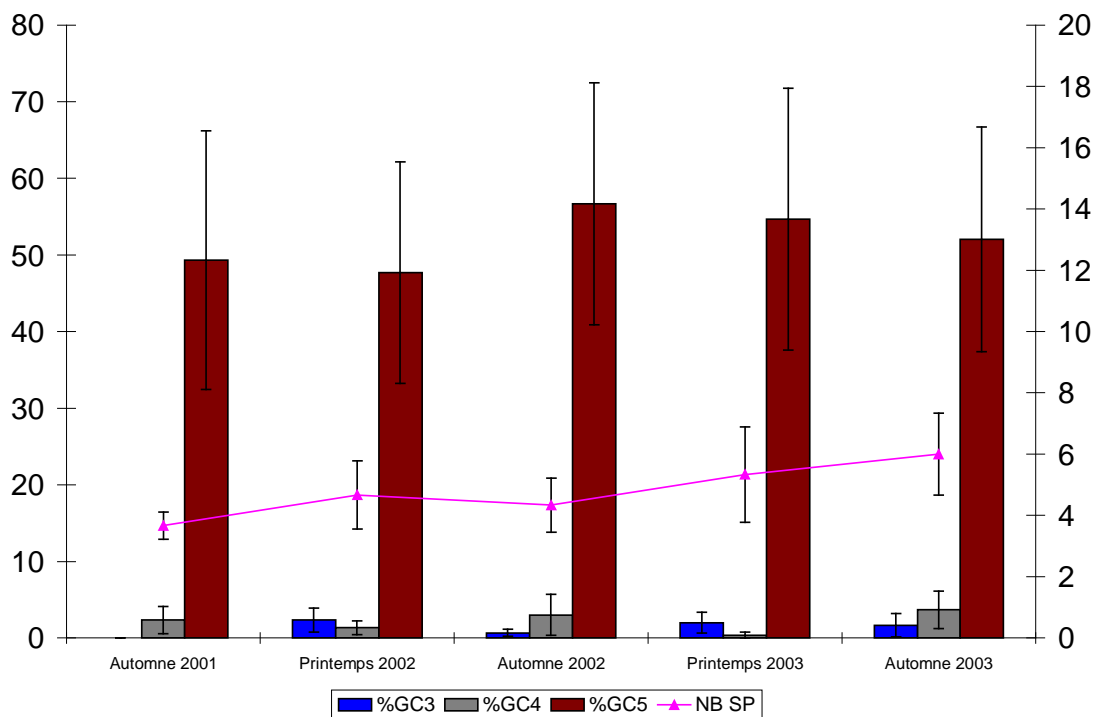


Figure 24 : Evolution de la moyenne (n=3) de la fréquence relative (+/- erreur standard) des communautés mesurée sur carrés permanents soumis à saupoudrage en arrière dune fixée, deux relevés par an. Le temps initial d'observation est en automne 2001.

Les Animaux,

Le sanglier par son action de « labourage » (prélèvement de racines de phanérogames) déstabilise ponctuellement la couverture végétale en mettant le sable à nu et en créant des reliefs. Le tapis bryolichénique dominant en Arrière Dune Fixée est partiellement enseveli et l'appareil végétatif des espèces (tiges et feuilles pour mousses, thalles à podétions pour les lichens du genre *Cladonia*) est fractionné. L'analyse de l'évolution de la fréquence relative des communautés végétales et des espèces (figure 25 et 26 seules les espèces ayant un recouvrement supérieur à 1% sont représentées) est observée dans la zone d'étude depuis l'automne 2001. La part de sable nu est encore très élevée (>50%) 1 an après la perturbation (automne 2001), il décroît rapidement au cours des 2 années d'observation (27% en 2002 et 16% en 2003). Le pourcentage de phanérogames est faible (environ 14% en 2001), il baisse régulièrement, alors que celui des cryptogames (9 espèces en 2003), faible au début de l'observation (30% en 2001) est en forte augmentation (66% en 2002 et 83% en 2003). Les lichens (5 espèces, surtout *Cladonia rangiformis*) et les mousses (5 espèces surtout *Hypnum cupressiforme* et *Pleurochaete squarrosa*) recouvrant de faibles surfaces (respectivement 20% et 10% en 2001) en début d'observation sont en augmentation régulière au cours de la période d'étude. Le suivi des différentes communautés montre une diversification des communautés (les communautés GC1 et GC2 ont été recensées en 2002) et des espèces (de 5 en 2001 à 9 en 2003) au sein des communautés. La communauté GC3 est la plus représentée, en régulière augmentation, elle atteint 64% de recouvrement en 2003. *Cladonia rangiformis* (thalle complexe fruticuleux) et *Hypnum cupressiforme* (mousse pleurocarpe) sont les deux espèces qui participent activement à la cicatrisation du tapis bryolichénique. Ces deux espèces recouvrent généralement de larges surfaces dans cette partie de dune, la cicatrisation se réalise donc avec les espèces existantes qui possèdent la capacité de faire une reproduction végétative (bouturage des fragments de l'appareil végétatif). La mise à nu du sable permet l'installation (germination) des communautés GC1 et GC2 absente en début d'observation. Ces deux communautés participent également à la cicatrisation mais dans une plus faible part. GC1 est représentée par des mousses acrocarpes (*Tortella flavovirens*, puis *Tortulla ruraliformis* et *Bryum sp.*) dont le recouvrement est en régulière augmentation mais n'atteint que 6% en 2003. GC2 est représentée par *Pleurochaete squarrosa* (mousse acrocarpe) à reproduction végétative élevée (10% en 2003). La communauté GC4,

représentée par *Cladonia ciliata*, est peu présente (3%), stable durant la période d'observation, elle ne participe pas à la cicatrisation.

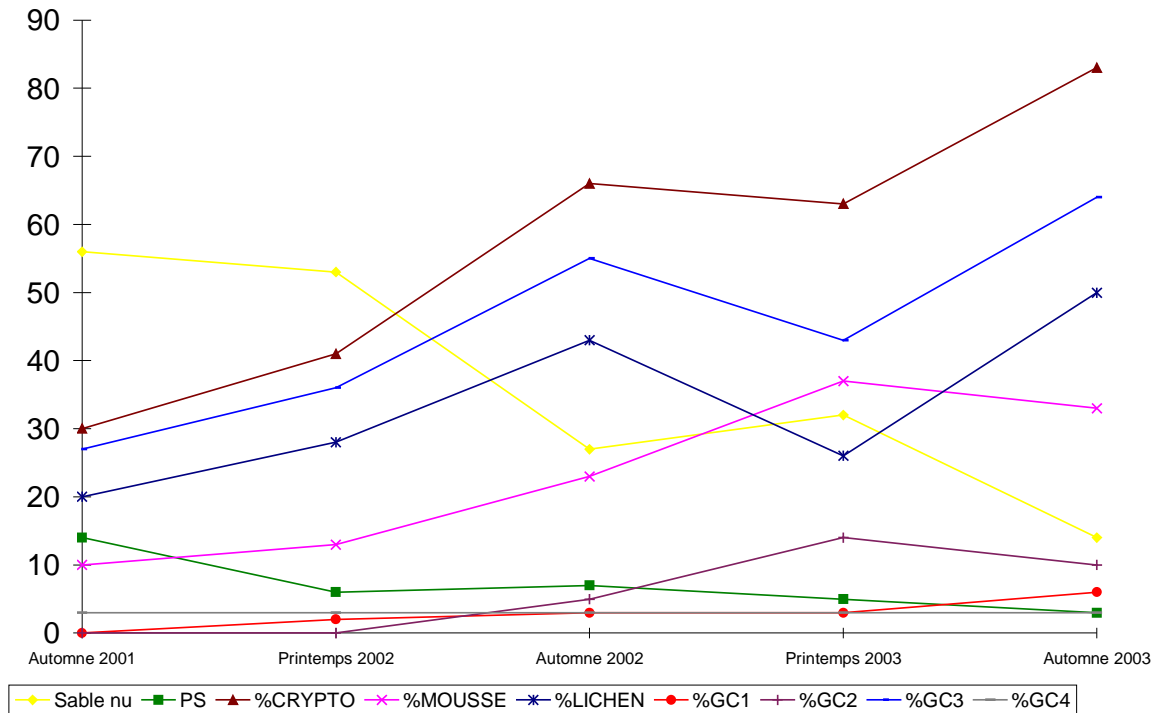


Figure 25 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un sanglier en arrière dune fixée, deux relevés par an.

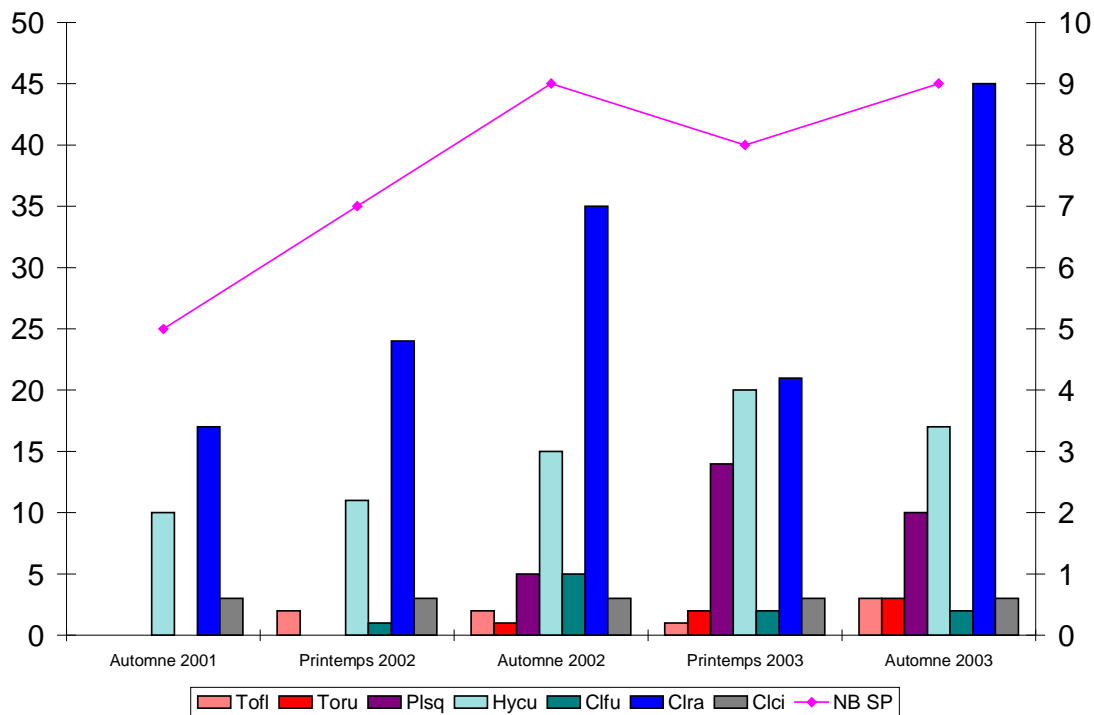


Figure 26 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique (nb sp) mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un sanglier en arrière dune fixée, deux relevés par an. Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

Lapins

- **En Dune fixée**, l'évolution de la fréquence relative des communautés végétales et des espèces (figures 27 et 28 seules les espèces ayant un recouvrement supérieur à 1% sont représentées) est observée depuis l'automne 2001. La part de sable nu (environ 20% en 2001) a une évolution irrégulière saisonnière mais décroît au cours des 2 années d'observation (13% en 2002 et 8% en 2003). Le pourcentage de phanérogames, élevé en 2001 (47%), diminue également de manière irrégulière saisonnière, alors que celui des cryptogames (6 espèces en 2003), faible au début de l'observation (34% en 2001) est en forte augmentation (52% en 2002 et 68% en 2003). Les mousses (4 espèces, surtout *Tortula ruraliformis*) sont dominantes (33% en 2001 et 63% en 2003) et les lichens (2 espèces surtout *Cladonia furcata*) recouvrent de faibles surfaces (5% en 2003). Ils sont tous deux en augmentation régulière au cours de la période d'étude. Le suivi des différentes communautés montre un accroissement du recouvrement des espèces présentes initialement, une augmentation du nombre d'espèces au sein des communautés (de 3 en 2001 à 6 en 2003). La communauté GC1 est la plus représentée, en régulière augmentation, elle atteint 55% de recouvrement en 2003. *Tortula ruraliformis* (mousse acrocarpe) résiste le mieux à la perturbation et participe activement à la cicatrisation du tapis bryolichénique. *Collema tenax* et *Tortella flavovirens* s'installent respectivement en 2002 et 2003 sur des zones de sable nu. La communauté GC2, représentée par *Homalothecium lutescens* (mousse pleurocarpe), est stable et recouvre une faible surface (4%). La communauté GC3 est en augmentation régulière, elle recouvre environ 10% en 2003. *Hypnum cupressiforme* (mousse pleurocarpe), absente en début d'observation, s'installe en 2002 et à une extension rapide (environ 5% en 2003).

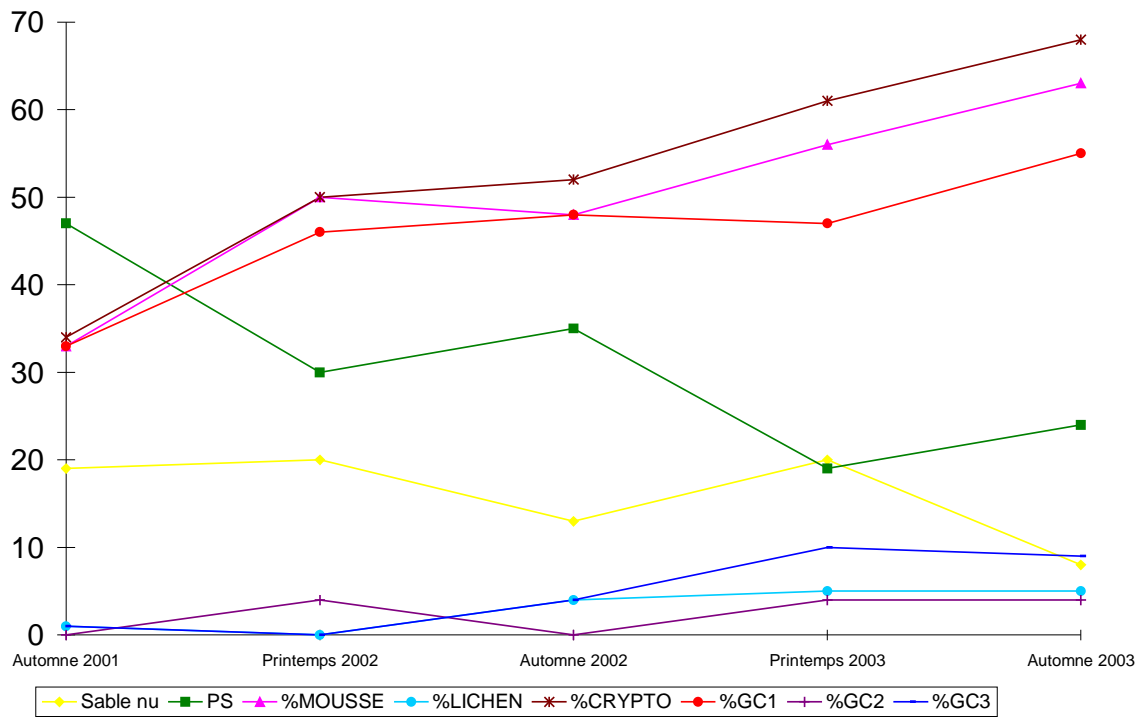


Figure 27 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par le lapin en dune fixée, deux relevés par an.

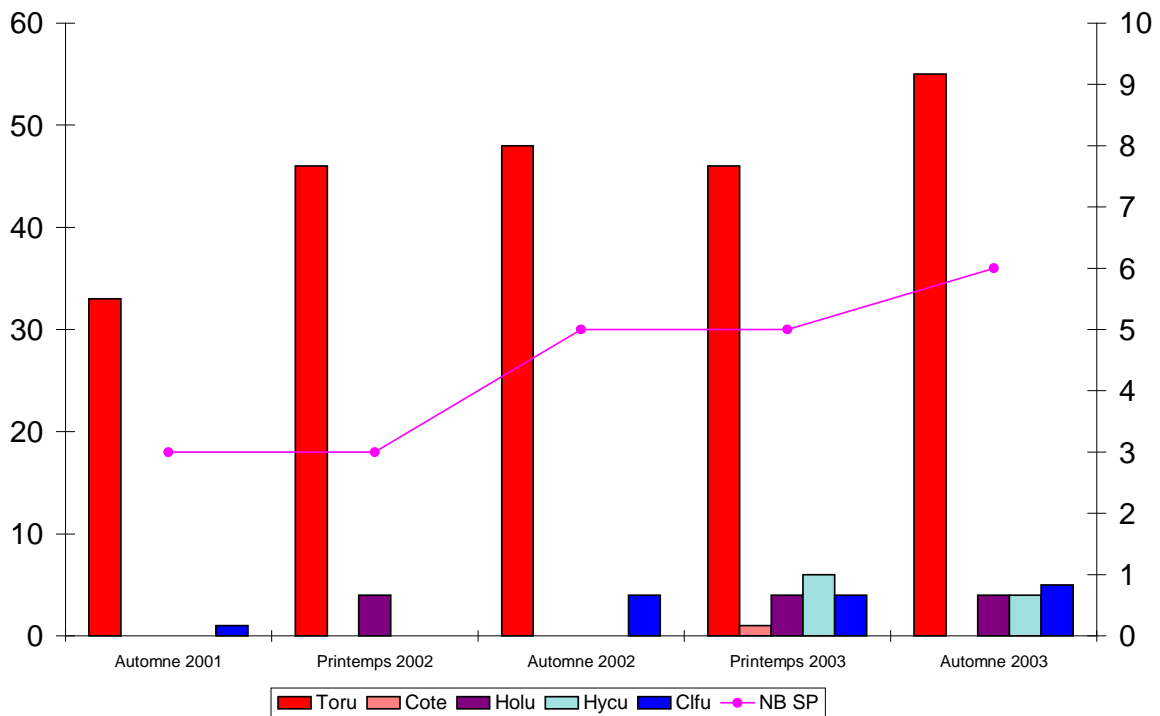


Figure 28 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique (nb sp) mesurée sur un carré permanent soumis ayant subi une perturbation par le lapin en dune fixée, deux relevés par an. Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

• **En arrière dune fixée**, l'évolution de la fréquence relative des communautés végétales et des espèces (figures 29 et 30 seules les espèces ayant un recouvrement supérieur à 1% sont représentées) est observée depuis l'automne 2001. La part de sable nu est très faible mais en augmentation (5% en 2003). Le pourcentage de phanérogames, initialement élevé en 2001 (43%), diminue régulièrement et semble se stabiliser à 20%, alors que celui des cryptogames (10 espèces en 2003), élevé au début de l'observation (56% en 2001) augmente régulièrement et semble se stabiliser à 75% en 2003. Les lichens (6 espèces, surtout *Cladonia rangiformis* et *Cladonia foliacea*) sont dominants, en augmentation en 2002, semblent se stabiliser en 2003 (72%). Les mousses (4 espèces surtout *Hypnum cupressiforme*) sont stables et recouvrent de faibles surfaces (<5% en 2003). Le suivi des différentes communautés montre un accroissement du recouvrement d'une espèce de GC3 présente initialement (*Cladonia rangiformis*) et une augmentation du nombre d'espèces au sein des communautés (de 6 en 2001 à 9 en 2003). La communauté GC3 est la plus représentée, en régulière augmentation, elle atteint 53% de recouvrement en 2003. *Cladonia rangiformis* et *Cladonia furcata* (lichens à thalle fruticuleux complexe) résistent le mieux à la perturbation et participent activement à la cicatrisation du tapis bryolichénique avec un accroissement régulier. Ils semblent être en compétition avec les autres lichens de la communauté GC4, représentée surtout par *Cladonia foliacea*, qui est stable mais diminue régulièrement. GC4 se diversifie, *Cetraria muricata* et *Cladonia ciliata* s'installent en 2003. Ces lichens à thalle fruticuleux étant présents à proximité du carré permanent, un transport par les lapins (ou le vent) peut en être la cause. Les communautés GC1 (*Tortella flavovirens*) et GC2 (*Homalothecium lutescens* et *Pleurochaete squarrosa*) ne sont représentées que par des mousses qui colonisent de manière limitée (<1%) les espaces de sable mis à nu.

L'étude de la réponse des espèces de dune fixée montre que *le lapin* favorise les communautés dominantes en place, notamment les espèces dont le pouvoir compétitif est élevé grâce à la capacité de réaliser une reproduction végétative (bouturage à partir de fragments de l'appareil végétatif). *Tortula ruraliformis* pour les mousses et *Cladonia rangiformis* pour les lichens sont les deux espèces qui résistent le mieux à la perturbation, elle participent à la cicatrisation du tapis bryolichénique (résilience). Durant la période d'étude, une diversification des communautés et des espèces est observée. La part de sable mis à nu est importante pour l'installation d'espèces colonisatrices par

germination pour les mousses acrocarpes de GC1 ou par bouturage après transport pour les lichens GC3 et GC4.

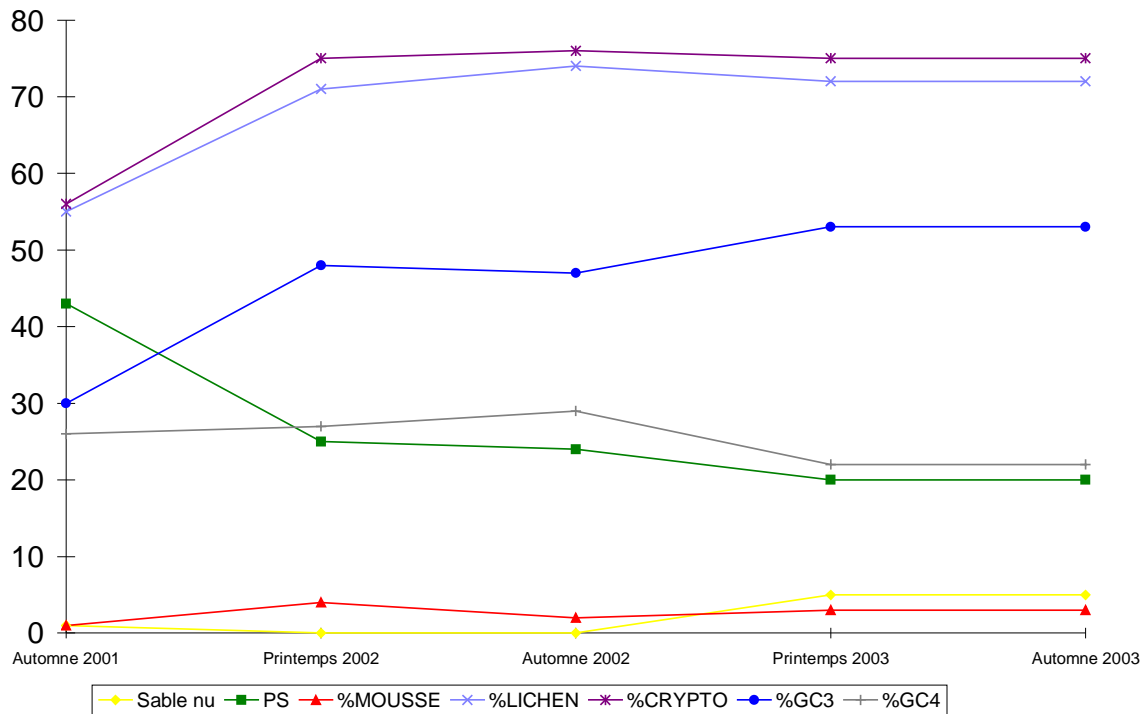


Figure 29 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par le lapin en arrière dune fixée, deux relevés par an.

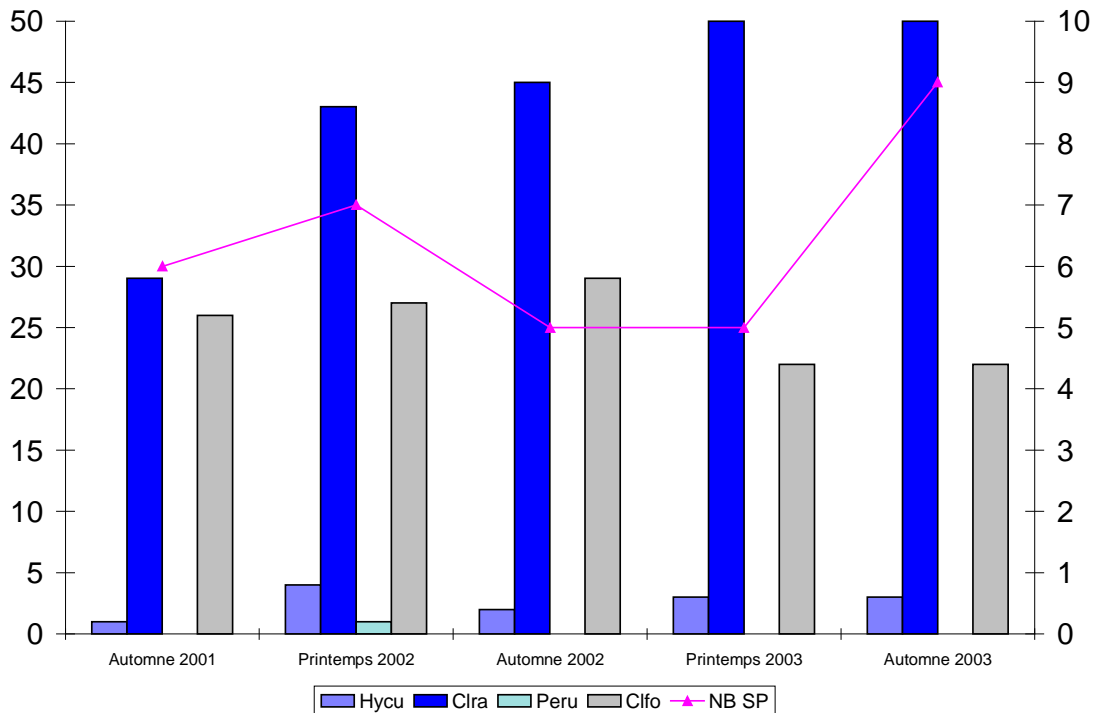


Figure 30 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique (nb sp) mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par le lapin en arrière dune fixée, deux relevés par an. Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

Perturbations d'origine anthropique :

- **Action du piétinement en dune fixée,**

L'évolution de la fréquence relative des communautés végétales et des espèces (figures 31 et 32 seules les espèces ayant un recouvrement supérieur à 1% sont représentées) est observée depuis l'automne 2001. La part de sable nu est élevée (31% en 2001) pour cette partie de dune, elle décroît irrégulièrement et atteint 12% en 2003. Le pourcentage de phanérogames est stable et diminue irrégulièrement, il semble se stabiliser à 20%, alors que celui des cryptogames (5 espèces), faible au début de l'observation (46% en 2001) augmente irrégulièrement et semble se stabiliser vers 70% en 2003. L'évolution du recouvrement du tapis bryolichénique semble indiquer un impact plus important à l'automne (en 2002 et 2003). La majorité des espèces fait partie de la communauté GC1. Les mousses (4 espèces acrocarpes, surtout *Tortula ruraliformis*) sont dominantes dans la zone d'étude et 1 espèce de lichens, *Collema tenax* (à thalle gélatineux), est présente en début d'observation 2001 et 2002. Le suivi des différentes espèces montre que leur nombre évolue irrégulièrement, *Tortula ruraliformis* est l'espèce qui résiste le mieux à la perturbation par sa capacité à faire une reproduction végétative. Son recouvrement augmente, elle participe avec *Tortella flavovirens* (installation par germination) à la cicatrisation du tapis bryolichénique. *Bryum sp.* s'installe en 2003 directement sur le sable nu. *Pleurochaete squarrosa* (GC2) ne recouvre que de faibles surfaces (<5% pendant la période d'observation), mais résiste à la perturbation par sa capacité à faire une reproduction végétative.



Figure 31 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par piétinement en dune fixée, deux relevés par an.

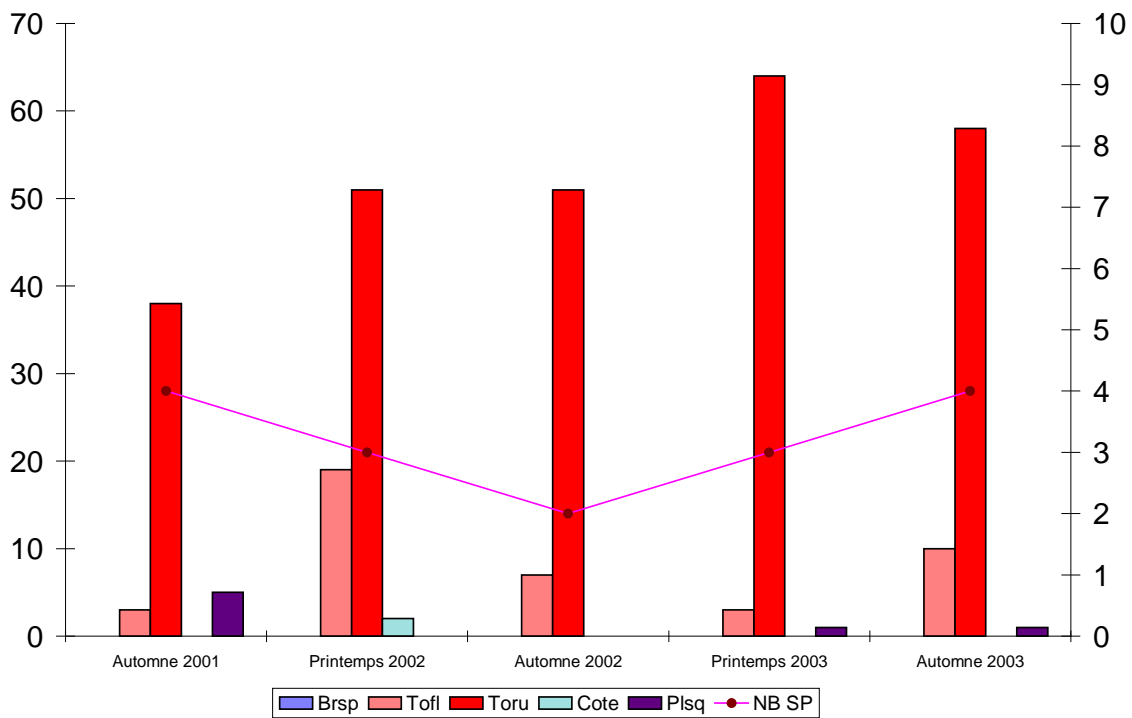


Figure 32 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique (nb sp) mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par piétinement en dune fixée, deux relevés par an. Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

- **Action du feu en dune de transition,**

Le feu (activité récréative) génère une couche de cendres plus ou moins importante qui modifie localement les propriétés chimiques et physiques de la couche superficielle du sable. Les contraintes de saupoudrage (sable frais provenant de la dune mobile) dans cette partie de dune permet d'affirmer que les modifications au niveau du sol dues au feu ne sont que ponctuelles. L'évolution de la fréquence relative sur un carré permanent des peuplements et des espèces (figures 33 et 34 seules les espèces ayant un recouvrement supérieur à 1% sont représentées) est observée depuis l'automne 2001 (1 an après la perturbation). La part de sable nu (10% en 2001) est faible pour cette partie de dune, stable la première année, elle décroît régulièrement au cours de la deuxième année d'observation (10% en 2002 et environ 5% en 2003). Le pourcentage de phanérogames diminue également de manière régulière, alors que celui des cryptogames (8 espèces recensées de 2001 à 2003), élevé au début de l'observation (60% en 2001) est stable la première année puis en forte augmentation (83% en 2003). L'ensemble des espèces fait partie de la communauté GC1. Les mousses sont dominantes dans la zone d'étude et les lichens sont absents (excepté pour le dernier relevé). Le suivi des différentes espèces montre un changement dans la composition spécifique du tapis et les espèces dominantes en début d'observation ne recouvrent que de faibles surfaces. *Funaria hygrometrica* disparaît en 2003. *Bryum sp.* et *Ceratodon purpureus* ont une évolution irrégulière mais leurs recouvrements diminuent. Ces trois espèces ont des cycles de développement courts et fructifient abondamment. Un accroissement rapide du recouvrement de *Tortula ruraliformis* et *Tortella flavovirens*, habituellement dominantes dans cette partie de dune, est réalisé en 2002 et 2003. La richesse spécifique est stable, au cours de l'année 2002, ces espèces semblent prendre la place libérée par les espèces présentes initialement (disponibilité de niches écologiques), expliquant la stabilité du recouvrement observé pour le tapis de cryptogames.

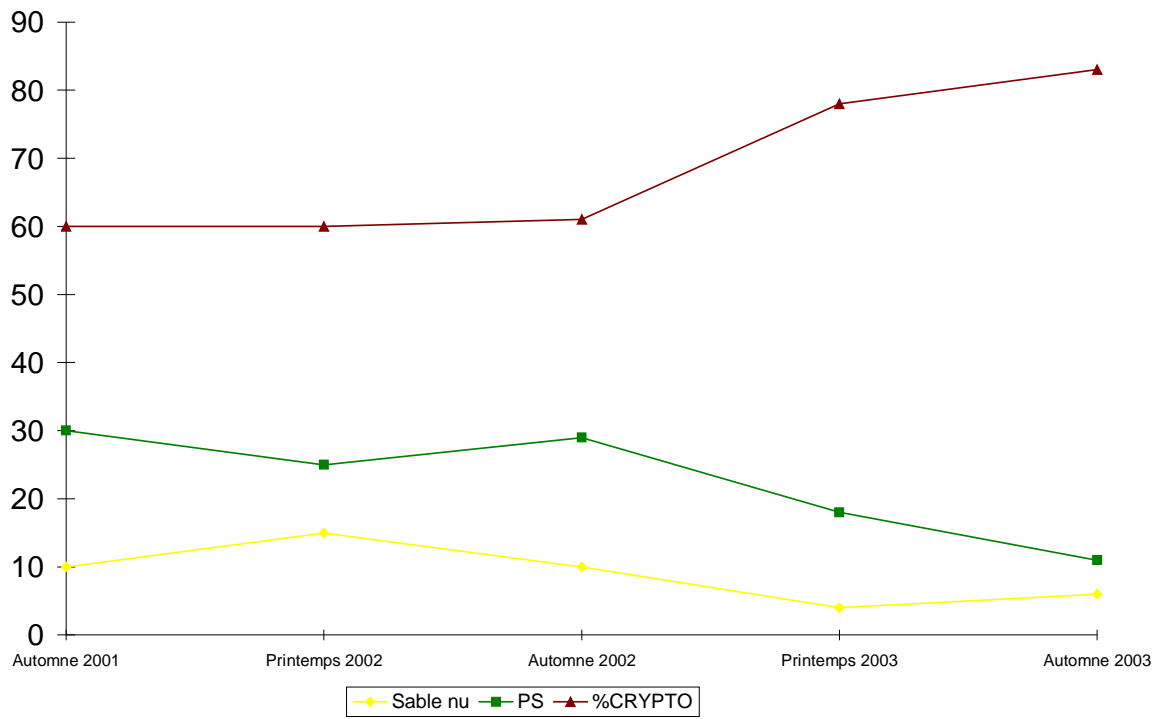


Figure 33 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par le feu en dune de transition, deux relevés par an.

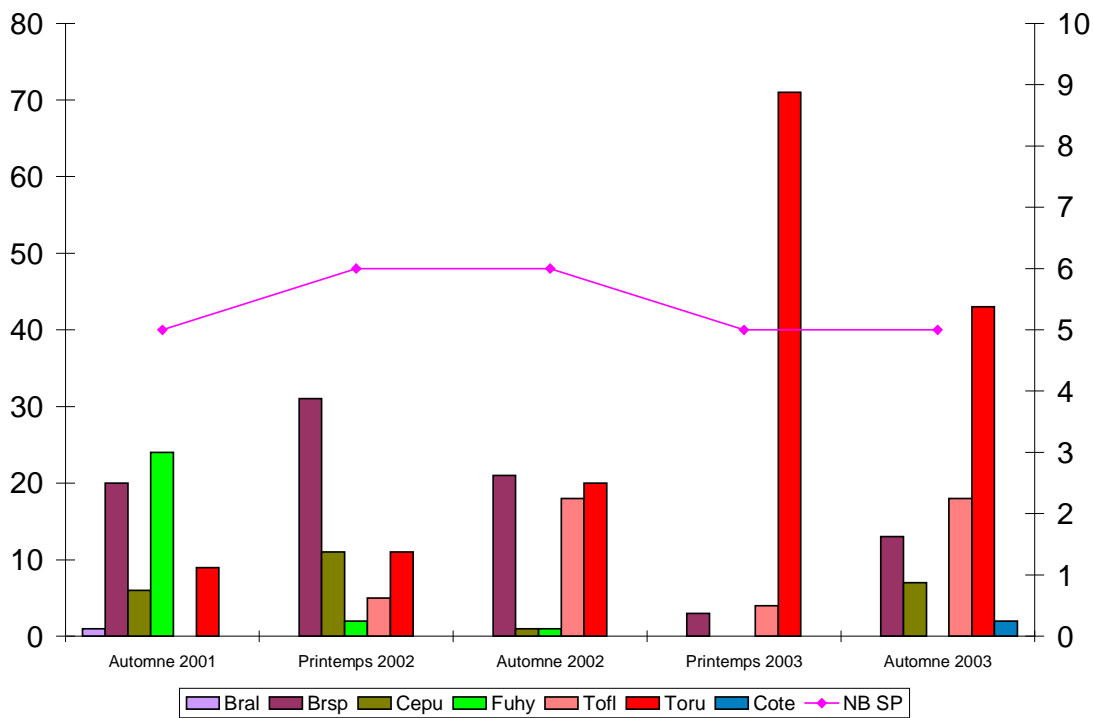


Figure 34 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique (nb sp) mesurée sur un carré permanent soumis ayant subi une perturbation par le feu en dune de transition, deux relevés par an. Voir les tableaux 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

5. Discussion : Résistance/Résilience et traits communs de réponse des communautés aux perturbations.

Différents auteurs ont proposé de grouper les espèces suivant les réponses communes (response traits) à l'environnement ou suivant leurs effets communs (effect traits) sur les processus de l'écosystème (NOBLE & SLATYER, 1980 ; GITAY & NOBLE, 1997 ; LAVOREL & AL., 1997, MCINTYRE & AL., 1999, LAVOREL & GARNIER, 2002). La méthode de suivi diachronique sur carrés et lignes permanentes permet d'observer les dynamiques de stabilisation (fixation du sable) et les mécanismes de réponses aux perturbations qui y participent. Les résultats suggèrent que les dynamiques et les mécanismes varient en fonction des espèces, qui possèdent certains traits communs de réponse (traits fonctionnels sensu GITAY & NOBLE, 1997), et en fonction des habitats, caractérisés par des variations des conditions environnementales. Ces mécanismes permettent la coexistence des populations de mousses et lichens, formant des mosaïques (patches) de la dune de transition à l'arrière dune fixée. De manière générale, il a été observé un accroissement du recouvrement du tapis bryolichénique avec un effet de saison. Cet accroissement est plus important dans la période hivernale (entre le relevé d'automne et de printemps), les conditions climatiques locales (hivers doux et humides) semblent favoriser la photosynthèse pour la croissance et la reproduction. Les étés étant secs, le dessèchement des communautés est accentué par le vent, ils réduisent les périodes de développement.

HOLLING (1973) puis ARONSON & AL. (1995) ont précisé les définitions de la résistance et la résilience d'un écosystème. Ces deux notions permettent de comprendre les évolutions dans la structure du tapis bryolichénique soumis à des perturbations. L'analyse de la recolonisation après décapage montre que le temps de résilience dans les trois situations est supérieur à la durée de l'étude. Cependant, elle permet de mettre en évidence des traits communs aux espèces et de confirmer que les communautés à mousses acrocarpes et lichens gélatineux (communautés GC1 et GC2) sont pionnières, avec de nombreuses algues filamenteuses, dans la colonisation du sable remis à nu. Cette croûte biologique (ROGERS, 1972, ELDRIGE & GREENE, 1994) semble jouer un rôle important dans les processus de constitution des sols et la disponibilité en azote (BELNAP & LANGE, 2001 ; BELNAP & AL., 2001). Ces communautés participent activement à la résilience rapide du tapis

bryolichénique en dune de transition mais aussi en arrière dune fixée où elles n'étaient pas dominantes du fait de leur capacité à effectuer une reproduction sexuée et asexuée. L'exemple le plus marquant est *Tortula ruraliformis*, bien décrit dans la littérature (RICHARDS, 1929 ; BIRSE & GIMINGHAM, 1955). Les *Cladonia* fruticuleux, *Cladonia rangiformis* et *Cladonia furcata*, ainsi que la mousse pleurocarpe *Hypnum cupressiforme* (GC3) sont des compétitives qui assurent une résilience efficace grâce à un bouturage de fragments de thalle ou de tiges (DANILOV, 1915). La durée de résilience semble être plus courte en dune de transition qu'en dune fixée. Dans tous les cas, les phanérogames (thérophytes, hémicryptophytes ou vivaces à rhizome traçant) ont aussi une action de compétition pour l'espace et les ressources avec les mousses et lichens, elles profitent de l'ouverture du milieu pour s'installer. Comme pour les phanérogames, la banque de graines est essentielle dans le ré-établissement de la végétation (BEKKER & AL., 1999).

D'après HOLLING (1973) et WISSEL (1984), les intensités de perturbation permettent d'indiquer un niveau de perturbation mais ne permettent pas de mettre en évidence des seuils dans les changements environnementaux. L'érosion éolienne (gradient décroissant de saupoudrage de la dune vive à la frange forestière) empêche le développement des mousses et lichens en dune vive. VAN DER MAAREL (1977, 1997) a indiqué que les apports de sable peuvent être favorables en dune vive mais défavorables en arrière dune fixée. Dans cet habitat, le vent a une action double de saupoudrage, qui ensevelit les populations, et de transport de fragments d'individus ou de population. C'est par la croissance rapide en hauteur ainsi que par le mécanisme physique de « mise à niveau » (dues aux phases de dessiccation/réhydratation) que certaines mousses acrocarpes ont développé une capacité à résister au saupoudrage. Ces observations confirment celles obtenues dans les études de RICHARDS (1929) et PIERROT (1980). De même, seuls les lichens à thalle fruticuleux résistent au sable en se développant au dessus du substrat par les parties les plus hautes de leurs podétions.

L'intensité et la période des perturbations ne sont pas à négliger dans ces impacts notamment pour celles d'origine anthropique qui s'exercent préférentiellement de manière régulière durant la saison la plus sèche (espace récréatif). Celles-ci diminuent la résistance et augmentent le temps de résilience du tapis bryolichénique. La résistance est évaluée par l'intensité de piétinement qui correspond à une chute de 50% de la fréquence relative de la végétation après piétinement (LIDDLE, 1975). COLE &

BAYFIELD (1993) ont utilisé la fréquence relative de la végétation comme un indicateur de la résilience, un an après un piétinement d'intensité connue. Différentes études (BAYFIELD & AL., 1981, COLE, 1990 ; LEMAUVEL, 2000) ont montré que la réponse des mousses et lichens au piétinement est toujours semblable, la fréquence relative diminue quand l'intensité augmente, de plus la vulnérabilité du tapis augmente quand il est sec (VOGT-ANDERSEN, 1995).

L'analyse des réponses des espèces de dune fixée montre que les perturbations d'origine animale (sanglier et lapin) favorisent les communautés dominantes en place, notamment les espèces dont le pouvoir compétitif est élevé grâce à leur capacité à réaliser une reproduction végétative (bouturage à partir de fragments de l'appareil végétatif). Les espèces de mousses et lichens qui résistent le mieux à la perturbation, participent à la cicatrisation du tapis bryolichénique (résilience). D'autres actions des lapins n'ont pas été étudiées, comme son action sur la biomasse bryolichénique par son régime alimentaire (herbivorie), même si l'appétence des lapins pour ces espèces est difficile à évaluer (CHAPUIS, 1979). Ils agissent par le creusement de terriers qui déstructurent le tapis végétal. Les lapins sont susceptibles d'être responsables du maintien des communautés dominées par les mousses, en prélevant les lichens (BONNOT, 1975). Les animaux agissent de manière complexe sur les communautés parce qu'ils ont autant une action directe (destruction, fragmentation du tapis, herbivorie) qu'indirecte (géomorphologie, remise de sable à nu). L'action des animaux peut contribuer à la conservation des habitats de la dune (ROZE, 2002). Pour BELSKY (1986), un écosystème ras comme la dune doit être maintenu et les mammifères y contribuent.

Cette étude confirme les résultats obtenus lors de l'étude à la Pointe d'Arçay (JUN & al., 2004) et montre qu'il existe de nombreux mécanismes complexes qui participent à la colonisation du milieu, à sa stabilisation et à la résilience du tapis bryolichénique. Ces mécanismes conduisent à une maturation de l'écosystème comme l'ont décrit différents auteurs lors de description d'une succession végétale (CLEMENTS, 1916 ; CONNELL & SLATYER, 1977). Les perturbations induisent une évolution régressive conduisant à une destruction (sable nu) ou à un rajeunissement (évolution régressive et développement de communautés pionnières) du tapis de mousses et lichens. La résilience du tapis dépend de traits biologiques communs des espèces et des communautés. CONNELL (1978) suggère avec l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (IDH) que c'est dans les écosystèmes subissant une

fréquence suffisante d'agressions modérées (perturbation = disturbance sensu GRIME, 1977), s'opposant constamment à son vieillissement, que l'on a le plus de chances d'observer une grande diversité taxinomique. Cette hypothèse a été suggérée fréquemment pour expliquer le maintien de la diversité spécifique au sein des communautés (WILSON, 1990). La diversité spécifique des mosaïques (patches) de mousses et lichens observée sur la dune non boisée semble être le résultat d'une combinaison de plusieurs mécanismes de réponses aux perturbations qui induisent une variabilité spatiale et temporelle des ressources et des conditions environnementales (microclimat et microtopographie). Les communautés de mousses et lichens participent de manière active à la fixation du sable nu et les mécanismes de stabilisation (réponses aux perturbations) sont différents en fonction des espèces présentes et des habitats. Ces résultats rejoignent ceux obtenus par ROXBURGH & AL. (2004) sur des modèles empiriques de coexistence des espèces sous perturbation intermédiaire (IDH), ils suggèrent que cette hypothèse initie la coexistence des espèces.

Synthèse et conclusion de la deuxième partie

Le système dunaire de la Pointe d'Arçay, original par sa géomorphologie présente un bon exemple de succession primaire de communautés de mousses et de lichens sur un substrat sableux alcalin se décalcifiant. Il donne un aperçu des échelles de temps de fixation qui conditionnent la structure des communautés bryolichéniques. Les mécanismes dominants de cette succession primaire semblent être principalement reliés aux conditions abiotiques du milieu (oligotrophie, pédogenèse, saupoudrage), qui varient en fonction du temps et à certains traits biologiques des espèces. L'approche diachronique par le suivi des communautés de mousses et de lichens sur des carrés permanents durant plusieurs années, ainsi que les relations entre les analyses de sol et les espèces et certains traits communs de réponse des espèces aux perturbations, permettent de valider les hypothèses énoncées sur les mécanismes successionnels et les stratégies de vie des mousses et lichens.

Par contre, la question des relations entre les mousses et lichens aux différents stades de la succession végétale mérite d'être approfondie par une meilleure connaissance de la vitesse de croissance des espèces, de leur durée de vie et de la structure horizontale des communautés (recouvrement, chevauchement) qui permettra d'affiner le pouvoir compétitif des espèces. De plus, la mise en place de protocoles expérimentaux plus fins de mesures d'intensité de perturbations sur les communautés de mousses et lichens permettra la mise en évidence des seuils de résistance et les durées pour une résilience dans chaque habitat.

En comparant les sept communautés (GS) obtenues sur le site de la Pointe d'Arçay et les cinq communautés (GC) obtenues lors de l'analyse des patrons de distribution des espèces sur l'ensemble de la côte, il faut noter de nombreuses concordances entre les groupes d'espèces tant au point de vue des stratégies de vie que de la zonation spatiale au niveau des habitats de la dune non boisée. Cette comparaison suggère que les communautés reflètent trois états de stabilité différents (tableau 15).

Tableau 15 : comparaison des groupes d'espèces et des stratégies de vie communes et mise en évidence de trois états de stabilité de la dune.

Groupes succession	Espèces	Groupes communautés	Espèces	Stratégies	Habitat Stabilité
GS1	<i>F. hygrometrica</i>	GC1	<i>F. hygrometrica</i> <i>E. pr. Var. arenaria</i> <i>Bryum spp.</i> <i>B. albicans</i> <i>T. ruraliformis</i> <i>T. flavovirens</i> <i>C. tenax</i> <i>H. physodes</i> <i>T. flavovirens</i>	Pionniers fugitifs Colonisateurs Opportunistes	Dune de Transition Juvénile
GS2	<i>C. purpureus</i> <i>B. albicans</i> <i>Bryum spp.</i> <i>T. ruraliformis</i> <i>T. flavovirens</i> <i>C. tenax</i>				
GS3	<i>T. sedifolia</i> <i>E. pr. var. arenaria</i> <i>F. caperata</i> <i>H. physodes</i>				
GS4	<i>C. pyxidata</i> <i>H. lutescens</i> <i>D. muscorum</i> <i>C. chlorophaea</i>	GC2	<i>H. lutescens</i> <i>C. purpureus</i> <i>T. sedifolia</i> <i>C. pyxidata</i> <i>P. squarrosa</i> <i>D. scoparium</i>		
GS5	<i>H. cupressiforme</i> <i>C. rangiformis</i> <i>P. squarrosa</i> <i>P. rufescens</i> <i>C. furcata</i>	GC3	<i>P. rufescens</i> <i>C. furcata</i> <i>C. chlorophaea</i> <i>H. cupressiforme</i> <i>C. rangiformis</i>	Vivaces Compétitifs	Dune Fixée Mature
GS6	<i>C. portentosa</i> <i>C. ciliata</i>	GC4	<i>C. portentosa</i> <i>C. arbuscula</i> <i>C. foliacea</i> <i>C. muricatum</i> <i>C. mitis</i> <i>C. introflexus</i> <i>C. ciliata</i>	Vivaces Compétitifs	Arrière Dune Fixée
GS7	<i>C. mediterranea</i> <i>C. foliacea</i> <i>C. arbuscula</i> <i>S. purum</i>				
		GC5	<i>P. juniperinum</i> <i>R. canescens</i> <i>C. mediterranea</i>	Colonisateurs	Mature diversifié

Les communautés bryolichéniques mettent en évidence les stades dynamiques de maturation (stabilisation) de la dune par le passage d'un état juvénile (conditionné par les processus abiotiques) en dune de transition, dominé par les mousses acrocarpes (pionnières colonisatrices), à un état mature en dune fixée et en arrière dune fixée (caractérisé par les interactions biotiques).

Les communautés bryolichéniques se substituent et se diversifient dans ces deux derniers habitats, notamment les populations de *Cladonia* et de mousses pleurocarpes (vivaces compétitives), dès que les perturbations physiques du milieu (érosion éolienne et gradient de saupoudrage) diminuent. Ce phénomène de diversification est conditionné et accentué par les caractéristiques écologiques de chaque site. Le climat permet le développement d'espèces du cortège floristique méditerranéo-atlantique. Les perturbations d'origines animale et anthropique ainsi que le substrat (pH et trophie) et les états dynamiques de dégradation des végétations au niveau de l'interface entre l'arrière dune fixée et la frange forestière (fourrés à Ericacées et Cistacées et forêts de protection à *Pinus pinaster*, *Quercus ilex* ou *Q. suber*) conditionnent les « zones de contacts » (DELCAIROU, 1997) et la diversité et la disponibilité des microhabitats. Les communautés bryolichéniques d'arrière dune fixée, notamment les *Cladina* et les mousses acrocarpes (vivaces compétitives, tolérantes aux stress), reflètent la multiplicité des situations dans les trajectoires d'évolution avant la fermeture du milieu traduisant le passage à la dune boisée.

De manière générale, le maximum de diversité en mousses et lichens a pu être observé dans des sites présentant de larges zones de dune de transition et de dune fixée (une ou plusieurs séries de dunes), un minimum de perturbations anthropiques (piétinement) et une zone de contact à forêt mixte (pins et chênes) de type semi-diffus à diffus.

Partie 3 : Interactions biotiques au sein des communautés

Introduction

Les mécanismes dominants observés lors de la description de la succession primaire (chapitre 4) semblent être principalement reliés aux conditions abiotiques du milieu (oligotrophie, pédogenèse, saupoudrage), qui varient en fonction du temps et des types biologiques des espèces.

L'analyse des mécanismes participant à la stabilisation du milieu (fixation du sable par la végétation) met en évidence que de nombreuses interactions biotiques sont susceptibles d'expliquer la structure du tapis bryolichénique dans les parties fixées de la dune. Des phénomènes de compétition ont été observés d'une part entre les lichens (*Cladonia*) et les mousses, et d'autre part entre le tapis bryolichénique et les phanérogames, conduisant à une réduction de l'importance des plantes supérieures en dune fixée et arrière dune fixée.

Cette troisième partie est composée de deux chapitres présentant deux exemples d'interactions biotiques au sein des communautés, l'allélopathie et l'invasion. Le chapitre 1 tente de montrer si les mosaïques observées en dune fixée (dune grise) sont le résultat de possibles effets allélopathiques de composés produits par des *Cladonia*. Le chapitre 2 traite de l'invasion et de l'invasibilité des dunes face à la mousse néophyte *Campylopus introflexus*.

Chapitre 1. Analyse d'extraits aqueux de *Cladonia* et possibles effets allélopathiques.

1. Introduction

Les mousses et les lichens sont des composants importants de la végétation des dunes littorales, notamment dans leurs parties fixées oligotrophes (dune fixée et arrière-dune fixée) constituant des communautés diversifiées dominées par des lichens du genre *Cladonia* (JUN & AL., 2004). Les lichens synthétisent de nombreux métabolites appelés « substances lichéniques » qui comprennent des composés aliphatiques, cycloliphatiques, aromatiques et terpeniques (HUNECK, 1999). Ces substances lichéniques sont sécrétées par le partenaire mycobionte et sont situées sur les parois des cellules des hyphes (position extracellulaire). Des études in vitro ont montré que les substances lichéniques ont des effets sur l'activité biologique : antiviral, antibiotique, antitumoral, allergénique, inhibition de croissance, antiherbivore, et inhibiteur d'enzymes (LAWREY, 1995).

Très peu d'études portant sur des effets allélopathiques de substances lichéniques mentionnent l'utilisation d'extraits aqueux (STARK & HYVARINEN, 2003). Ce travail confronte les résultats obtenus in vitro et sur le terrain à partir d'extraits qui visent à reproduire ce qui peut se réaliser lors du pluviolessivage au niveau des tapis de *Cladonia*. MALICKI (1965) a montré que les acides lichéniques sont entraînés par lessivage à l'eau de pluie sous forme dissoute ou cristalline permettant leur pénétration dans les couches superficielles du sol. Les composés lichéniques (surtout acide usnique) ont une action inhibitrice sous le tapis lichénique. En expérimentation en laboratoire, MALICKI (1967) a montré que les extraits aqueux des *Cladonia* inhibent la croissance des bactéries ammonifiantes et celles qui décomposent la cellulose, l'effet le plus important est lié à la présence d'acide usnique. L'acide fumarprotocetrarique n'a pas d'activité inhibitrice vis à vis des bactéries ammonifiantes (MALICKI, 1970). STARK & HYVARINEN (2003) ont suggéré que les communautés de micro-organismes dans le sol sous le tapis lichénique sont adaptées à la présence des composés lichéniques et sont susceptibles de les utiliser comme une source de carbone.

Plusieurs auteurs (RAMAUT & CORVOISIER, 1974 ; FISHER, 1974, HOBBS, 1985, ZAMFIR, 1999) ont suggéré que les patches contenant des *Cladonia* peuvent inhiber la germination ou l'établissement de nombreuses plantes vasculaires (Poacées, Ericacées, Pinacées), expliquant la persistance du tapis dans le paysage. Les effets des lichens sur les mousses sont peu connus. GIORDANO & AL. (1997) ont montré que des alditols (arabitol, mannitol) isolés à partir d'extraits acétonique de *Cladonia foliacea* sont des molécules stimulant la croissance des mousses. Le principal effet induit par les thalles de *Cladonia*, lors de cultures *in vitro*, est un retard de la régénération de nouveaux filaments dû à l'inhibition de leur croissance (GIORDANO & AL., 1993, 1999). LAWREY (1977, 1986, 1991) a suggéré que les inhibitions chimiques des populations de Bryophytes par les composés lichéniques peuvent être un facteur important dans les dynamiques des populations de cryptogames.

Ce chapitre tente de mettre en évidence la composition chimique (qualitative) d'extraits aqueux de *Cladonia* (*C. rangiformis*, *C. foliacea*, *C. portentosa*), l'influence de ces extraits sur deux espèces structurantes de la végétation des dunes grises, *Helichrysum stoechas* (Phanérogame, Astéracée) et *Campylopus introflexus* (Bryophyte, Mousse), et de discuter du rôle des substances lichéniques dans les dynamiques végétales de l'écosystème dune.

2. Matériels et Méthodes

L'eau provenant des précipitations est considérée comme le seul solvant disponible dans l'écosystème, elle dissout ou transporte (cristaux) les éléments chimiques synthétisés par les lichens (MALICKI, 1965). Afin de comprendre l'influence des *Cladonia* dans les dynamiques de la végétation des dunes trois analyses sont proposées :

- Une analyse qualitative des extraits aqueux des trois *Cladonia* (*C. rangiformis*, *C. foliacea*, *C. portentosa*) par Chromatographie sur Couche Mince (CCM), les résultats seront comparés avec ceux obtenus par HPLC (BEZIVIN, 2002).
- L'influence d'extrait aqueux des trois *Cladonia* est testée, vis à vis :
 - de la germination d'*Helichrysum stoechas*
 - du développement du tapis de *Campylopus introflexus* *in vitro* et *in situ*.

2.1. Préparation des extraits aqueux

Afin de tester les effets des extraits aqueux, des solutions sont préparées à des concentrations d'environ 100g de thalle de lichens par litre d'eau distillée ED (100g/L). Les thalles de trois *Cladonia* sont collectés sur les dunes littorales de Saint-Girons (Les Landes, SO de France) en juillet 2003, puis stockés au sec et à l'obscurité.

Les thalles de chaque *Cladonia* sont triés et broyés, puis placés dans un erlen 15h à 20°C à l'obscurité pour une macération dans l'eau distillée. Chaque solution est ensuite filtrée sur filtre GF/C Whattman 55mm, et conservée au froid (6°C) à l'obscurité avant utilisation. La coloration des extraits aqueux de *Cladonia* est jaune-gris, le pH de l'extrait est mesuré. *Cladonia rangiformis* donnera les solutions A, pour *Cladonia foliacea* les solutions B, pour *Cladonia portentosa* les solutions C (tableau 16).

Tableau 16 : réparation des solutions à partir des échantillons de thalle des trois *Cladonia*.

Solutions	Cladonia	masse pesée (g)	Volume (mL)	pH extrait
A	<i>C. rangiformis</i>	31,17	300	5,1
B	<i>C. foliacea</i>	33,68	300	5,0
C	<i>C. portentosa</i>	31,28	300	5,1
A'	<i>C. rangiformis</i>	10,40	100	5,0
B'	<i>C. foliacea</i>	10,65	100	4,9
C'	<i>C. portentosa</i>	10,57	100	5,0
A''	<i>C. rangiformis</i>	155	1500	5,0
B''	<i>C. foliacea</i>	155	1500	4,9
C''	<i>C. portentosa</i>	155	1500	5,0

2.2. Référence bibliographique de la composition chimique des *Cladonia*

Récemment, des composés ont été identifiés dans deux *Cladonia* par la technique d'HPLC (BEZIVIN 2002) ;

pour *Cladonia rangiformis* : Atranorine, B-orcinolcarboxylate de méthyle, Peroxyde d'ergosterol, acide fumarprotocetrarique, 8'-methylprotocetraric, Mannitol, Arabitol.

Pour *Cladonia foliacea* (= *C. convoluta*) : Acide Usnique, Acide Fumarprotocetrarique, 8'-methylprotocetrarique, Mannitol.

Les compositions chimiques des trois *Cladonia* utilisés sont donnés dans le tableau 17, elles sont utilisés comme témoin.

Tableau 17 : Composition chimique des trois Cladonia d'après CULBERSON (1969), DAHL (1952) et BEZIVIN (2002)

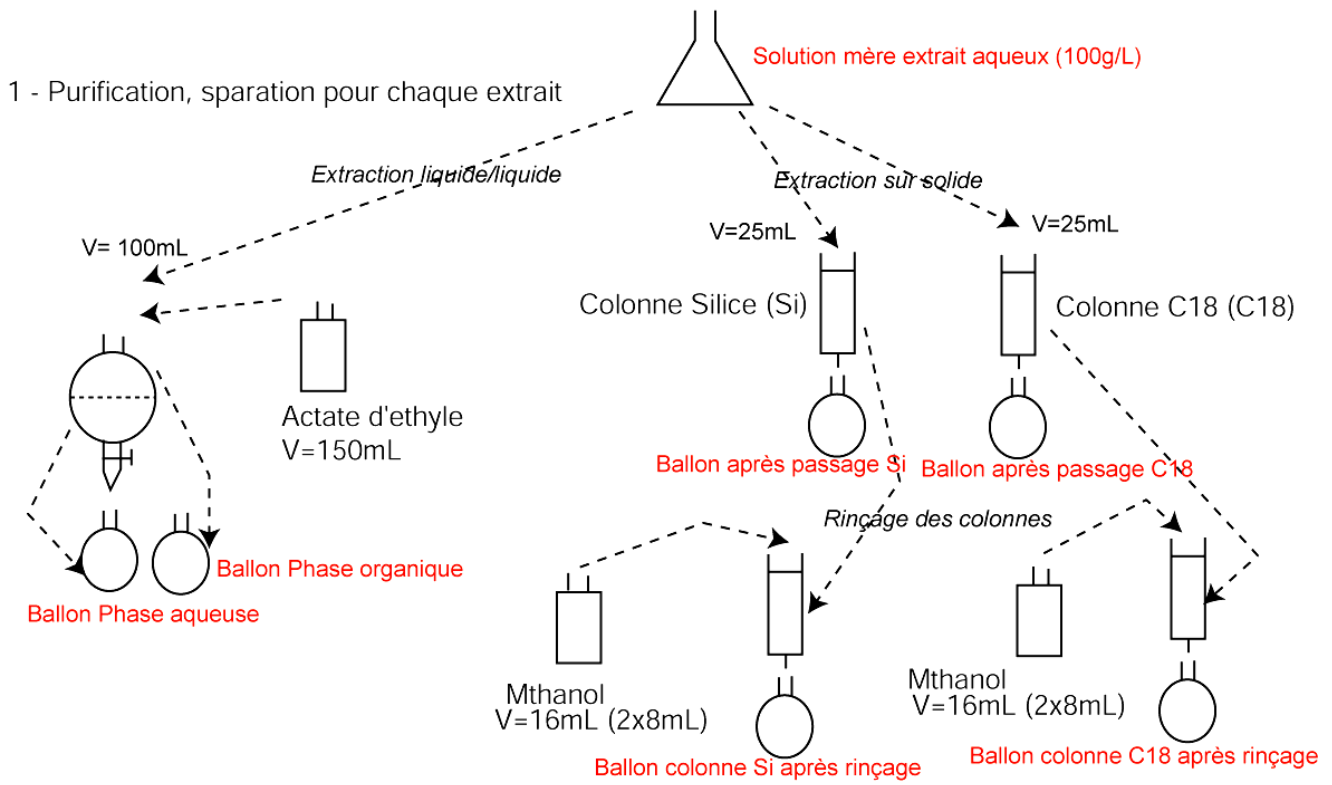
Composés		<i>C. rangiformis</i>	<i>C. foliacea</i>	<i>C. portentosa</i>
Acides lichéniques	Fumarprotocetrarique ; C22H16O12 (Depside)	+/-	X	
	Rangiformique ; C21H38O6 (Aliphatic acid)	+/-		
	Norringiformique	X		
	Perlatolique ; C25H32O7 (Para-depside)			X
	Ursolique ; C30H48O3 (Triterpene)			X
	Usnique ; C18H16O7		X	+/-
Autres composés	Atranorine ; C19H18O8 (dérivé du B-orcinol)	X	X (Dahl, 1952)	
	Peroxyde d'ergosterol ;	X (Bézivin, 2002)		
Polyols	D-Mannitol ; C6H14O6	X	X (Bézivin, 2002)	X
	D-Arabitol ; C5H12O5	X		X
Métaux	Zinc	X		X

2.3. Analyse qualitative d'extraits aqueux de 3 Cladonia par Chromatographie sur Couche Mince (CCM)

L'analyse qualitative des extraits aqueux par chromatographie sur couches minces (Thin-Layer Chromatography TLC silicagel plates) permet d'observer la présence d'un composé chimique par la comparaison de sa migration dans un solvant sur une plaque de silice par rapport à un produit connu (CULBERSON & KRISTINSON, 1970). Cette méthode est utilisée en routine pour l'identification des composés produits par les lichens par CULBERSON (1972).

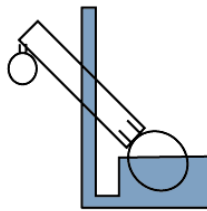
Les solutions A, B, C (environ 100g/L) sont utilisées lors de l'analyse. A chaque étape, un ballon est constitué puis analysé. Le détail du protocole opératoire est présenté dans la figure 35.

Figure 35 : Protocole opératoire pour l'analyse des extraits aqueux des trois Cladonia par Chromatographie sur Couches Minces (CCM). Les solutions A, B, C sont préparées respectivement à partir de thalles de *C. rangiformis*, *C. foliacea*, *C. portentosa*.

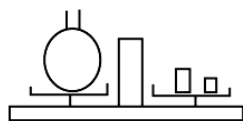


Exemple pour chaque ballon issu de 1.

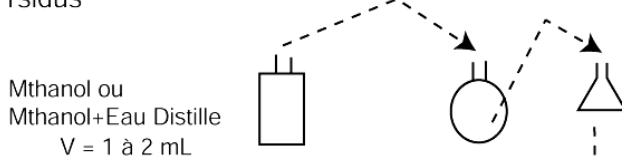
2 - Concentration au Bushi



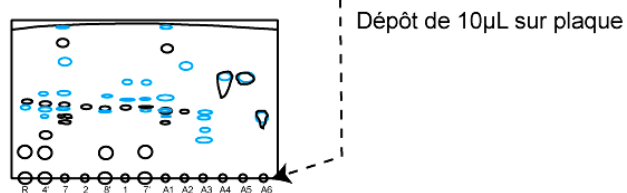
3 - Pesage



4 - Reprise des rsidus



5 - Analyse sur CCM



- *Purifications préalables et séparation*

Une purification préalable de chaque extrait est effectuée par trois méthodes afin de séparer les composés lichéniques :

- * Extraction par liquide :

100mL d'extrait de *Cladonia* à tester est mélangé avec 150mL d'Acétate d'éthyle. Après la séparation des deux phases, deux ballons sont obtenus : la phase aqueuse (en bas) et la phase organique (en haut).

- * Extraction sur solide :

50mL de filtrat (sol A) sont utilisés pour l'extraction sur colonne.

- 25mL sur colonne de silice

- 25mL sur SPE C18 (silice apolaire)

Chaque colonne est ensuite rincée au Méthanol ($V=2 \times 8\text{mL}=16\text{mL}$)

- * Concentration au Bushi

Une concentration est effectuée à l'aide d'un système de Bushi afin d'obtenir la masse résiduelle présente dans chaque ballon.

- * Pesage des ballons

Chaque ballon préalablement taré est pesé afin de mesurer la masse résiduelle.

- * Reprise des résidus

Les résidus secs présents au fond des ballons sont ensuite remis en solution en y ajoutant du méthanol (ou méthanol et Eau distillée) afin de pouvoir être déposés sur la plaque pour analyse.

- *Analyse qualitative de chaque extrait par Chromatographie sur Couche Mince (CCM)*

1 goutte de chaque solution (capillaire de 10 μL) est mise à migrer sur une couche mince (CCM). Les supports utilisés sont des plaques Alugram® Si G/UV 254 (Merck 5554).

Les éluants et les révélateurs ont été préparés directement avant l'analyse (pas de stockage), les témoins de migration, conservés au froid, sont des produits identifiés et conservés par BEZIVIN (2002).

* Recherche « Acides »

Six témoins de migration sont utilisés : (A1) Peroxyde d'ergostérol (dans CH₂CL₂), (A2) Atranorine (dans CH₂CL₂), (A3) acide fumarprotocetrarique, (A4) acide Usnique, (A5) Methyl-B-Orcinol Carboxylate, (A6) Acide 8'-methylprotocetraric.

Eluant CCM : (en volume) n-Hexane 65, Acide formique 10, Ether éthylique 40 (BEZIVIN, 2002).

Révéléateur « Acides » : Anisaldehyde sulfurique (0,5mL d'anisaldéhyde (=4-méthoxybenzaldéhyde) (Sigma) dans 5mL de H₂SO₄, 85mL de Methanol, 10mL d'acide acétique glacial.) pulvérisé sur la plaque, il permet de mettre en évidence des composés organiques.

* Recherche « Sucres »

Quatre témoins de migration sont utilisés : Arabitol (A), Mannitol (M), 7-D-Ribose (R), Glucose (G)

Eluant CCM: (en volume) Chloroform (CHCL₃) 5, Methanol (CHOH) 4, Eau distillée (ED) 1 (REZANKA & AL., 2000).

Révéléateur « Sucres » : Thymol sulfurique (0,5g de thymol, 95mL d'Ethanol, 5mL de H₂SO₄ concentré.), pulvérisé sur plaques et après chauffage, il permet de mettre en évidence les sucres, polyols et composés glycosylés.

• *Mise en évidence des produits phosphorescents avec lampe à UV*

Une observation systématique des chromatogrammes est faite en lumière UV à deux longueurs d'ondes différentes (254 et 366 nm) afin d'observer de possibles composés colorés (phosphorescent) sous cette lumière.

2.4. Influence des extraits aqueux de trois *Cladonia* sur la germination de *Helichrysum stoechas*.

• *Collecte de graines matures d'Helichrysum stoechas*

Pour s'affranchir de la variabilité interindividuelle, la collecte a été effectuée sur plusieurs plants et sur deux sites différents (arrières dunes littorales de Saint Girons (Les landes, SO de France) et de Saint Trojan (Ile d'Oléron, CO de France) au mois de juillet 2003 pour éviter les différences pouvant être liées à des effets de station. L'ensemble des graines collectées est mélangé.

- *Test in vitro* :

Un test préalable de germination a été effectué durant l'été 2003 afin d'affiner la méthode de culture. Les graines sont stérilisées en surface par immersion brève (<5s) dans une solution d'eau de Javel à 1%. Pour chaque solution A, B, C (tableau 16), 5 lots de 25 graines soit 5 réplicats par échantillon sont placés dans des petites boîtes de Petri (5cm de diamètre) sur une gélose à Agar 1,5%. Les graines sont mises à incuber (novembre 2003) dans une chambre phytotronique (photopériode : 16h jour, 22°C, 70%hygro ; 8h nuit, 18°C, 80%hygro) en présence de 2 mL (=0,2g de thalle sec) de chaque solution A, B, C (tableau 16). Un témoin de germination à l'eau distillée est également utilisé.

La germination de la graine est considérée établie quand il y a émergence de la radicule de 1 mm environ (COME, 1970). Le comptage du nombre de graines germées au bout de 1 jour, 7 jours, 14 jours permet de déterminer le pourcentage de germination.

2.5. Influence des extraits aqueux de trois *Cladonia* sur le développement de *Campylopus introflexus*.

- *Test in vitro*

Pour chaque solution (A, B, C), 5 lots de 10 bourgeons détachés de *Campylopus introflexus* soit 5 réplicats par échantillon, sont placés dans des petites boîtes de Petri (5cm de diamètre) sur gélose à Agar 1,5%. Les boîtes sont mises à incuber (novembre 2003) dans une chambre phytotronique (photopériode : 16h jour, 22°C, 70%hygro ; 8h nuit, 18°C, 80%hygro) après une inoculation de 2 mL (=0,2g de thalle sec) de chaque extrait (solution A, B, C voir tableau). Un témoin (5 réplicats) de germination à l'eau distillée est également utilisé. La production de filaments du protonema est un trait biologique de la capacité à faire une reproduction végétative. Des observations et mesures du pourcentage de régénération de nouveaux filaments à partir de bourgeons et de la longueur des nouveaux filaments au bout de 1 jour, 7 jours, 14 jours sont effectués à l'aide d'une caméra video color JVC KY-F50 placée sur une loupe binoculaire Olympus SZ-CTV.

- *Test in situ*

La zone choisie est une arrière dune fixée (« dune grise ») où *Campylopus introflexus* se développe sur de larges surfaces et forme un peuplement quasi monospécifique (voir tableau 18). Le pourcentage de recouvrement des mousses est égal à 100% dans chaque carré de 10x10cm. Une aspersion homogène des solutions (A'', B'', C'') est effectuée à l'aide d'un pulvérisateur sur l'ensemble

des carrés de 10x10cm pendant 4 jours (50mL/j = 5g de thalle sec/j/100cm²). Un suivi de la forme du tapis et de la richesse spécifique est effectué tous les jours durant 15 jours (juillet-août 2003, période sans pluie). Un témoin à l'eau distillée est également utilisé.

2.6. Analyses statistiques des données

Les données sont traitées statistiquement par ANOVA à deux facteurs contrôlés, en modèle linéaire généralisé et comparées deux à deux (test de simultanéité de Tukey) sous Minitab 13.31. Les données en pourcentage ont subi une transformation (SOKAL & ROHLF, 1995) afin de se conformer aux contraintes des tests.

Tableau 18 : Composition spécifique de chaque carré et traitements utilisés sur les peuplements des carrés 10x10cm. (F) certains individus présentent des fructifications.

Nom du carré (10x10cm)	Espèces présentes sur carré	Traitement
A1	<i>Campylopus introflexus</i> (F)	50mL/jour de Sol A'' pendant 4 jours
A2	<i>Campylopus introflexus</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i>	50mL/jour de Sol A'' pendant 4 jours
A3	<i>Campylopus introflexus</i> (F), <i>Polytrichum juniperinum</i> , <i>Thymus praecox</i>	50mL/jour de Sol A'' pendant 4 jours
A4	<i>Campylopus introflexus</i> (F), <i>Polytrichum juniperinum</i>	50mL/jour de Sol A'' pendant 4 jours
A5	<i>Campylopus introflexus</i> (F), <i>Polytrichum juniperinum</i>	50mL/jour de Sol A'' pendant 4 jours
B1	<i>Campylopus introflexus</i>	50mL/jour de Sol B'' pendant 4 jours
B2	<i>Campylopus introflexus</i>	50mL/jour de Sol B'' pendant 4 jours
B3	<i>Campylopus introflexus</i>	50mL/jour de Sol B'' pendant 4 jours
B4	<i>Campylopus introflexus</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i> , <i>Cladonia ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	50mL/jour de Sol B'' pendant 4 jours
B5	<i>Campylopus introflexus</i> , <i>Cladonia ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	50mL/jour de Sol B'' pendant 4 jours
C1	<i>Campylopus introflexus</i> (F)	50mL/jour de Sol C'' pendant 4 jours
C2	<i>Campylopus introflexus</i> (F), <i>Cladonia ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	50mL/jour de Sol C'' pendant 4 jours
C3	<i>Campylopus introflexus</i> (F), <i>Polytrichum juniperinum</i> , <i>Cistus salvifolius</i>	50mL/jour de Sol C'' pendant 4 jours
C4	<i>Campylopus introflexus</i> (F), <i>Cladonia ciliata</i> var. <i>tenuis</i>	50mL/jour de Sol C'' pendant 4 jours
C5	<i>Campylopus introflexus</i> , <i>Cladonia ciliata</i> var. <i>tenuis</i> , <i>Cistus salvifolius</i>	50mL/jour de Sol C'' pendant 4 jours
D1	<i>Campylopus introflexus</i> (F)	Témoin ED 50mL/jour pendant 4 jours
D2	<i>Campylopus introflexus</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i>	Témoin ED 50mL/jour pendant 4 jours
D3	<i>Campylopus introflexus</i>	Témoin ED 50mL/jour pendant 4 jours
D4	<i>Campylopus introflexus</i> , <i>Polytrichum juniperinum</i>	Témoin ED 50mL/jour pendant 4 jours
D5	<i>Campylopus introflexus</i> (F)	Témoin ED 50mL/jour pendant 4 jours

3. Résultats

3.1. Analyse qualitative d'extraits de trois Cladonia par Chromatographie sur Couche Mince

Le rendement de l'extraction à l'eau varie pour chaque Cladonia utilisé, mais il est resté faible, environ 1% (tableau 19).

Tableau 19 : rendement de l'extraction à l'eau pour les trois Cladonia.

	Masse de thalle sec (en g)	masse extraite (en mg)	Rendement extraction
<i>C. rangiformis</i>	30	277,2	0,9%
	10	143,8	1,4%
<i>C. foliacea</i>	30	202,5	0,6%
	10	320	3,2%
<i>C. portentosa</i>	30	381,9	1,3%
	10	194,6	2,0%

Pour chaque extrait aqueux de Cladonia, l'analyse qui est réalisée en deux phases a permis la mise en évidence de composés apolaires et polaires. Les résultats des chromatographies sont présentés dans les figures 36 et 37. L'analyse qualitative des extraits indique la présence de nombreux composés apolaires, identifiés comme des acides lichéniques. Les composés polaires s'apparentent à des sucres Mannitol et Arabitol. Ils sont présents en majorité dans l'extrait aqueux (masse phase aqueuse).

Pour *Cladonia rangiformis* :

Mise en évidence de l'Atranorine, +/- acide fumarprotocetrarique et de son dérivé l'acide 8' methylprotocetrarique ainsi que des composés polaires s'apparentant à des sucres (Mannitol) non cités par CULBERSON (1969) mais identifiés par BEZIVIN (2002).

Pour *Cladonia foliacea* :

Mise en évidence de l'acide usnique et acide fumarprotocetrarique ainsi que des composés polaires s'apparentant à des sucres (Mannitol) non cités par CULBERSON (1969) mais identifiés par BEZIVIN (2002).

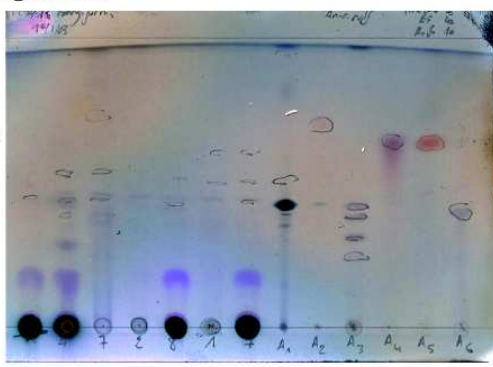
Pour *Cladonia portentosa* :

Mise en évidence de l'acide usnique ainsi qu'un autre composé non identifiable qui est probablement l'acide perlatolique et des composés polaires s'apparentant à des sucres Mannitol et Arabitol.

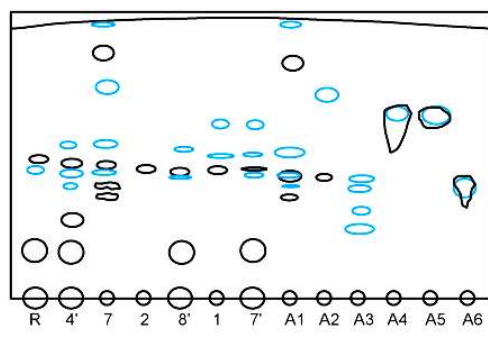
Figure 36 : Résultats de la Chromatographie sur couches minces d'extraits de trois Cladonia, mise en évidence des acides lichéniques pour *C. rangiformis* (CCM1), pour *C. foliacea* (CCM2), pour *C. portentosa* (CCM3).

CCM1: *C. rangiformis*

TLC Eluant:
n-Hexane 65
EE 40
Formic ac.10
Rev: Anis. Sulf.



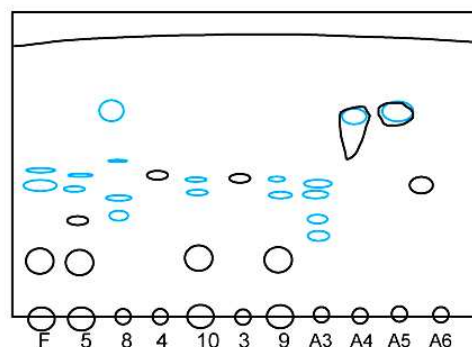
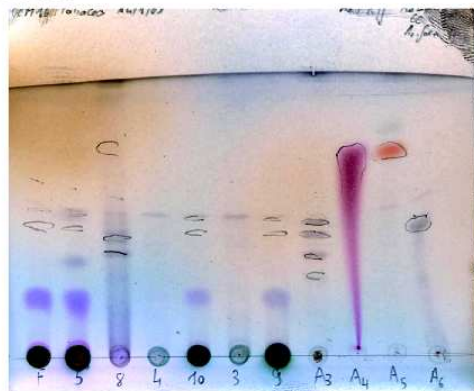
Résidus de l'extrait à tester Témoins de migration



Résidus de l'extrait à tester Témoins de migration

CCM2 : *C. foliacea*

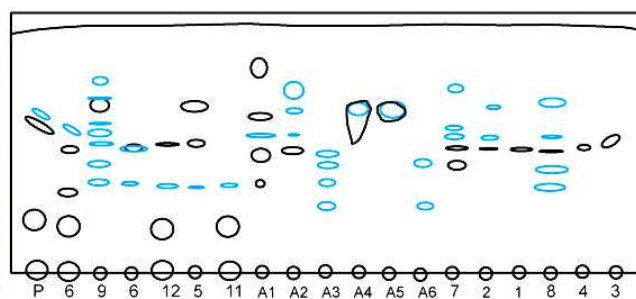
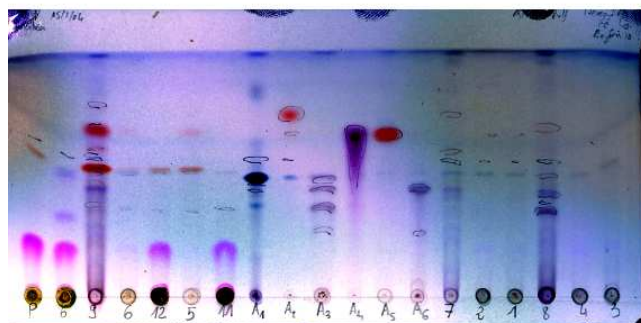
TLC Eluant:
n-Hexane 65
EE 40
Formic ac.10
Rev: Anis. Sulf.



Résidus de l'extrait à tester Témoins de migration

CCM3 : *C. portentosa*

TLC Eluant:
n-Hexane 65
EE 40
Formic ac.10
Rev: Anis. Sulf.

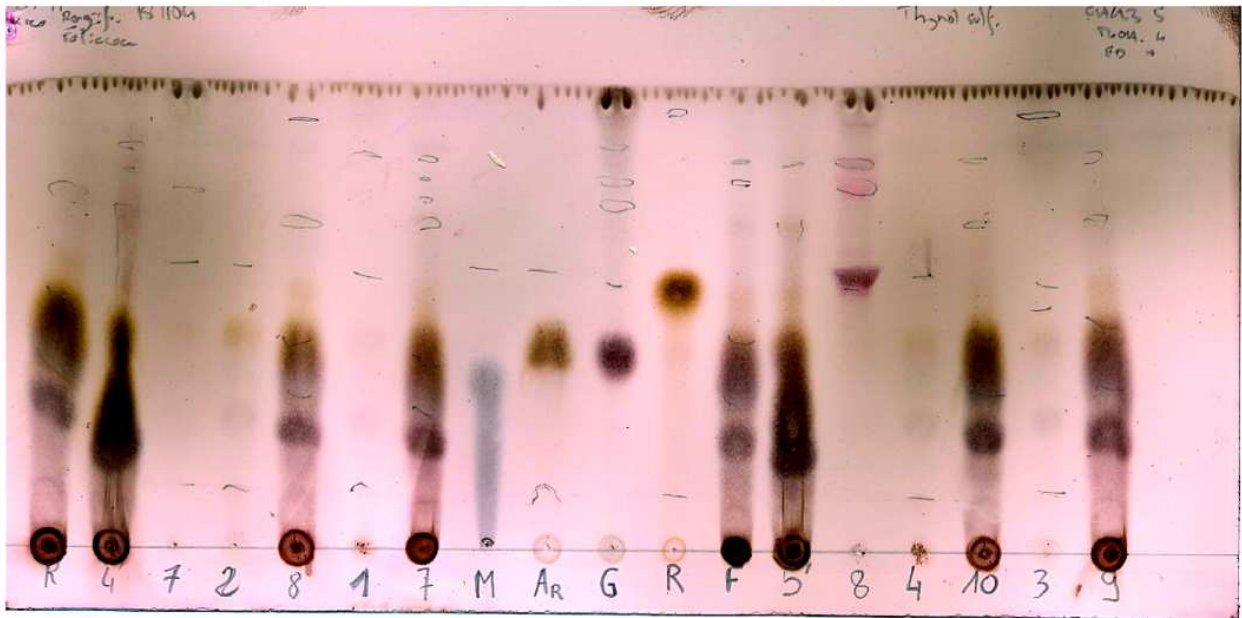


Résidus de l'extrait à tester Témoins de migration Résidus de l'extrait à tester

Figure 37 : Résultats de l'analyse par Chromatographie sur couches minces d'extraits aqueux de trois Cladonia. Mise en évidence des "sucres" pour *C. rangiformis* et *C. foliacea* (CCM4) et pour *C. portentosa* (CCM5).

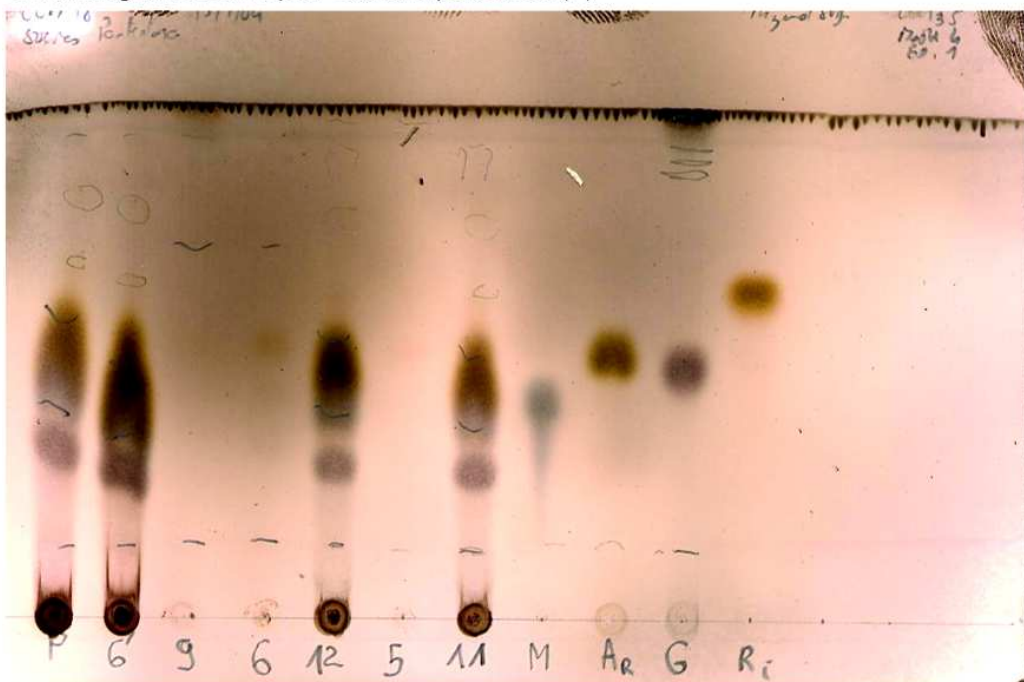
TLC Eluant (en volume) :
 CHCL3 : 5
 CHOH : 4
 Eau Distillée : 1
 Révélateur : Thymol sulfurique.

Chromatogramme CCM4 pour *Cladonia rangiformis* (R) et *Cladonia foliacea* (F)



Résidus de l'extrait de *C. rangiformis* Témoins de migration Résidus de l'extrait de *C. foliacea*

Chromatogramme CCM 5 pour *Cladonia portentosa* (P)



Résidus de l'extrait de *C. portentosa* Témoins de migration

3.2. Effets d'extraits aqueux de trois *Cladonia* sur la germination de *Helichrysum stoechas*.

L'influence des extraits aqueux des trois *Cladonia* est présentée dans la figure 38. Les taux de germination observés sont faibles (<20%) pour l'ensemble des échantillons. Il n'y a pas d'inhibition totale de la germination, mais les pourcentages de germination sont plus faibles sous l'effet d'un extrait aqueux de *Cladonia* et il existe une tendance à un retard de germination. Les résultats des tests statistiques (ANOVA répétée dans le temps) indiquent qu'il n'existe pas de différence significative entre les extraits utilisés aux différentes dates d'observation après le test de Tukey ($P>0,05$).

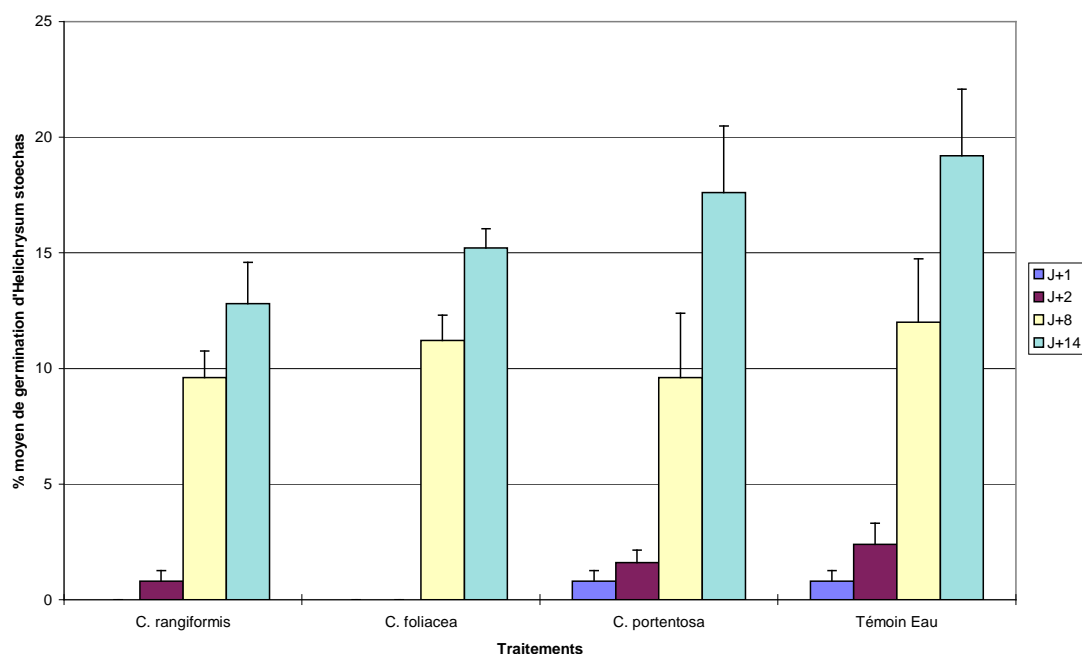


Figure 38 : Influence des extraits aqueux de trois *Cladonia* sur la germination des graines d'*Helichrysum stoechas*; Pourcentage moyen (+Standart Déviation) de graines germées après 14 jours de culture in vitro.

3.3. Effets d'extraits aqueux de trois *Cladonia* sur le développement de *Campylopus introflexus*.

Le suivi effectué in situ n'a pas montré d'influence des extraits lichéniques sur le tapis de *Campylopus introflexus*. La forme du tapis et la richesse spécifique (nombre d'espèces) mesurée sur les carrés n'ont pas changé.

Les photos 1 à 5 présentent des exemples in vitro de la reprise de filaments de *Campylopus introflexus* sous l'influence des extraits aqueux de *Cladonia*. Les mesures de la croissance des filaments issus des bourgeons (protonema) sont effectuées par ordinateur après les prises de vues par caméra numérique placée sur une loupe binoculaire.

Exemple 1 : vues par dessous la gélose.

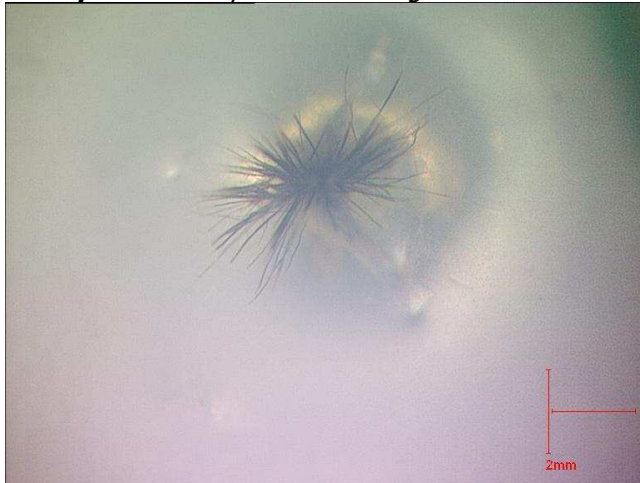


photo 1 : bourgeon à J+8 (échelle 2mm)

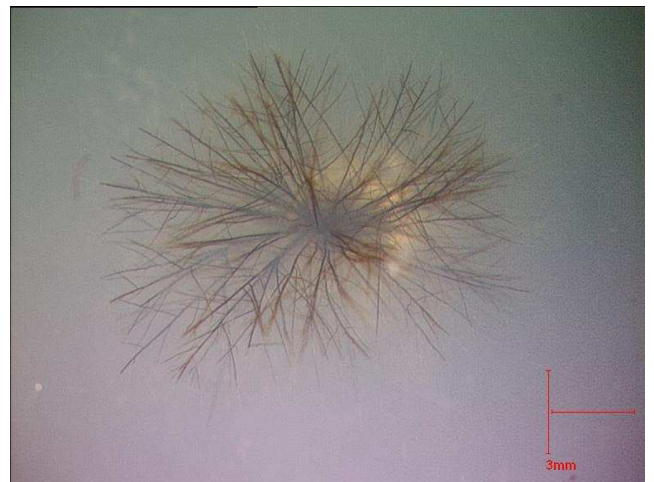


photo 2 : bourgeon à J+14 (échelle 3mm)

Exemple 2 : vues par dessus (autre bourgeon)



photo 3 : bourgeon à J+2 (échelle 2mm)



photo 4 : bourgeon à J+8 (échelle 2mm)



photo 5 : bourgeon à J+14 (échelle 4mm)

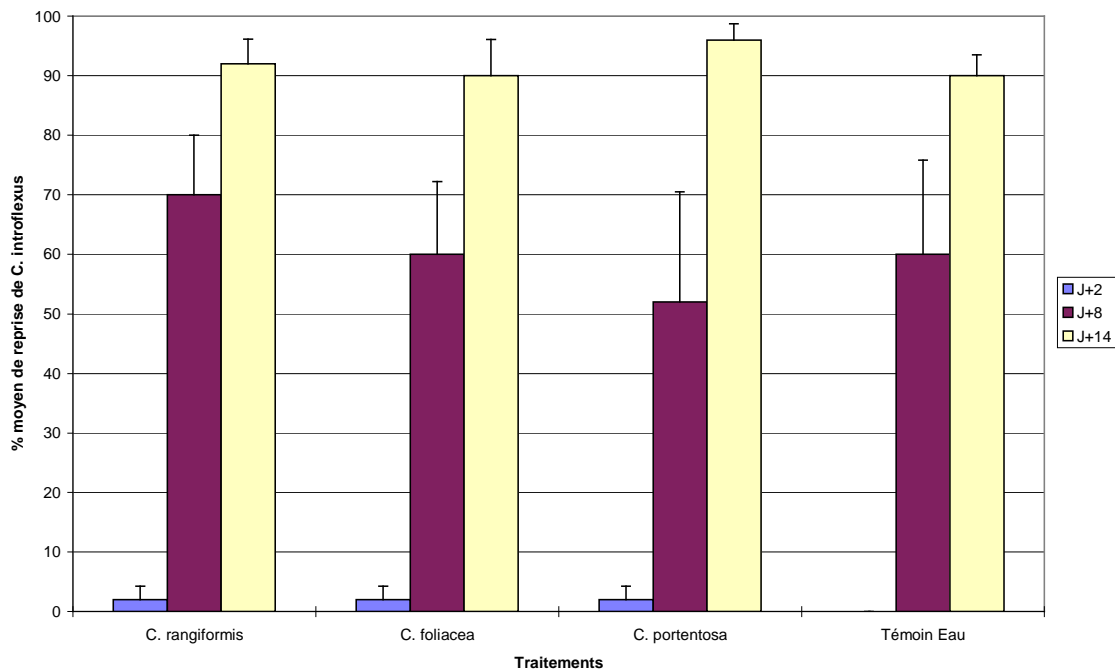


Figure 39 : Influence des extraits aqueux de trois Cladonia sur le développement potentiel de *Campylopus introflexus* ; Présentation du pourcentage moyen (n=5)+Standart Déviation de la reprise des bourgeons de *C. introflexus* après 14 jours de culture in vitro.

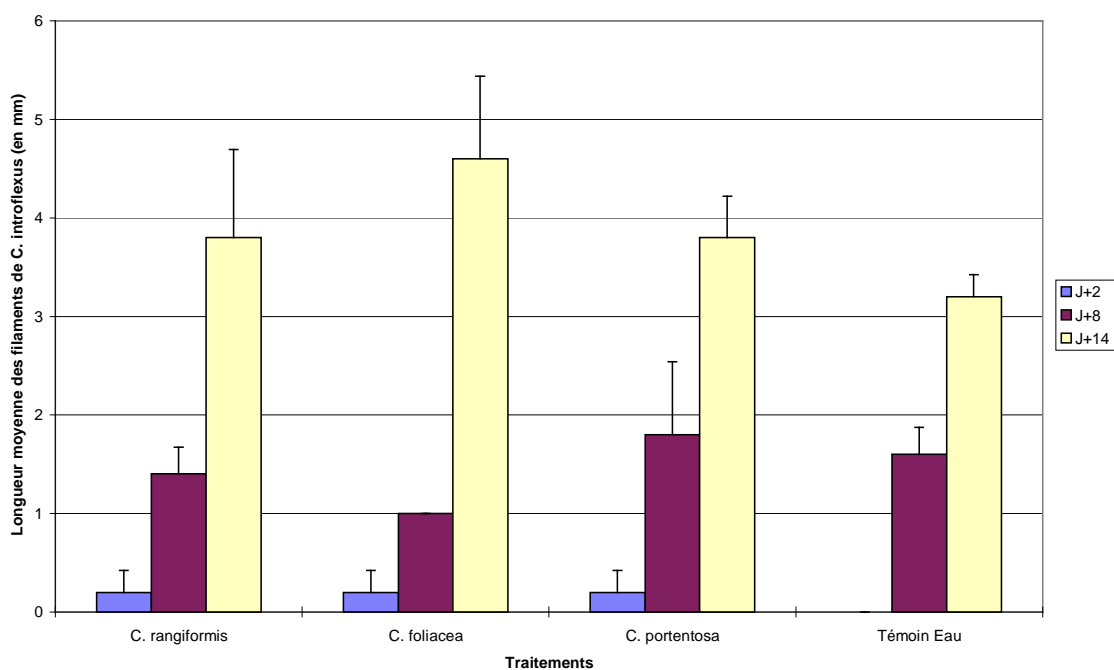


Figure 40 : Influence des extraits aqueux de trois Cladonia sur le développement potentiel de *Campylopus introflexus*; Présentation de la longueur moyenne des filaments (+Standart Déviation) issus des bourgeons de *Campylopus introflexus* après 14 jours de culture in vitro.

In vitro, *Campylopus introflexus* se développe dans la gélose par production de filaments à partir de la base du bourgeon et des pointes (poils) des feuilles (photos 1 à 5). Lors du premier jour d'observation (J+2), il n'y a pas eu de développement de filaments pour le témoin, mais ce retard est comblé lors de la deuxième mesure (J+8). Les taux de reprise par le développement de filaments (reproduction végétative) sont élevés (90 à 100%) après 14 jours (figures 39 et 40).

Les extraits aqueux de *Cladonia* semblent montrer une tendance à aider la reprise végétative des bourgeons de *Campylopus introflexus*. Les résultats des tests statistiques (ANOVA répétée dans le temps) pour ces deux analyses indiquent qu'il n'existe pas de différence significative entre les extraits utilisés et le témoin à l'eau après le test de Tukey ($P > 0,05$).

4. Discussion : Composition des extraits aqueux, rôle des substances lichéniques et interactions biotiques.

Les lichens produisent un grand nombre de métabolites secondaires parmi lesquels de grandes quantités d'acides lichéniques (LAWREY, 1986) comme ceux (composés apolaires) mis en évidence dans les extraits aqueux utilisés. Les résultats obtenus par Chromatographie sur Couches Minces (CCM) ont permis de connaître de manière rapide (test de routine) après un prélèvement de terrain, quels types de composés étaient susceptibles de se retrouver dans l'environnement immédiat du tapis de *Cladonia*. Le rendement de l'extraction à l'eau varie pour chaque *Cladonia* utilisé, mais il est resté faible, environ 1%. Avec une méthode d'extraction plus performante, BEZIVIN (2002) a montré que le taux de substance extractible est de 7,9% par rapport à la masse du lichen pour *Cladonia foliacea*. Cependant, il semble nécessaire de rester au plus près des conditions mésologiques (pluviolessivage). Ne possédant pas de témoin pour les acides perlatolique et ursolique recensés dans *Cladonia portentosa* (CULBERSON, 1969), leur présence dans l'extrait aqueux de ce *Cladonia* est suspectée mais non vérifiée. Pour MALICKI (1969), les acides lichéniques ont généralement une plus grande affinité (solubilité) pour un solvant organique que pour l'eau mais l'analyse confirme qu'ils peuvent être véhiculés dans l'environnement par l'eau de pluie. Les résultats obtenus montrent que les composés extraits à l'eau se retrouvent en grande partie dans la phase aqueuse après la phase de séparation (phase préliminaire à la CCM). Les extraits aqueux des trois *Cladonia* utilisés sont composés

en majorité des sucres (mannitol et arabitol, composés polaires). La présence de cette source de carbone a été largement décrite dans les études sur la nutrition des rennes et caribous (*Rangifer tarandus*) dans les écosystèmes arctiques (KERSHAW, 1976 ; HAAPASAARI, 1988 ; MANSEAU & AL., 1996), mais peu mentionné dans les études sur le phénomène d'allélopathie (GIORDANO & AL., 1997).

LAWREY (1995) a répertorié dans la littérature l'ensemble des effets allélopathiques des acides lichéniques, ils ont un rôle important de défense du lichen notamment vis à vis de l'herbivorie. Les résultats du test *in vivo* sur le tapis de *Campylopus introflexus* confirment qu'il est extrêmement difficile de montrer les effets allélopathiques dans les études sur le terrain (SEDIA & AL. 2003). De plus, les extraits aqueux de *Cladonia* utilisés lors des tests *in vitro* de germination de graines d'*Helichrysum. stoechas* et de reprise par développement végétatif de *C. introflexus* n'ont pas montré d'effet allélopathique, ils sont même susceptibles d'encourager la régénération de cette mousse. Plusieurs études montrent que l'action des substances lichéniques excrétées dans l'environnement sera limitée par la quantité produite ainsi que dans l'espace, seuls la végétation à proximité du tapis et les micro-organismes vivants en dessous seront sous l'influence des *Cladonia* (MALICKI, 1969 ; STARK & AL., 2003). Or, la teneur en acide usnique (mesurée sur *Cladonia convoluta*, valable pour *C. foliacea* : 0,92% par BEZIVIN (2002) et 1% par ZOPF (1908)) varie en fonction de l'âge du thalle, dépend de l'exposition du thalle au soleil (espèces photophiles) et il a tendance à s'accumuler dans les parties jeunes (BEZIVIN, 2002). LAWREY (1986) a suggéré que l'acide usnique a un rôle dans l'écosystème en régulant la décomposition (inhibition des bactéries décomposeurs au niveau du sol) et le cycle des nutriments. DAWSON & AL. (1984) ont indiqué que l'acide usnique et d'autres acides lichéniques sont mobiles dans le sol et contribuent de manière significative à la podzolisation. Dans les zones arides et semi-arides du Sahel, l'acide usnique est régulièrement utilisé comme amendement pour la culture (CAZENAVE & VALENTIN, 1989). Les communautés de micro-organismes dans le sol sont susceptibles d'utiliser les acides lichéniques comme une source de carbone (STARK & HYVARINEN, 2003). Plusieurs auteurs suggèrent que les lichens ont une influence négative sur les plantes supérieures en ayant un rôle de médiateur dans les changements de l'activité métabolique des micro-organismes du sol et des mycorrhizes (BROWN & MIKOLA, 1974 ; FISHER, 1979).

Ces observations et les résultats obtenus dans cette étude suggèrent que l'action des substances lichéniques est complexe et leur rôle dans les dynamiques de la végétation peut être double. Cependant, comme LONGTON (1992) l'a souligné, des connaissances restent à obtenir au niveau de la cinétique de décomposition des substances lichéniques dans l'environnement (durée de vie) et de leur mode d'action.

Les effets allélopathiques des acides lichéniques sont largement démontrés (LAWREY, 1995), ils dépendent du pH du sol, de la concentration en acide (notion de seuil) et de l'organisme (degré de tolérance) (GARDNER & MUELLER, 1981). La production de ces substances peut être considéré comme un trait biologique d'aptitude à la compétition (CORNELISSEN & AL., 2003). Les interactions biotiques, notamment pour l'occupation de l'espace (compétition indirecte), sont accentuées par le développement de large tapis (mats, weft) par les lichens et les mousses (RICE, 1979, 1984 ; DURING & VAN TOOREN, 1990). Ces phénomènes permettent d'expliquer la persistance d'un stade mature à *Cladonia* en dune fixée, où les fluctuations des conditions climatiques peuvent intervenir dans la dynamique végétale (SEDIA & EHRENFELD, 2003). Les extraits aqueux de *Cladonia* sont riches en sucres mais pauvres en acides, ils sont susceptibles d'être utilisés (régénération de filaments du protonéma de *Campylopus introflexus*,) et décomposés (champignons saprophytes et bactéries du sol) dans l'environnement, suggérant un phénomène de facilitation (CONNELL & SLATYER, 1977) au niveau de la communauté en étant une source de carbone facilement assimilable par de nombreux organismes.

Chapitre 2. Invasion et invasibilité des dunes grises face à la « mousse cactus », *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid.

1. Introduction

Les invasions biologiques sont considérées au niveau international comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité, juste après la destruction des habitats (MACNEELY & STRAHM, 1997). La « mousse cactus » (*Kaktusmoos* sensu Biermann) *Campylopus introflexus* est un des rares exemples de bryophytes invasives. Cette mousse s'est récemment étendue en Europe (Iles Britanniques, 1941 ; RICHARDS, 1963) et en Amérique du Nord (Californie, 1975), en dehors de l'hémisphère Sud (Nouvelle Zélande), sa zone originale de distribution (GRADSTEIN & SIPMAN, 1978). Depuis la seconde guerre mondiale, elle s'est implantée et s'est étendue dans l'ensemble de l'Europe de l'Ouest (GRADSTEIN & SIPMAN, 1978 ; VAN DER MEULEN & AL., 1987, EQUIHUA, 1991) formant des tapis denses (EQUIHUA, 1991). Elle a été recensée dans de nombreux pays européens dans les années 1960 (Pays Bas en 1963, BARKMAN & MABELIS, 1968 ; Belgique en 1966, JACQUES & LAMBINON, 1968 ; en Allemagne en 1967, BENKERT, 1971 ; et au Danemark, 1968, FRAHM, 1971). En France, elle a été mentionnée pour la première fois en 1954 par GIACOMINI (1955) puis STRÖMER (1958) dans le Finistère (Bretagne). Actuellement, elle est signalée dans diverses localités dans la partie septentrionale du pays. MULLER (2001) ne la mentionne que dans un seul département de la façade littoral atlantique, la Charente maritime. Aucun auteur ne mentionne sa présence dans les dunes atlantiques.

L'invasion de *Campylopus introflexus* est importante en raison de sa capacité à s'étendre agressivement, à l'aide d'une reproduction sexuée (production de propagules) et asexuée, à l'intérieur de nouveaux habitats (EQUIHUA, 1991 ; STIEPARAERE & JACQUES, 1995). *Campylopus introflexus* se développe dans des habitats variés sur substrat acide (MULLER, 2001), de préférence à basse altitude et sur des sols secs qu'ils soient non calcaire ou soumis à une décalcification et oligotrophes (VAN DER MEULEN & AL., 1987). Cette espèce est recensée fréquemment sur substrat humo-sableux remis à nu dans des pelouses sèches ou landes à bruyères (MULLER, 2001). Elle est adaptée à la sécheresse (GRADSTEIN & SIPMAN, 1978 ; EQUIHUA, 1991, STIEPARAERE & JACQUES, 1995). Elle se développe

au sein de groupements xérophiles à *Cladonia sp.* ainsi que sur tourbe humide (FRAHM, 1972 ; VAN DER MEULEN & AL., 1987 ; EQUIHUA & USHER, 1993). Son extension est favorisée par les perturbations au sein des communautés bryolichéniques en raison de la baisse de la pression de compétition engendrée par la mise de sol à nu (GRADSTEIN & SIPMAN, 1978 ; MAHEVAS & SIGNORET, 1999). Selon le système de *bryophyte life strategies* de DURING (1979), elle montre des caractéristiques de « colonist » dans la première phase d'invasion. Une fois établie, la mousse montre une stratégie de « perennial stayer » (VAN DER MEULEN & AL., 1987).

L'extension de *Campylopus introflexus*, au sein des communautés de mousses et lichens en dune fixée, a fait l'objet d'un suivi pendant trois années sur les sites d'étude. L'analyse des données vise à montrer :

- sa distribution sur la façade atlantique de la France et sa fréquence d'apparition au sein d'un observatoire,
- son comportement vis à vis des autres espèces,
- quels sont les facteurs environnementaux susceptibles d'être reliés avec les communautés envahies par *C. introflexus* (facteurs explicatifs)
- l'invasibilité des habitats de dunes littorales face à « la mousse cactus ».

2. Matériels et Méthodes

2.1 Analyse du phénomène d'invasion par *Campylopus introflexus*

Afin de rendre compte de la distribution de *Campylopus introflexus* sur la façade atlantique de la France, des relevés (inventaires ponctuels dans la zone atlantique) et les notes bibliographiques disponibles au laboratoire (Equipe Dynamique des Communautés, UMR6553) ont permis de compléter les données obtenues sur les carrés permanents de la zone d'étude.

2.2. Relevés d'espèces

Le plan d'échantillonnage décrit précédemment peut constituer un observatoire sur le littoral atlantique (85 relevés sur 1x1m de l'automne 2003). Un sous-échantillonnage est réalisé sur les carrés permanents situés en dune fixée et en arrière-dune fixée. La fréquence d'apparition de *Campylopus introflexus* est analysée sur les 62 relevés d'espèces.

2.3. Comportement de *Campylopus introflexus* sur carrés et lignes permanentes.

Afin de cerner le comportement au sein de la communauté, la présence et le recouvrement de *C. introflexus* ont fait l'objet d'une analyse diachronique de 2001 à 2003.

Le recueil des données (fréquence relative) est effectué sur 2 ans avec 1 relevé par an sur 6 carrés permanents.

En 2002, 3 lignes permanentes de 20cm sont placées sur une communauté en arrière dune fixée. La fréquence relative de *C. introflexus* (moyenne +/- déviation standard) est analysée à partir de relevés (tous les 1 cm) effectués sur 1 an avec 2 relevés par an (au printemps et à l'automne). Les données recueillies sont comparées par analyses statistiques (Analyse de Variance ANOVA, test de comparaison deux à deux de Tukey).

2.4. Mesure des paramètres environnementaux sur les relevés

12 paramètres environnementaux sont mesurés par relevé (n=62) des espèces de mousses et lichens. (voir tableau 20).

Six variables sont rattachées à la description des communautés de mousses et de lichens (6VE) :

- La *Richesse spécifique en mousses et lichens* (NbSp) correspond au nombre d'espèces présentes sur le carré de relevé.
- La *Hauteur* (Hauteur) correspond à la taille maximale mesurée pour la communauté d'espèces de mousses et de lichens (en cm).

La vitalité de la communauté est estimée suivant deux critères ;

- L'aspect d'un *tapis vieux* (Vieux) correspondant à la dominance d'espèces à stratégie « perennial stayer » (sensu During, 1979, van der Meulen & Al., 1987) exprimée en présence/absence.
- La *colonisation* (Colo) exprimée par la dominance d'espèces à stratégie « colonist » (sensu During, 1979).
- La présence de *Nostoc* (Nostoc) est notée (présence 1 / absence 0). Le Nostoc est une algue capable de fixer l'azote atmosphérique.
- Le *recouvrement des phanérogames* (P.S.) correspond à la fréquence relative mesurée, il permet d'estimer les interactions biotiques sur le tapis bryolichénique.

Tableau 20 : Variables environnementales (biotique et abiotique) mesurées sur les carrés permanents, utilisés dans l'Analyse Factorielle de Correspondances (CCA).

Variabes	Code pour CCA	Valeur	Description
Pourcentage Phanérogames	P.S.	0-10	Fréquence Relative mesurée sur C.P. transformée en Coefficients 0-10
Richesse spécifique	NbSp	1-12	Nombre d'espèce de mousses et lichens
Hauteur	Hauteur	1-10	Mesure de la hauteur maximale de la communauté (en cm)
Vitalité	Vieux	0-1	0 : jeune ; 1 : vieillissant
Colonisation	Colo	0-1	0 : non ; 1 : oui
Nostoc	Nostoc	0-1	Présence/absence
Pourcentage Sable nu	Sable nu	0-6	Fréquence Relative mesurée transformée en Coefficients 0-6
Débris de bois	DébrisB	0-1	Présence/absence
Perturbation Animaux	Ax	0-3	échelle 0 (pas) - 3 (fort) pour phénomène
Piétinement	Pieti.	0-3	échelle 0 (pas) - 3 (fort) pour phénomène
Autres Perturbations anthropiques	A.P.	0-3	échelle 0 (pas) - 3 (fort) pour phénomène
Indice de Perturbation	I.P.	0-9	Somme des valeurs des trois variables de perturbation

Six variables permettent de mesurer et caractériser le degré de perturbation (6VE) :

- Le *pourcentage de sable nu* (Sable nu) correspond à la fréquence relative de sable nu mesurée rapportée à un coefficient 1-10.
- Les *débris de bois* (DébrisB) affectent la surface du sol (création d'une litière, support pour épiphyte) et leurs décompositions en modifient les conditions physico-chimiques. La présence de ligneux en décomposition (aiguilles de pins, branche, écorce, tige, racine) est notée (0-1).
- Les intensités des perturbations engendrées par *les animaux* (Ax) (oiseaux, lapins, lièvres, sangliers par recherche de nourriture, grattage, dépôt de fèces, urine, labourage et zone de passage) sont évaluées sur l'aspect du tapis de mousses et de lichens sur une échelle de 0 à 3.
- Le *piétinement* (Pieti) correspond à l'évaluation de l'impact anthropique par passage piétonnier sur l'aspect du tapis de mousses et de lichens, il est évalué sur une échelle de 0 à 3 : (0 pas de piétinement), 1 (présence) à 3 (régulier fort).
- D'*autres perturbations* (A.P.) occasionnelles d'origines anthropiques (passage de véhicule à moteur, arrachage de piquets de C.P., présence de déchets...) ou éolienne (dépôt de sable massif, zone de

déflation, arbre tombé) mais à caractère accidentel (observé 1 fois depuis le début du suivi) pouvant affecter l'aspect du tapis de mousses et de lichens ont été évaluées sur une échelle de 0 à 3.

- L'*Indice de Perturbation* (I.P.) est obtenu par l'addition des coefficients affectés aux trois types de perturbations mécaniques relevées sur les zones de suivi : $I.P. = Pi\acute{e}ti + Ax + Autres$.

2.5. Analyses des données

Afin de mettre en évidence la présence de *Campylopus introflexus* au sein des communautés de mousses et lichens et d'examiner les relations entre les variables environnementales mesurées (12 VE) et les espèces de mousses et de lichens, 62 relevés (27 espèces) ont été analysés par Analyse Factorielle de Correspondance sous contraintes linéaires AFCvi=CCA (TER BRAAK, 1986).

3. Résultats

3.1. Distribution sur les dunes : constat sur le littoral atlantique

Le Tableau 21 et la figure 41 présentent la distribution de *Campylopus introflexus* sur la façade atlantique de la France. Les relevés et inventaires effectués lors de cette étude montrent la présence de *C. introflexus* dans la partie littorale de l'Ouest de la France, du Cap Erquy (R1) sur la côte nord de la Bretagne jusqu'au sud des Landes (I4, Seignosse), mais avec une plus grande fréquence d'apparition dans les parties sud du littoral (départements de Charente maritime, Gironde et Landes). Les relevés effectués sur les dunes non boisées du département de la Vendée (Pointe d'Arçay, 2003, dunes d'Olonne, 2001) n'ont pas montré la présence de la mousse cactus. Sur le littoral atlantique, cette espèce est présente dans des habitats variés, de la pelouse sèche oligotrophe dans les parties fixées de la dune non boisée et de la dune boisée, à des habitats de landes sèches à landes humides (landes atlantiques).

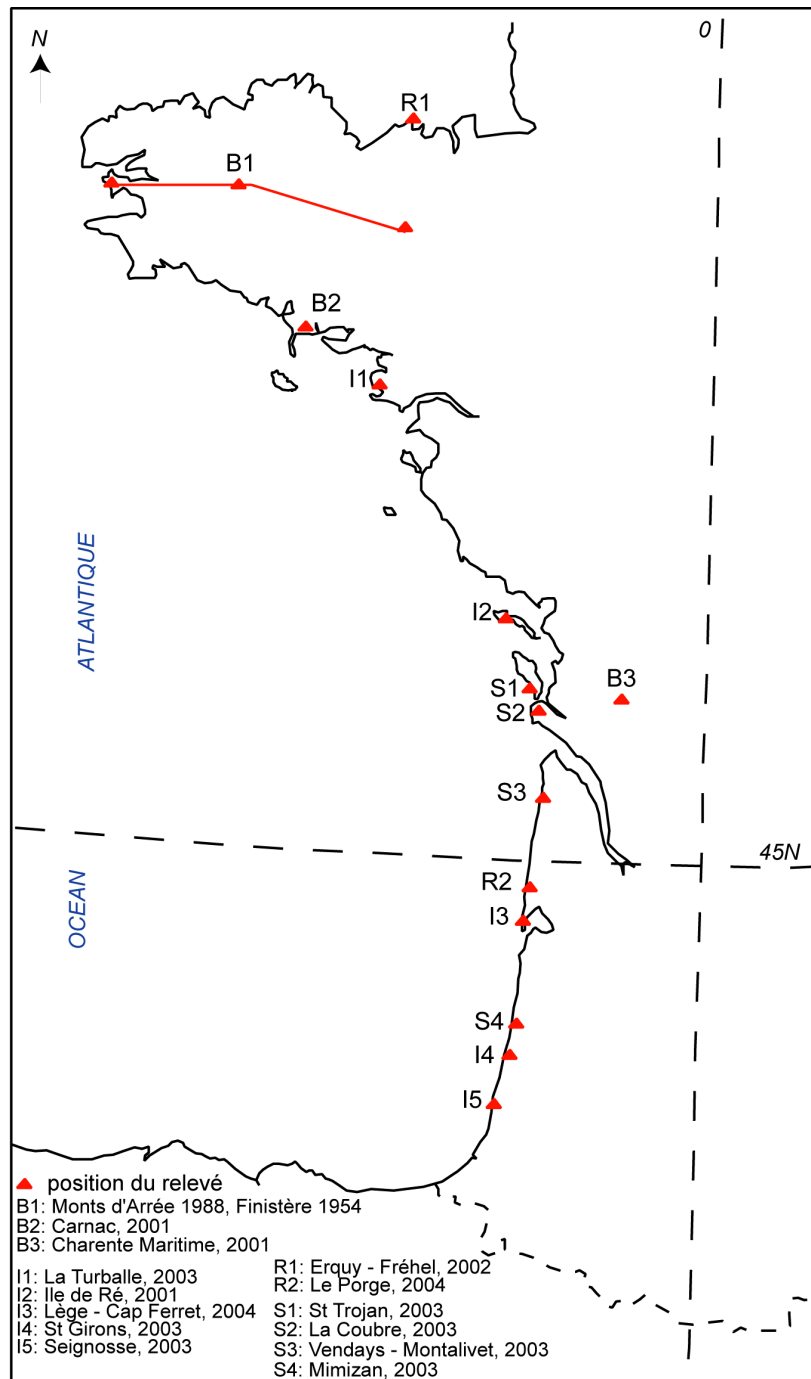


Figure 41 : Distribution de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid sur le littoral dans l'Ouest de la France, 02/2004, d'après relevés et références bibliographiques.
 Voir Tableau 21 pour explications.

La présence de *Campylopus introflexus* est analysée dans deux habitats de la dune non-boisée (de la dune fixée (DF) à l'arrière-dune fixée (ADF)). Il est recensé dans la communauté GC4 caractérisée par une diversité des *Cladonia*, et *Cladina* à thalle complexe fruticuleux. Il s'installe aussi dans la communauté GC5 caractérisée par des mousses acrocarpes (*Racomitrium canescens* et *Polytrichum juniperinum*). Ces deux communautés sont représentées par des espèces à stratégie « perennial stayer » (sensu During, 1992), espèces à stratégies vivaces compétitives et tolérantes au stress

recouvrant de larges surfaces mais dont les habitats sont soumis à de nombreuses perturbations. Dans l'ensemble des relevés effectués, les populations de *C. introflexus* ont été observées sur des surfaces variables (de quelques cm² à plusieurs dm²) formant un tapis dense de couleur vert olive foncé et gris, présentant de nombreux sporophytes (reproduction sexuée) mais aussi de nombreux bourgeons sur la tige se détachant au contact (caractère de reproduction végétative). Des observations ont montré des individus isolés ou en petite colonies (<5 cm²) présentant plusieurs sporophytes (3 à 5 sporophytes par tige feuillée).

Tableau 21 : Relevés et compléments bibliographiques sur l'invasion *Campylopus introflexus* sur la façade atlantique de la France, pour figure 52.

Lieu	Sigle sur Carte	Dpt.	Coordonnées (lat/long)	Date dernier relevé	Référence	Habitat
Caps d'Erquy et de Fréhel	R1	35	Zone Géographique	2002	Recensement, Jun	Dunes non boisées, landes bretonnes (lande sèche à lande humide)
Monts d'Arrée Finistère (dpt) Painpont (35)	B1	29	Zone Géographique	1988	Clément & Touffet, 1988 Giacomini, 1955 Strömer, 1958	Landes bretonnes, colonisation après incendie
Carnac	B2	56	47°30'N ; 3°O	2001	Gallet, 2001	Lande sèche à lande mésophile
La Turballe (dune de Pen Bron)	I1	44	47°19'N ; 2°30'O	2003	Inventaire, Jun	Dune non boisée et dune boisée
Ile de Ré (dune domaniale)	I2	17	46°2'N ; 1°5'O	2001	Inventaire, Jun	Dune non boisée et dune boisée
St Trojan (dune domaniale)	S1	17	45°49'N ; 1°14'O	2003	Suivi, Jun	Dune non boisée et dune boisée
La Coubre (RBD Pointe Espagnole)	S2	17	45°46'N ; 1°14'O	2003	Suivi, Jun	Dune non boisée et dune boisée
Charente-Maritime (dpt)	B3	17	Zone Géographique	2001	Muller, 2001	Espèce présente entre 11 et 100 localités dans le département (Muller, 2001)
Vendays-Montalivet (dune domaniale)	S3	33	45°19'N ; 1°9'O	2003	Suivi, Jun	Dune non boisée et dune boisée
Le Porge (dune domaniale)	R2	33	44°50'N ; 1°13'O	2004	Recensement, Jun	Dune non boisée et dune boisée
Lège - Cap Ferret (dune domaniale et Site de la Pointe CELRL)	I3	33	44°37'N ; 1°15'O	2004	Inventaire, Jun	Dune non boisée et dune boisée
Mimizan (dune domaniale)	S4	40	44°11'N ; 1°18'O	2003	Suivi, Jun	Dune non boisée et dune boisée
St Girons (dune domaniale)	I4	40	43°53'N ; 1°20'O	2003	Inventaire, Jun	Dune non boisée et dune boisée
Seignosse (dune domaniale)	I5	40	43°40'N ; 1°21'O	1999	Inventaire, Jun	Dune non boisée et dune boisée

3.2. Suivi diachronique des populations de *Campylopus introflexus*

Le tableau 22 présente la fréquence d'apparition de *C. introflexus* sur les carrés permanents (62 C.P.) situés dans les habitats de dune fixée (DF) et d'arrière dune fixée (ADF). Lors du dernier relevé à l'automne 2003, la présence de *C. introflexus* a été notée sur 4 sites (Saint-Trojan, Pointe Espagnole, Vendays, Mimizan) et 6 carrés permanents, sa fréquence d'apparition est de l'ordre de 10% (sur 62 C.P.). Ces observations montrent que la présence de *Campylopus introflexus* est faible mais tend vers une extension.

Tableau 22 : Fréquence d'apparition de *Campylopus introflexus* sur l'observatoire (de 2001 à 2003)

Date de relevé	Nombre de sites (n=8)	Nombre de Carrés Permanents	Fréquence d'apparition en % (n=62)
Automne 2001	3	4	6
Automne 2002	4	5	8
Automne 2003	4	6	10

La figure 42 présente les résultats du suivi diachronique sur les 6 carrés permanents de la fréquence relative (F.R.) de *Campylopus introflexus*. Elle montre que lorsque *C. introflexus* s'est installé sur un carré à une date, il persiste (sur 5 carrés/6) et sa fréquence relative augmente (3 carrés). Le maximum de recouvrement est observé pour le premier carré (12%). Dans les autres carrés sa fréquence relative est inférieure à 10% (5 carrés). Pour trois carrés, *C. introflexus* est seulement présente ou son recouvrement avoisine 1%. Sur les lignes permanentes, *C. introflexus* aurait tendance à augmenter son recouvrement par rapport aux autres espèces présentes (figure 43). De plus, 1 espèce de mousse pleurocarpe, *Hypnum cupressiforme*, faiblement représentée en début d'observation, a disparu des relevés à l'automne 2003. Ces observations, sur un temps très court (1 an), semblent montrer une bonne vitalité de *C. introflexus* et une capacité d'extension rapide, limitant le développement des autres espèces.

Les tendances observées ne sont pas confirmées par les analyses statistiques (pas de signification statistique des résultats par analyses de variance ANOVA).

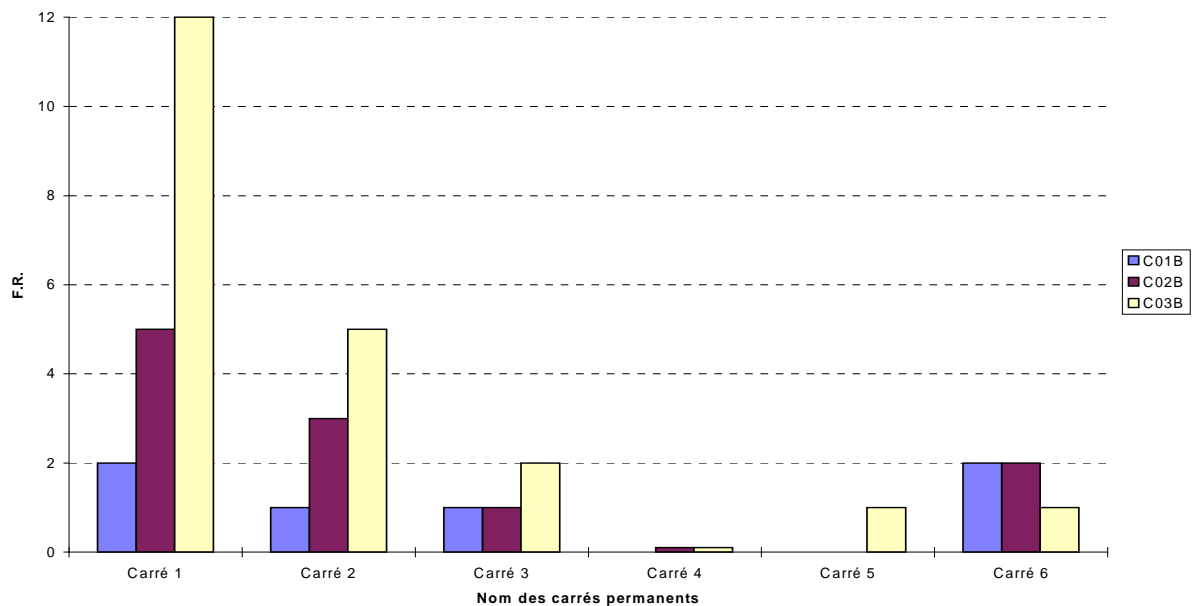


Figure 42 : Suivi de la fréquence relative F.R. de *Campylopus introflexus* sur six carrés permanents de l'observatoire à trois dates : 2001 (C01B temps de référence), 2002 (T+1, C02B), 2003 (T+2, C03B).

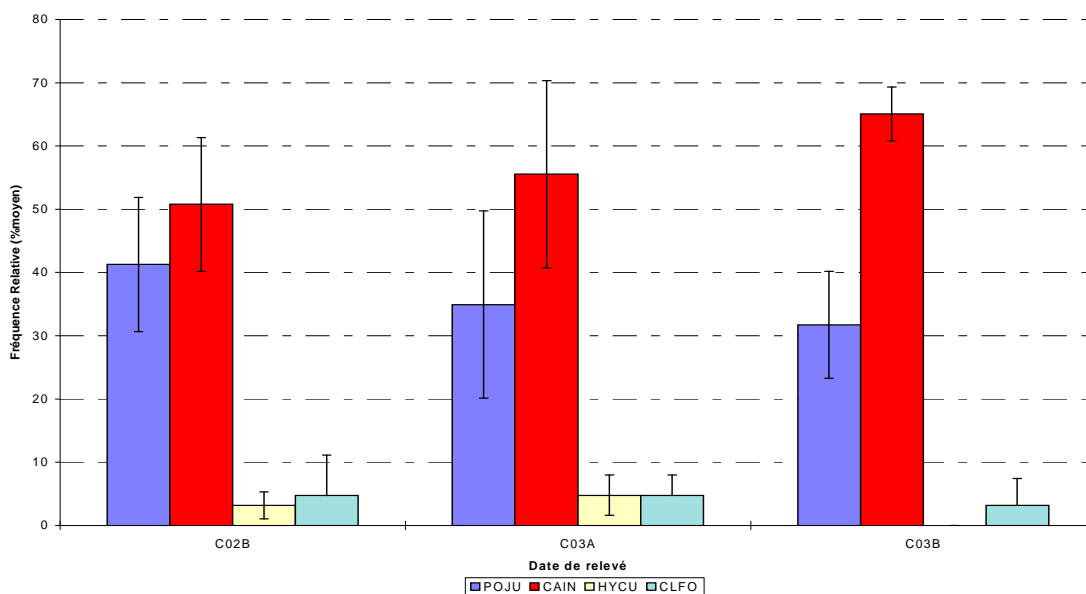


Figure 43 : Suivi Diachronique sur lignes permanentes (n=3) de la moyenne des fréquences relatives F.R. (+/- std dev.) des espèces de mousses et lichens sur 1 an à trois dates : automne 2002 (temps de référence, C02B), printemps 2003 (C03A), automne 2003 (C03B). pour les espèces, *POJU* : *Polytrichum juniperinum*, *CAIN* : *Campylopus introflexus*, *HYCU* : *Hypnum cupressiforme*, *CLFO* : *Cladonia foliacea*

3.3. Relations entre les variables environnementales et les espèces.

La figure 44 (A et B) présente les résultats de l'Analyse Factorielle de Correspondances (AFCvi=CCA). Les trois premiers axes représentent 71,5% de l'inertie. La longueur des vecteurs indique la relative importance de la variable environnementale dans la détermination des axes et, l'angle entre un vecteur et un axe est une mesure inverse de leur corrélation (TER BRAAK, 1986).

La hauteur, l'indice des perturbations, le pourcentage de sable nu sont les variables environnementales qui présentent de l'importance après le test de permutation ($p < 0,05$) de Monte-Carlo (Tableau 23), La hauteur et la présence de *Nostoc* sont déterminantes pour l'axe 1 (42,7%). Il exprime un gradient de rajeunissement au sein des communautés. La « colonisation » (Colo) et le pourcentage de sable nu (Sable nu) sont déterminants pour l'axe 2 (16,2%). Il exprime un gradient de distribution d'espèces en colonisation. Le piétinement et la hauteur sont déterminants pour l'axe 3 (12,6%). Il exprime une baisse des perturbations d'origine anthropique.

Les perturbations comme le piétinement (Piéti), le pourcentage de sable nu (Sable nu), l'impact des animaux (Ax) et l'intensité des perturbations (I.P.) sont des facteurs explicatifs pour *C. introflexus* qui s'individualise du nuage de points (fig. 43 A). Les lichens, notamment les espèces de *Cladonia* et *Cladina* se développant en hauteur (thalle fruticuleux complexe) sont les plus soumis aux perturbations qui ouvrent la couverture végétale (% de sable nu en hausse). C'est dans ses communautés où les mousses sont peu représentées (4 autres espèces, surtout *Hypnum cupressiforme*) que *C. introflexus* est le plus présent.

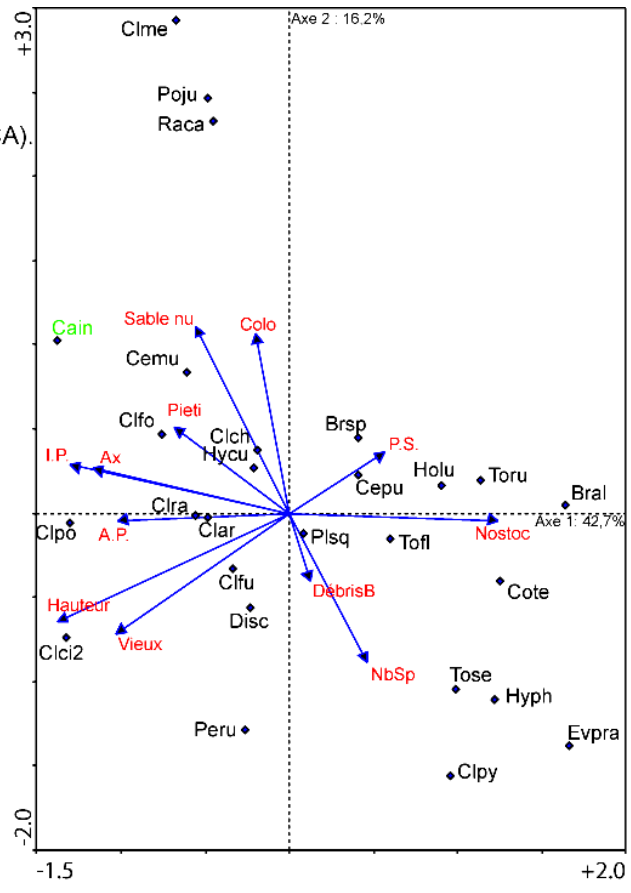
4. Discussion Statut de *Campylopus introflexus* et invasibilité des écosystèmes.

4.1. Distribution de *Campylopus introflexus*

Campylopus introflexus a montré les caractéristiques d'une espèce à stratégie « colonist » (sensu DURING, 1992), elle est pionnière et à une expansion rapide. EHLER (1998) définit une invasion biologique comme l'expansion géographique d'une espèce dans une région qu'elle n'a jamais occupée. L'analyse de la distribution et du comportement de *C. introflexus* (mousse néophyte) suggère l'idée du phénomène d'invasion dans différents habitats représentés sur l'ensemble de la façade atlantique de l'Europe.

Figure 44 : Relations entre les variables environnementales (12VE) et les espèces (27sp) de mousses et lichens présentes en DF et ADF (62 C.P.) dans les axes de l'AFCvi (=CCA). voir tab. 2 et 3 pour la signification des codes des espèces.

A : CCA axes 1x2



B : CCA axes 1x3

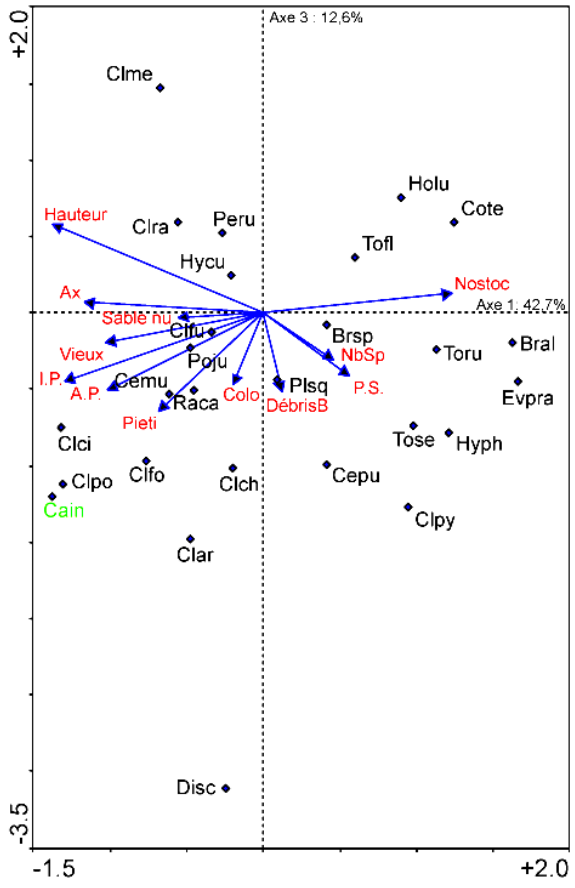


Tableau 23 : Taux d'importance des facteurs environnementaux de perturbation reliés aux 27 espèces de mousses et lichens des 62 Carrés Permanents en DF et ADF, après le test de permutation de Monte-Carlo. P < 0,050 est la marge d'importance choisie pour le test.

Paramètres	P	F
Hauteur	0,005	4,75
I.P.	0,005	4,18
Sable nu	0,040	1,94
Colo	0,105	1,52
Vieux	0,190	1,37
Nostoc	0,240	1,28
DébrisB	0,115	1,40
A.P.	0,355	1,15
P.S.	0,300	1,10
Ax	0,550	0,88
NbSp	0,720	0,74

La cartographie de la distribution (fig.40) de *Campylopus introflexus* montre que cette espèce est progressivement présente sur le littoral atlantique de la France, dans les communautés de mousses et de lichens des dunes littorales non boisées mais uniquement dans les parties fixées (dune fixée et arrière dune fixée). Elle s'insère dans une formation végétale basse de type pelouse rase à *Helichrysum stoechas* dominante et Poacées, *Corynephorus canescens* et *Koeleria albescens* sur sols secs oligotrophes (« Dunes grises », code Habitat 2130).

L'invasion des dunes par cette espèce aurait peut-être débutée par les parties boisées. Dans une étude faisant l'inventaire des types de stations forestières des dunes littorales d'Aquitaine, SAVOIE (1990) mentionne la présence de *Campylopus atrovirens* comme rare dans les dunes littorales boisées. D'après l'auteur, cette espèce est présente en arrière-dune fixée dans une formation végétale de lande sèche (*Erica cinerea*, *E. scoparia*, *Calluna vulgaris*) boisée (*Pinus pinaster*) mais présentant de fortes contraintes (secteur les plus oligotrophes, pH 0-5cm très acide entre 4,2 et 5,3) en compagnie de lichens du genre *Cladonia*, *C. impexa* (= *C. portentosa*), *C. pyxidata* et d'autres mousses *Hypnum cupressiforme* var. *ericetorum*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum juniperinum*, *P. formosum*, *Leucobryum glaucum*. Il le définit au sein d'un groupe écologique regroupant des espèces mésophiles à xérophiles des milieux très oligotrophes caractéristiques des secteurs peu évolués de dunes modernes (sol peu évolué et peu humifère). Des relevés effectués récemment permettent de confirmer que cette espèce a dû être confondue avec *Campylopus introflexus* (voir carte et tableau, R2, début 2004). Or, ce type de station est très commune dans toute la région des dunes d'Aquitaine (landes à Pinède avec deux variantes à *Quercus ilex* et *Quercus suber*), mais plus fréquente dans la moitié ouest du massif dunaire (SAVOIE, 1990).

L'installation et l'extension de *Campylopus introflexus* ont été étudiées dans l'ensemble de l'Europe de l'Ouest (GRADSTEIN & SIPMAN, 1978 ; VAN DER MEULEN & AL., 1987, EQUIHUA, 1991). La mousse cactus tend à former des tapis denses (EQUIHUA, 1991) dans les habitats de landes riches en *Cladonia*. Pour la zone biogéographique atlantique de la France, une grande partie des paysages est susceptible d'être concernée.

Les espèces de *Cladonia* présentes sur la dune sont également recensées dans les habitats de landes de la façade atlantique de l'Europe au sein des communautés de mousses et de lichens sur sol secs oligotrophes, notamment *Cladonia portentosa*, caractéristique du secteur biogéographique atlantique

et dominant dans les landes atlantiques (GILBERT, 2000), mais aussi *Cladonia mediterranea*, typique du secteur méditerranéo-atlantique et caractéristique des stades de dégradation du *Quercetea Ilicis* sur sol siliceux (DES ABBAYES, 1959). L'étude des communautés bryolichéniques permettent de compléter les connaissances sur la distribution de la mousse invasive, *C. introflexus*, dans l'ensemble de ces habitats de l'Europe de l'ouest soumis à de nombreuses perturbations (VAN DER MAAREL & USHER, 1997).

Les résultats obtenus permettent de constater l'invasion par *Campylopus introflexus* (en terme d'espace). Quatre phases sont généralement observées dans les cas d'invasions biologiques (EHLER, 1998) : l'arrivée, l'établissement, l'expansion et l'intégration dans la région réceptrice. Les résultats présentés permettent de montrer que le phénomène d'invasion par *C. introflexus* dans les dunes littorales est dans la phase d'expansion. Mais, peu d'études (VAN DER MAAREL & AL., 1987, EQUIHUA, 1991) permettent d'évaluer les conséquences de l'invasion sur le fonctionnement des communautés et des écosystèmes sur le long terme. L'observatoire mis en place doit permettre de mettre en évidence son rôle et son intégration au sein des habitats.

4.2. Invasibilité des habitats

De nombreuses perturbations (surtout ayant une action mécanique) affectent ponctuellement ou de manière récurrente les habitats et communautés de dunes fixées. Les analyses effectuées sur les carrés montrent que l'indice des perturbations (I.P.) est un facteur environnemental explicatif pour la présence de *Campylopus introflexus* (Tab.23) au niveau des communautés de dunes fixées et d'arrières dunes fixées dominées par les lichens du genre *Cladonia*. ELTON (1958) a suggéré que les communautés complexes sont plus stables que les simples. Une importante diversité a été observée au sein des communautés de mousses et lichens, elles devraient bien résister à l'invasion. Cependant l'invasion constatée pose la question de la vulnérabilité de l'écosystème (sensu PRESSEY & AL. 1996, PRESSEY & TAFFS, 2001) et des facteurs d'invasibilité (sensu DAVIS & AL. 2000) au niveau des communautés de mousses et lichens des habitats des dunes littorales et des landes atlantiques.

Ces habitats ont des caractéristiques communes de contraintes (oligotrophie, acidité, sécheresse) et de perturbations (sensu GRIME, 1977). Les perturbations facilitent les invasions en éliminant ou réduisant la couverture ou la vigueur des espèces compétitives (HOBBS, 1989, D'ANTONIO, 1993).

L'utilisation des ressources baisse en cas de perturbation. Or, l'invasibilité est liée à la disponibilité des ressources qui est fluctuante au niveau des communautés végétales (DAVIS & AL., 2000). Le piétinement (perturbation anthropique) fractionne les individus de grande taille et met temporairement le sable à nu, il semble favoriser les espèces colonisatrices et notamment l'invasion de *C. introflexus* dans les communautés de lichens (*Cladonia* à thalle fruticuleux complexe) des dunes littorales.

La capacité à réaliser une reproduction sexuée et asexuée est un facteur d'invasibilité (REJMANEK, 1999). Les observations de la vitalité de *Campylopus introflexus* dans l'effort de reproduction sexuée suggère l'hypothèse d'un phénomène d'hybridation dans les mécanismes d'invasion des communautés bryolichéniques. L'hybridation est un phénomène commun chez les plantes (EHLER, 1998) et l'hybridation entre une espèce invasive et une espèce « native » peut conduire à l'extinction de l'espèce native (SAKAI & AL., 2001). SMITH (1978) a mentionné la possibilité de production de sporophytes hybrides entre deux espèces « natives » de *Campylopus* : *C. fragilis* x *C. padaxus*.

De part, sa capacité à coloniser de nouveaux habitats (RICHARDS, 1963) et du fait qu'elle possède une plus grande plasticité écologique que *Campylopus pilifer* = *C. polytrichoides* espèce indigène des habitats de landes (RICHARDS, 1963 ; GRADSTEIN & SIPMAN, 1978, EQUIHUA, 1991), *Campylopus introflexus* est susceptible de s'hybrider avec des espèces proches (espèces du même genre) et par conséquent d'être présente dans différents habitats. Le recensement des espèces du genre *Campylopus* (indigène de la flore française) savère essentiel pour estimer sa probable progression. Les données bibliographiques disponibles (TOUFFET, 1999 pour la Bretagne, CAMUS & CHARRIER, 1911, pour la Vendée, PIERROT, 1980 pour la partie Centre-Ouest de la France) recensent 7 autres espèces du genre *Campylopus* dans le secteur étudié : *C. atrovirens* de Not., T.R. sur les rochers siliceux humides et dans les landes tourbeuses et les tourbières, *C. brevopilus* Br. eur sur sol tourbeux dans les landes humides, *C. polytrichoides* De Not., sur rochers siliceux en landes (espèce la plus proche de *C. introflexus* d'après FRAHM, 1988). *C. flexuosus* (Hew.) Brid. dans les bois siliceux et landes ; *C. fragilis* (Bid.) B.S.G. en landes et sur talus. *C. pyriformis* (Schultz) Brid. sur les souches pourrissantes après coupe et *C. subulatus* en landes.

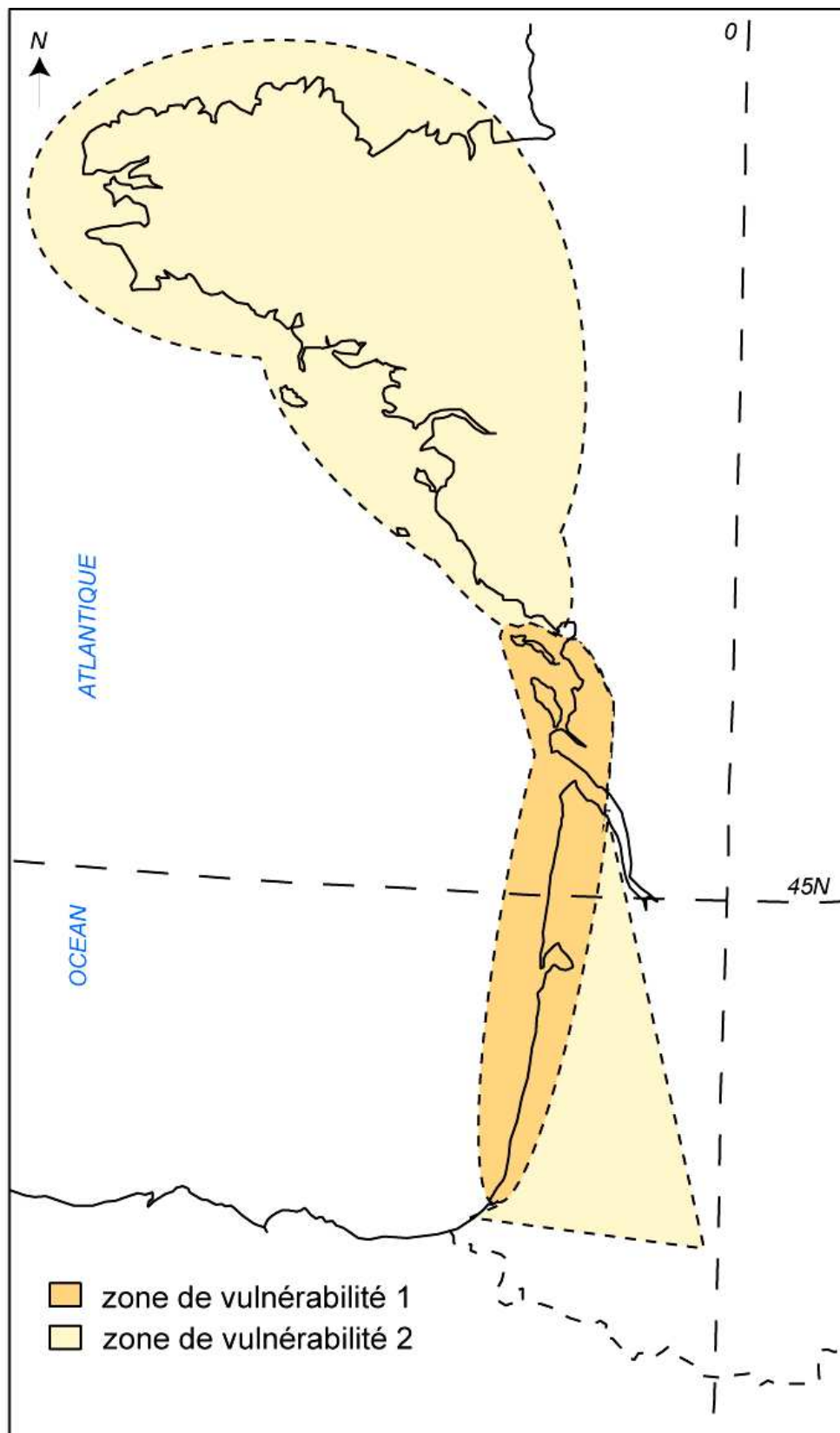


Figure 45 : Vulnérabilité des habitats du littoral atlantique de la France face à *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. mousse invasive au 02/2004.

Les écosystèmes modifiés par l'homme apparaissent plus réceptifs aux espèces étrangères que les écosystèmes non perturbés (SANDLUND & AL., 1999). Les landes atlantiques européennes sont soumises (accidentellement et par mode de gestion) aux phénomènes d'incendies (CLEMENT & TOUFFET, 1988, GALLET, 2001). La forêt des Landes de Gascogne (1Mha) est une mosaïque d'agrosystèmes dérivant de l'utilisation historique des landes atlantiques par l'homme. La plantation massive de pin (*Pinus pinaster*) et sa technique de production (rotation forestière sur 60 ans avec coupe rase), implique l'homme dans la dynamique et le fonctionnement des écosystèmes (rajeunissement) par les perturbations occasionnées (pratiques de gestion) au niveau des communautés végétales de ces milieux (EQUIHUA, 1991). La prise en compte de ces facteurs ainsi que les changements globaux (eutrophisation, acidification) affectant l'invasibilité de ces habitats (DUKES & MOONEY, 1999), permettent de cartographier les habitats de la façade ouest de la France en deux zones de vulnérabilité (sensu PRESSEY & AL., 1996, PRESSEY & TAFFS, 2001), présentées dans la figure 44.

- Une zone de vulnérabilité 1, où l'invasion de *C. introflexus* est constatée avec une fréquence d'apparition forte dans les relevés (inventaire, présence/absence) au niveau des habitats bryolichéniques (mesurée lors de cette étude), cette zone correspond à la partie sud du littoral (dunes boisées et non boisées de la Charente-Maritime, de la Gironde et des Landes),
- et une zone de vulnérabilité 2, où l'invasion de *C. introflexus* est constatée ponctuellement et/ou à confirmer. Cette zone regroupe un ensemble d'habitats, la partie non littorale (landes atlantiques) du massif forestier des Landes de Gascogne et la partie littorale (dunes littorales et landes maritimes) et intérieure (landes atlantiques) de la région Bretagne et des départements de la Loire-Atlantique et de la Vendée.

Synthèse et Conclusion de la troisième partie

Dans une communauté coexistent des espèces entre lesquelles s'établissent de nombreuses interactions. L'analyse des mécanismes participant à la stabilisation du milieu (fixation du sable par la végétation) met en évidence que de nombreuses interactions biotiques sont susceptibles d'expliquer la structure du tapis bryolichénique dans les parties fixées de la dune. L'analyse qualitative de la composition chimique d'extraits aqueux de trois *Cladonia* indique que les lichens produisent des métabolites secondaires (acides lichéniques et sucres) pouvant être véhiculés par l'eau et que leur effets peuvent être double au niveau de la communauté. Ils peuvent être responsables d'un phénomène d'allélopathie (compétition directe). Le développement des *Cladonia* sous la forme de larges tapis occupant l'espace est susceptible d'accroître les interactions biotiques interspécifiques (compétition indirecte par interférence). Les substances lichéniques sont susceptibles d'être utilisées et décomposées dans l'environnement immédiat du tapis par de nombreux organismes. Par conséquent les lichens prennent une part importante dans les processus de maturation de l'écosystème. De part leur zonation spatiale précise, leurs organisations (densité des populations) et leurs possibles rôles dans l'écosystème, les communautés à lichens terricoles (ici *Cladonia* et *Cladina*) peuvent être considérés comme des espèces clés de voûte (sensu ARONSON & AL., 1995) dans le fonctionnement des communautés végétales des parties fixées des dunes.

L'analyse de la distribution et du comportement de *Campylopus introflexus* suggère l'idée du phénomène d'invasion dans différents habitats représentés sur l'ensemble de la façade atlantique de l'Europe. La vitalité et l'extension rapide de cette mousse néophyte posent la question de la vulnérabilité des habitats et des communautés bryolichéniques soumis à de fortes perturbations notamment d'origine anthropique. Les conséquences de cette invasion sur la structure des communautés et le fonctionnement de l'écosystème doivent faire l'objet d'études complémentaires.

Conclusion : Typologie fonctionnelle, bioindication et gestion de la dune littorale

La gestion des dunes littorales atlantiques passe par l'identification d'indicateur du milieu et le suivi d'espèces dont les dynamiques permettent d'évaluer les modifications de l'écosystème (FAVENNEC ET COLL, 1996 ; FAVENNEC, 1997, 1999).

D'après l'approche de « Landscape Ecology » (FORMAN, 1981), des écosystèmes peuvent être spatialement regroupés en unités structurales qui se répètent de façon similaire au sein d'un paysage (FORMAN & GODRON, 1981). Un changement de paysage peut se traduire par un changement dans les limites ou la nature d'une unité structurale. L'analyse du paysage par l'approche symphytosociologique (GEHU, 1973 ; GEHU, 1997) montre que les dunes non boisées du littoral atlantique répondent à la définition d'écocomplexe (BLANDIN & LAMOTTE, 1985), concept qui évoque la nature écologique (spatiale, temporelle, relationnelle) d'assemblages d'écosystèmes. C'est la combinaison d'une structure et d'un fonctionnement propre, issus d'une histoire particulière qui fonde la réalité d'un écocomplexe (BLANDIN, 1986).

La revue bibliographique effectuée par BLANDIN (1986) montre de manière exhaustive l'utilisation des bioindicateurs dans le diagnostic des systèmes écologiques. En milieu terrestre, CLEMENTS (1928) fut le premier à développer une vue d'ensemble de l'utilisation des plantes comme indicateurs. L'utilisation d'indicateurs écologiques peut se faire à deux échelles bien distinctes. A l'échelle de l'écocomplexe, les indicateurs ont pour fonction l'évaluation de la complexité structurale, de la diversité biocénotique, la mise en évidence de gradients de pollutions ou de transformations affectant l'ensemble d'un territoire. A l'échelle de l'écosystème, les indicateurs peuvent servir soit à un diagnostic purement typologique, soit à la mise en évidence de perturbations dont l'intensité peut éventuellement être appréciée. Ce sont les groupements d'espèces qui, par leur composition, sont les mieux à même d'informer sur l'ensemble des conditions mésologiques (GUINOCHET, 1973 ; OZENDA, 1982). Ces travaux mettent en

évidence la différence entre une espèce caractéristique qui se trouve dans un type de groupement déterminé et une espèce indicatrice d'un facteur du milieu. Cependant, dans la mesure où un groupement est lié à des conditions écologiques déterminées, des espèces caractéristiques sont par conséquent de bonnes indicatrices de ces conditions (OZENDA, 1982). Des espèces qui ont les mêmes exigences écologiques se rencontrent fréquemment ensemble, ce qui permet de définir des groupements de mousses et lichens comparables aux groupements de plantes vasculaires (BARKMAN, 1958).

L'analyse des patrons de distribution de la végétation sur la zone d'étude, le long d'un transect allant de la plage à la frange forestière, montre que les mousses et lichens se distribuent en cinq communautés à stratégies de vie identifiables par leurs traits biologiques ainsi que leur relation significative avec certains paramètres pédologiques. La position de chaque groupe dans certaines parties de dunes semblent traduire des modifications dans la composition chimique de la couche superficielle du substrat par la mise en évidence des gradients trophique, d'acidification et de décalcification de la plage à la dune boisée.

Le « biomonitoring » est un suivi dans le temps de l'état de la végétation. Il consiste dans l'utilisation des réponses d'individus ou d'associations de plantes à plusieurs niveaux d'organisation biologique afin de détecter ou de prédire les changements de l'environnement et de suivre son évolution. L'idée de biomonitoring est apparue à la fin du 19^{ème} siècle quand NYLANDER (1866) a utilisé l'abondance des lichens pour mesurer les effets de la pollution atmosphérique. Les différents aspects des concepts de biomonitoring ont été résumés par ARNDT & AL. (1987) et ARNDT (2000) divisant la bioindication entre des indicateurs « reactive » (sensibilité) et « accumulative » (potentiel d'accumulation).

Il existe plusieurs différences dans les approches selon les organismes utilisés ; les organismes-test sont utilisés dans les essais toxicologiques, les approches « actives » (cultures d'organismes et utilisation standardisée) ou « passives » (plantes des sites naturels utilisées in situ), et les indicateurs écologiques qui renseignent sur l'état de l'écosystème.

La terminologie a été modifiée récemment et marquent des distinctions (GARREC & VAN HALUWYN, 2002 ; FALLA & AL., 2000) :

Les bioindicateurs (reactive or response indicators) sont des plantes (individus) présentant des symptômes visibles (nécroses, perturbations physiologiques...).

Les biosenseurs ou biomarqueurs (biomarkers) réagissent à la présence d'un polluant avec des effets cachés (la détection des effets se fait par observation en utilisant des techniques microscopiques et physiologiques)

Les bioaccumulateurs (accumulative indicators) sont en général des organismes qui peuvent accumuler les polluants (gaz ou particules) dans ses tissus (ou à la surface).

L'indicateur écologique (biointegrator sensu GARREC & VAN HALUWYN, 2002) est un concept qui base son étude au niveau des populations ou des communautés. Les changements de composition spécifique, d'apparition ou disparition d'espèces et les changements de densité renseignent sur l'état de l'écosystème. Ce concept a été précédemment développé par BLANDIN (1986) dans la définition des « végétaux sentinelles » qui « par ses caractéristiques qualitatives et/ou quantitatives témoignent de l'état d'un système écologique et qui par des variations de ces caractéristiques, permettent de détecter d'éventuelles modifications de ce système ». Deux grands types de méthodes ont été appliquées aux mousses et lichens, des méthodes qualitatives basées sur la présence/absence d'organismes et quantitatives conduisant à la définition d'indices (VAN HALUWYN & LEROND, 1993). Récemment, la cartographie de la diversité lichénique est utilisée au niveau européen comme un indicateur de la qualité de l'environnement (ASTA & AL., 2002).

Bien que s'établissant fréquemment dans des milieux extrêmement défavorables, les lichens exigent pour se développer, des conditions écologiques très strictes (CLAUZADE ET RODON, 1966). Ceci explique qu'il existe des rapports étroits entre la végétation bryolichénique d'une station déterminée sur la dune non boisée et les caractères écologiques de celle-ci, ce qui permet d'utiliser les communautés de mousses et lichens comme indicateurs écologiques. L'utilisation des traits biologiques est importante pour définir les stratégies de vies des espèces et des communautés permettant une typologie fonctionnelle des habitats (LAVOREL & AL., 2002). Les résultats obtenus dans cette étude montrent que les communautés bryolichéniques terricoles permettent d'effectuer une typologie de l'écosystème « dune littorale » et d'évaluer ses états dynamiques. Les différentes communautés mises en évidence reflètent trois états de stabilité.

L'approche diachronique par le suivi des communautés de mousses et de lichens, ainsi que les relations entre les analyses de sol et les espèces et certains traits communs de réponse des espèces aux perturbations, suggèrent que la structure des communautés et les mécanismes participant à la

fixation du milieu sont reliés aux conditions abiotiques du milieu (oligotrophie, pédogenèse, saupoudrage), qui varient en fonction du temps, aux stratégies de vie des espèces et aux perturbations.

L'analyse des interactions biotiques au sein des communautés confirme que les lichens prennent une part importante dans les processus de maturation de l'écosystème. De part leur zonation spatiale précise, leurs organisations et leurs possibles rôles dans l'écosystème, les communautés bryolichéniques terricoles peuvent être considérés comme des espèces clés de voûte (sensu ARONSON & AL., 1995) dans le fonctionnement des parties fixées de la dune littorale dénommées « dunes grises », milieux prioritaires de la Directive européenne Habitats. Les résultats obtenus peuvent contribuer à obtenir un diagnostic écologique sur les dunes et rendent possible des décisions de gestion du milieu.

Les connaissances acquises lors de cette étude confirment l'intérêt de l'utilisation des mousses et lichens pour le gestionnaire. Elles sont complémentaires de celles obtenues pour les phanérogames par DESPEYROUX (1984), DUFFAUD (1996) et LEMAUVIEL (2002), pour les champignons par COURTECUISSÉ (1978, 1997) et GUIMBERTEAU (1997), pour les invertébrés par DAUPHIN & AL. (1997, 2002). Il est suggéré au gestionnaire de définir un Indice Biologique Global permettant la surveillance de l'état de l'écosystème, ainsi que la mise en place d'un Observatoire suivant un plan d'échantillonnage d'un grand nombre de placettes permanentes dans un réseau de sites.

En complément des réflexions sur l'évaluation de l'état de conservation de l'écosystème (FEVRIER, 2002, DUFFAUD, 2002, DIENG, 2002) initiées par le gestionnaire, un Indice Biologique Global est proposé. Cette évaluation de l'état de la composante biologique peut être basée sur la somme de six indicateurs intégrant des échelles d'observations différentes : phanérogames IP, mousses-lichens IML, champignons IC, invertébrés Iinv, mammifères IM, oiseaux IO ;

$$IBG = \Sigma \text{ de IP IML IC Iinv IM IO}$$

Deux schémas présentent une synthèse des résultats obtenus dans l'étude des dynamiques des communautés bryolichéniques en système non perturbé (figure 45) et en système perturbé (figure 46). Les mousses et lichens nous renseignent sur le fonctionnement des dunes par leur distribution, et leurs capacités de résistance aux perturbations.

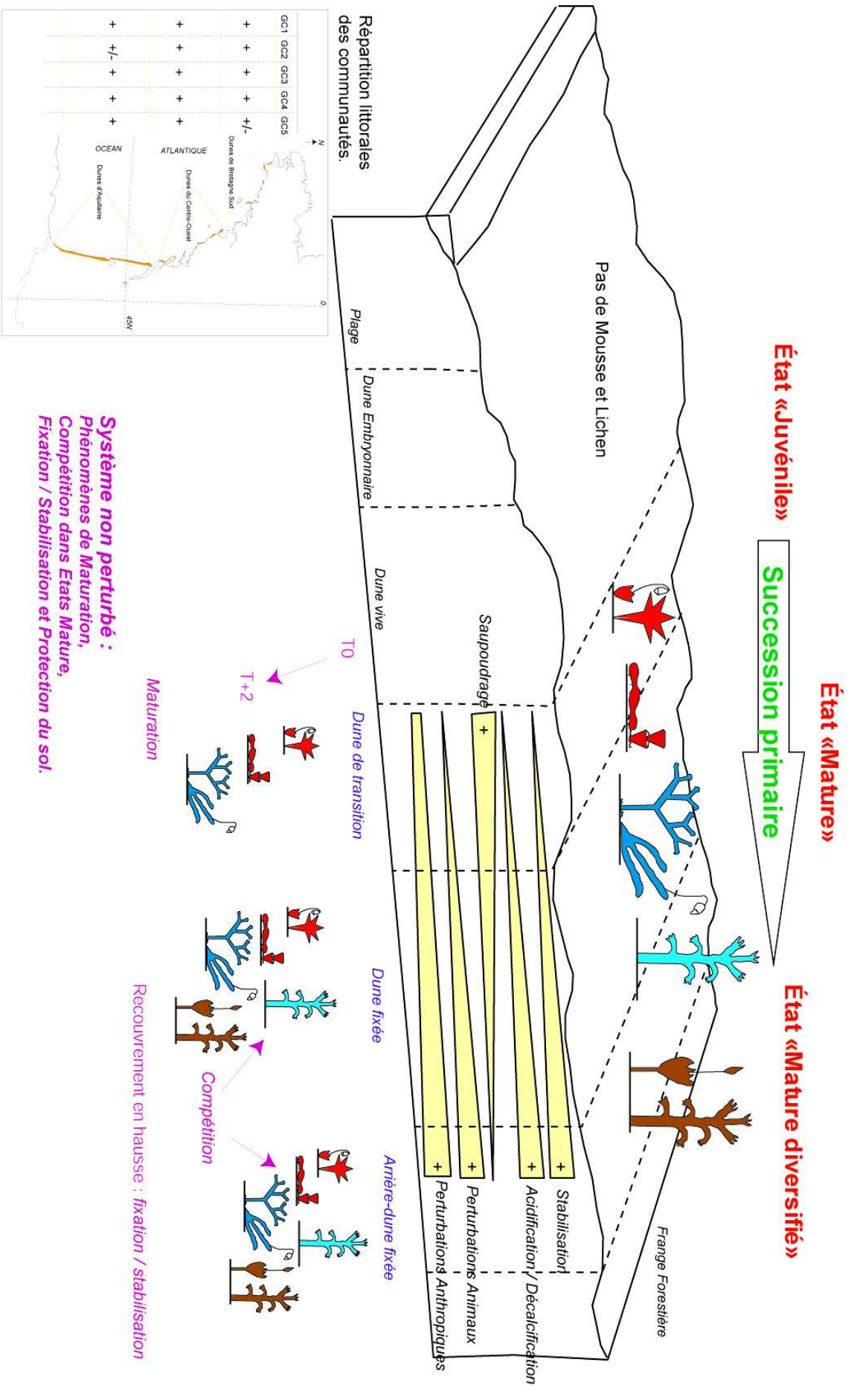


Figure 46: Bilan des dynamiques des communautés de mousses et lichens en système non perturbé : mise en évidence de trois états de stabilité. Communautés bryochémiques

- GC1** (rouge) : Mousses acrocarpes
- GC2** (rouge) : Lichens en croûte, *Cladonia* thalle complexe
- GC3** (bleu) : *Cladonia* thalle fruticuleux complexe, Mousses pleurocarpes
- GC4** (bleu) : *Cladonia* thalle fruticuleux
- GC5** (marron) : Mousses acrocarpes, *Cladonia* thalle fruticuleux

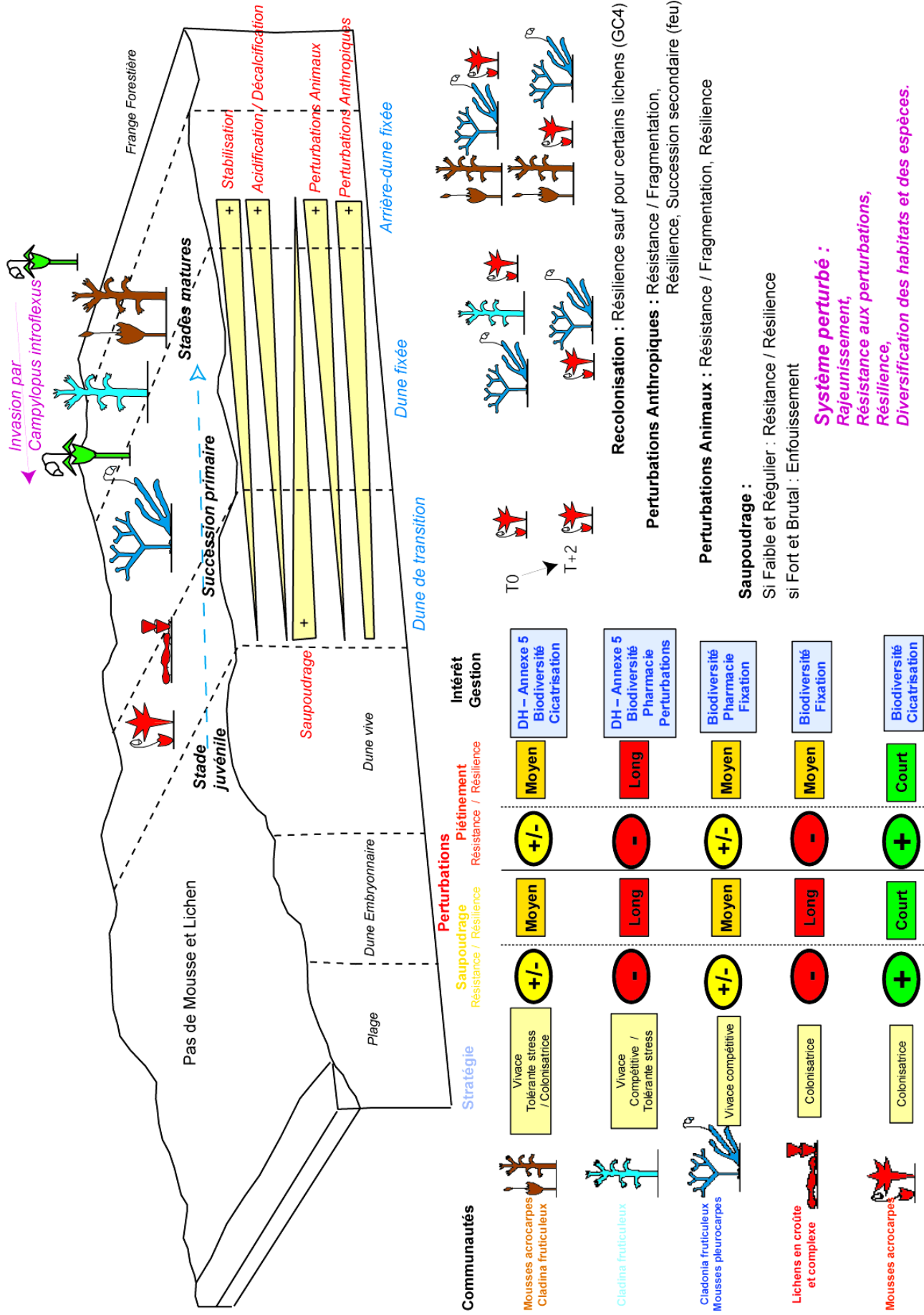


Figure 47 : Bilan des phénomènes de réponse des cinq communautés de mousses et lichens en système perturbé : Typologie fonctionnelle et intérêts pour la gestion.

Intérêt patrimonial et biologie de la conservation, principes de gestion durable des peuplements bryolichéniques des dunes.

La fixation du sable par les phanérogames dans un premier temps semble indispensable à l'implantation puis à sa colonisation par les mousses et les lichens. Par contre, dans les zones dégradées d'arrière dune, les mousses sont les pionnières de la recolonisation, en l'absence d'apport de sable important. La fixation du sable par les rhizoïdes et l'enchevêtrement des tiges ainsi que le maintien d'une humidité d'origine pluviale ou atmosphérique permettent de dire que les mousses contribuent à la résistance de la dune et à la fixation du sable (PIERROT 1980). Elles se développent sous la forme de coussins serrés en relation avec certaines plantes "protectrices" (*Helichrysum*, *Artemisia*, *Thymus*...) caractéristiques de l'habitat.

Sur la dune, les lichens à large thalle se développent dans un stade successif à l'implantation des mousses. Dès lors des relations de compétitions se mettent en place, "régulées" par l'action du lapin (grattage, alimentation, urine et crottes). Les lichens forment des tapis moins denses que les mousses, ils ne retiennent que faiblement le sable. Leur dégradation par piétinement laisse le sable à nu.

Les peuplements de mousses et lichens sont réactifs aux faibles variations des conditions écologiques de la dune et très sensibles à deux facteurs de déstabilisation du milieu. Le piétinement (fractionnement des individus, déstabilisation de la couche superficielle du substrat) et l'apport de sable (apport brutal supérieur à 2 cm/an) entraînent rapidement la mort des espèces tandis que les autres plantes peuvent résister. Par conséquent, la régression des peuplements traduit la déstabilisation du milieu. De même, l'implantation (colonisation ou recolonisation) de ces espèces sur la dune (en dune mobile, de transition, et fixée) traduit une stabilisation (maturation) du milieu.

La dune grise est une zone tampon, entre le milieu dunaire et la frange forestière. Cette position lui confère des caractéristiques écologiques particulières et une biodiversité exceptionnelle. Ceci fait que les arrières dunes fixées à végétation herbacée du littoral atlantique (dunes "grises" code habitat 2130) sont un habitat prioritaire de la Directive Habitat. Cet habitat est caractérisé par la présence de mousses et de lichens.

Aucune des espèces de mousses recensées ne fait l'objet de mesures réglementaires. Elles sont pour la plupart cosmopolites et communes en France. L'endémisme chez les lichens est peu fréquent, les espèces semblent être dans l'ensemble assez cosmopolites. Les espèces communes de notre pays ont le plus souvent une aire de répartition immense, parfois mondiale (VAN HALUWYN & LEROND, 1993). Les Cladonia du sous genre Cladina sont mentionnés à l'annexe V de la Directive Habitat (92/43/EEC) qui regroupe « les espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion ».

L'intérêt pour les composés lichéniques produits par les Cladonia, notamment l'acide usnique dont les effets positifs sur des cellules cancéreuses a été démontré (BEZIVIN, 2002), peuvent présenter dans un avenir proche une haute valeur ajoutée pour l'industrie pharmaceutique. La diversité de ces espèces et la vulnérabilité des populations observées dans l'arrière dune fixée exigent que celles-ci soient prises en compte par le gestionnaire.

Il est à noter que sous l'impulsion du Professeur Dupont (Université de Nantes) remarquant la faible répartition des espèces (et la pression exercée par les fleuristes et les architectes sur les peuplements) tous les Cladonia (sous-genre Cladonia et Cladina) font l'objet d'une interdiction de ramassage sur l'ensemble du département de Loire Atlantique (44) par arrêté préfectoral du 12 mai 1992.

En raison de leur taille (de 0,5 à 5 cm voire 10 cm de haut) plus petite que celle des phanérogames, et de leur discrétion naturelle, il est plus difficile de prendre en compte au niveau de la gestion du milieu des végétaux dont la complexité de l'organisation est peu visible ou d'accès difficile. Les dynamiques naturelles (dunaires) sont à l'origine des modifications des conditions favorables pour leur développement avec une durée plus courte (grande réactivité aux conditions du milieu) que pour les phanérogames. La « santé d'un écosystème » correspond à sa faculté de reconstitution après perturbation, les mosaïques des communautés du tapis bryolichénique traduisent la résilience des habitats de « dune grise ». Par conséquent, il est nécessaire d'intégrer les populations de mousses et de lichens dans les réflexions de gestion de ces habitats très vulnérables et permettre la pérennité des espèces en population satisfaisante.

Il est conseillé d'interdire toute plantation de pins en dune grise voire même d'effectuer quelques élagages et débroussaillages dans certaines zones bien délimitées afin de limiter la fermeture du milieu par les espèces ligneuses et de permettre l'extension des habitats à fort caractère patrimonial.

Si le gestionnaire ne peut intervenir que ponctuellement et de manière très limitée sur les facteurs naturels, la priorité de son action doit porter sur la réduction de la pression anthropique. Les principales dégradations anthropiques sont dues au piétinement (promenades, sportifs, cheval) et au passage de véhicules tous terrains (4x4, motos, VTT).

Une responsabilisation des populations locales, des usagers et des utilisateurs doit être mise en œuvre sous la forme de campagnes de sensibilisation et d'information tout le long de l'année, avec une plus grande fréquence pendant la période estivale. Durant cette période, le flux de populations sur les dunes engendre des dégradations (fragmentation des individus, déstabilisation du sable) sur les peuplements de mousses et de lichens desséchés, donc très sensibles.

Les mousses et les lichens sont souvent inconnus du public et, parfois des botanistes et phytosociologues qui n'y prêtent pas attention. Ceci explique la relative faiblesse des données bibliographiques disponibles dans certains habitats en France.

Il font pourtant partie de notre patrimoine floristique, qu'il est intéressant à faire découvrir au public et dont l'étude et la dynamique des peuplements sont à prendre en compte par les gestionnaires et responsables de sites.

La directive européenne du 21 mai 1992, dite "Directive Habitats" a pour objectif de contribuer à assurer la biodiversité par la conservation et la gestion adaptée des habitats naturels de la faune et de la flore sur le territoire européen. Il est important d'intégrer l'étude et le suivi des populations de mousses et de lichens présents en dunes "grises" au sein des études floristiques effectuées lors de l'élaboration des plans de gestion et documents d'objectifs, au moins pour les sites du réseau Natura 2000, afin d'apporter des éléments de réflexion sur l'écologie, la dynamique et la gestion du milieu dunaire.

Bibliographie

Abbeyes des H., 1951, Traité de lichénologie, Encyclopédie biologique XLI, LE CHEVALIER.

Abbeyes des H., 1959, L'aire géographique de *Cladonia mediterranea* Duv. Et des Abb. Et son écologie d'après de nouvelles observations. Rev. Bryol. et Lichenol. 28 (3-4) : 355-358.

Abbeyes Des, H., et Duvigneaud, P., 1946, Un nouveau lichen mediterraneo-atlantique: *Cladonia mediterranea* Duvign. et des Abb., Revue Bryologique et Lichénologique, tome XVI pp95-104.

Ahmadjian, V., 1967, The lichen Symbiosis. Ginn. (Blaisdell), Boston, Massachusetts.

Ahmadjian, V., 1967, A guide to the algae occurring as lichen symbionts, isolation, culture, cultural physiology and identification. Phycologia 6, 127-160.

Alvin, K.L., 1960, Observations on the lichen ecology of South Haven Peninsula, Studland Heath, Dorset. Journal of Ecology, 48: 331-339.

d'Antonio, C.M., 1993, Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. Ecology 74 : 83-95.

Arndt, U., 2000, Bioindikation. In : Guderian, R., (ed.) : Handbuch der Umweltveränderungen und Ökotoxikologie. Terrestrische Ökosysteme. Bd. 2B, Springer Verlag Berlin, pp 293-341.

Arndt, U., Nobel, W., Schweizer, B., 1987, Bioindikatoren. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Oualle, C., Pontanier, R. (1995). "Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts." In L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait?, John Libbey Eurotext, Paris: 11-29.

Arseneault, D., Payette, S., 1992, A post-fire shift from lichen-spruce to lichen-tundra vegetation at tree line. Ecology 73 : 1067-1081

Asta, J., Erhardt, W., Ferreti, M., Fornassier, F., Kirschbaum, U., Nimis, P.L., Purvis, O.W., Pirintsos, S., Scheidegger, C., van Haluwyn, C., Wirth, V. (2003). "European guideline for mapping lichen diversity as an indicator of environmental stress." 20p.

Aubert G., 1978, Méthodes d'analyses des sols. Centre Régional de Documentation Pédagogique de Marseille ed. 191p.

Augier J., 1966, Flore des Bryophytes, Encyclopédie biologique LXIV, LE CHEVALIER.

Auphan, E., Dupuis, J., Fustec-Mathon, E., Verger, F., 1968, Le milieu physique et biologique de la Pointe d'Arçay. Réserve "Vendée 2000" 1: 11-27.

Baize, D. 1989. Guide des analyses courantes en pédologie, Institut National de la Recherche Agronomique.

Barrère, P., 1990, Atlas des types de dunes du littoral aquitain. Etude pour l'Office National des Forêts.

Barrère P. et Koechlin J., 1980, Travaux du Laboratoire de Géographie Physique Appliqué de Bordeaux III, n 4, Université de Bordeaux III.

Barrère, P., Pastuka, D., 1997, Le site de Mimizan. In Biodiversité et Protection dunaire, Coord. J. Favennec, Ed. Lavoisier Tec & Doc. P14-20.

Barkman, J.J., 1958, Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 628p.

Barkman, J.J., Mabelis, A.A., 1968, Notes on the taxonomy, geography and ecology of the piliferous *Campylopus* species in The Netherlands and N.W. Germany. Collectanea botanica 7 :69-90.

Bayfield, N. G., Urquhart, U.H., Cooper, S.M., 1981, Susceptibility of four species of *Cladonia* to disturbance by trampling in the Cairngorm mountains, Scotland. Journal of Applied Ecology 18: 303-310.

Bekker, R. M., Lammerts, E.J., Schutter, A., Grootjans, A.P., 1999, Vegetation development in dune slacks: the role of persistent seed banks. Journal of Vegetation Science 10: 745-754.

Belnap, J., Büdel, B., Lange, O.L., 2001, Biological soil crusts: characteristics and distribution. Biological soil crusts: structure, function, and Management. J. B. a. O. L. L. (eds.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 1-30.

Belnap, J., Lange, O.L., 2001, Structure and functioning of biological soil crusts: a synthesis. Biological soil crusts: structure, function and management. J. B. a. O. L. L. (eds), Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 471-479.

Belsky, A.J., 1986, Does herbivory benefit plants ? a review of the evidence. The American Naturalist 127 (6), 870-891.

Benkert, D., 1971, *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. auch in Mitteleuropa. Feddes Repertorium 81, 651-654.

Benzecri, J.P. 1973. L'analyse des données. Tome 2 : L'analyse des correspondances. Dunod, Paris.

- Berendse, F., Lammerts, E.J., Olf, H., 1998, Soil organic matter accumulation and its implications for nitrogen mineralization and plant species composition during succession in coastal dune slacks. *Plant Ecology* 137: 71-78.
- Bézivin, C., Tomasi, S., Lohézic-Le Dévéhat, F., Boustie, J., 2002, Cytotoxic activity of some lichen extracts on murine and human cancer cell lines. *Phytomedicine* 10 : 499-503.
- Binkley, D., Vitousek, P., 1989, Soil nutrient availability. *Plant Physiological Ecology* 5 : 75-96.
- Birse, E. L., Gimingham, C.H., 1955, Changes in the structure of bryophytic communities with the progress of succession on sand-dunes. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 2: 523-531.
- Blandin, P., 1986, Bioindicateur et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. d'Ecologie*, 17 : 215-307.
- Blandin, P, Lamotte, M., 1985, Ecologie des systèmes et aménagement : fondements théoriques et principes méthodologiques. In Lamotte Ed. *Fondements rationnels de l'aménagement du territoire*, Masson, Paris, 139-162.
- Bonnot, E. J., 1971, Sur la place et le rôle des Bryophytes dans la végétation des dunes. In *Colloques phytosociologiques I: dunes*: 149-158.
- Botineau, M., Houmeau, J.M., 1980, Contribution à l'étude des lichens in La vie dans les dunes du Centre-Ouest. *Bulletin de la Société Botanique de Centre-Ouest, Nouvelle série numéro spécial* 4: 84-93.
- Boxell van, J.H., Jungerius, P.D., Kieffer, N., Hampele, N. 1997. Ecological effects of reactivation of artificial stabilised blowouts in coastal dunes. *J. Coast. Conserv.* 3: 57-62
- Bragazza, L., Gerdol, R., 2002, Are nutrient availability and acidity-alkalinity gradients related in Sphagnum-dominated peatlands? *Journal of Vegetation Science* 13: 473-482.
- Brown, D.H., Brown, R.M., 1969, Lichen communities at Blackeney Point, Norfolk. *Transactions of the Norfolk and Norwich Naturalists' Society*, 21 : 235-250.
- Brown, R. T., Mikola, P., 1974, The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. *Acta Forestaliafennica*: 1-23.
- Büdel, B., 2001, Biological soil crusts in European temperate and Mediterranean Regions. *Biological soil crusts: structure, function, and management*. J. B. a. O. L. L. (eds.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 75-86.
- Büdel, B., 2001, Synopsis: comparative biogeography of soil-crust biota. *Biological soil crusts: structure, function, and management*. J. B. a. O. L. L. (eds), Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 141-152.
- Camus, F., Charrier, J., 1911, Muscinées de la Vendée. *Bulletin de la Société Botanique de France* 58: 10-22.
- Carleton, T.J., 1990, Variation in terricolous bryophyte and macrolichen vegetation along primary gradients in Canadian boreal forest. *J. Veg. Sci.* 1 : 585-594.
- Cazenave, A., Valentin, C., 1989, Les états de surface de la zone sahélienne, influence sur l'infiltration. Editions de l'ORSTOM, 230p.
- Chaigneau, S., 1997, Les pratiques de gestion de l'ONF - Chantier pilote d'Oléron Saint Trojan. In *Biodiversité et Protection dunaire*, Coord. J. Favennec, Ed. Lavoisier Tec & Doc. p72-75.
- Chapuis, J. L. ,1979, Le régime alimentaire du lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* (L.) dans deux habitats contrastés: une lande bretonne et un domaine de l'Ile de France. *Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie, Université de Rennes* 1: 180p.
- Chorowicz, J., Deroin, J.P., 2003, La télédétection et la cartographie géomorphologique et géologique. *Coll Géosciences, Ed. Scientifiques GB*, 141p.
- Christensen, S. N., 1989, Floristic and vegetational changes in a permanent plot in a Danish coastal dune heath. *Ann. Bot. Fennici* 26: 389-397.
- Clauzade, G., Rondon, Y., 1966, Types morphologiques et types biologiques chez les lichens. *Bulletin de la Société Botanique de France Mémoires* 1966: 61-71.
- Clément, B. 1987, Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes. Thèse Université de Rennes1, 320p.
- Clément, B. & Touffet, J. 1988. Le rôle des bryophytes dans la recolonisation des landes après incendie. *Crypto. Bryol. Lichénol.* 9: 297-311.
- Clément, B. & Touffet, J. 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *J. Veg. Science* 1: 195-202.
- Clements F.E., 1916, *Plant succession : an analysis of the développement of the vegetation*, Carnegie Inst. Washington Publ. 242, 1-512.

- Clements, F. E., 1928, *Plant succession and indicators*. Afner Press, New York: 453p.
- Cole, D. N., 1990, Trampling disturbance and recovery of cryptogamic soil crusts in grand canyon national park. *Great Basin Naturalist* 50(4): 321-325.
- Cole, D. N., Bayfield, N.G., 1993, Recreational trampling of vegetation: standart experimental procedures. *Biological Conservation* 63: 209-215.
- Come, D., 1970, *Les obstacles à la germination*. Masson & Cie ed., Paris, 162p.
- Connell, J.H., 1978, Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199 : 1302-1310.
- Connell, J. H. S., Slatyer, R.O., 1977, Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchman, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H., 2003, A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51: 335-380.
- Courdier, J.M., Duval, J.P., 1997, Les dunes du Cap Ferret : projet global de rehabilitation des milieux dunaires. In *Biodiversité et Protection dunaire*, Coord. J. Favennec, Ed. Lavoisier Tec & Doc. P28-35.
- Courtecuise, R., 1988, Les peuplements fongiques arénicoles des zones littorales occidentales françaises, *Chorologie et Mycoceologie*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université de Paris XI (Orsay), 391p (2vol.).
- Courtecuise, R., 1997, Les champignons du site de Merlimont (Pas-de-Calais, France), Importance patrimoniale et conservatoire. In *Biodiversité et Protection dunaire*, Coord. J. Favennec, Ed. Lavoisier Tec & Doc, p240-241.
- Cowles, H. C., 1899, The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of lake Michigan." *Botanical Gazette* 27: 95-391.
- Culberson, C. F., 1972, Improved conditions and new data for the identification of lichen products by a standardized thin-layer chromatographie method. *Journal of Chromatography* 72 : 113-125.
- Culberson, C. F., Kristinsson, H., 1970, A standardized method for the identification of lichen products. *Journal of Chromatography* 46 : 83-93.
- Dahl, E., 1952, On the use of lichen chimistry in lichen systematics. *Rev. Bryol. et Lichenol.* 21 (1-2) : 119-134.
- Daget, P., Poissonnet, J., 1971, Principes d'une technique d'analyse quantitative de la végétation des formations herbacées. *Doc. CEPE-CNRS* 56, p85-100.
- Danilov, A. H., 1915, Note sur la germination des morceaux coupés de *Cladonia*. *Bull. du Jardin Imperial Botanique* 5-6: 549-556.
- Dauphin, P., Tamisier, J.P., 1997, Faune entomologique des dunes du Cap-Ferret. In *Biodiversité et Protection dunaire*, Coord. J. Favennec, Ed. Lavoisier Tec & Doc, p259-267.
- Dauphin, P., Thomas, H., 2002, Diversité de l'entomofaune dunaire atlantique. In *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique*, Coord. J. Favennec, Ed. Les Dossiers Forestiers ONF, p136-149.
- Davis, M. A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000, Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Dawson, H. J., Hrutford, B.F., Ugolini, F.C., 1984, Mobility of lichen componds from *Cladonia mitis* in Artic soils. *Soil Science* 138 n°1: 40-45.
- Delcayrou, O., 1997, Restauration des dunes littorales domaniales soumises à une forte pression touristique. In *Biodiversité et Protection dunaire*, Coord. J. Favennec, Ed. Lavoisier Tec & Doc, p236-239. p104
- Despeyroux J.L., 1984, *La végétation des dunes littorales du Golfe de Gascogne*, Mémoires et documents du LGPA n 2, Institut de Géographie, Université de Bordeaux III.
- Dieng, D., 2002, Le « Sommier de dune », un système d'information géographique pour le suivi et la gestion prévisionnelle des dunes non boisées du littoral aquitain. In *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique*, Coord. J. Favennec, Ed. Les dossiers forestiers ONF, p275-280.
- Duchaufour, P., 1948, Note sur la végétation des dunes calcaires de l'île d'Oléron (forêt domaniale de Saint Trojan). *Bulletin de la Société Botanique de France* 95(fasc.5-6): 202-205.
- Duffaud, M. H., 1996, Les dynamismes des végétations de la dune non boisée du littoral atlantique. DEA, LGPA - Université de Bordeaux III: 122p.

- Duffaud, M. H., 2002, Réflexions en vue de l'élaboration d'un outil d'évaluation de l'état des dunes non boisées du littoral aquitain. In *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique*, Coord. J. Favennec, Ed. Les dossiers forestiers ONF, p281-285.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A., 1999, Does global change increase the success of biological invaders ? *Trends in Ecology & Evolution* 14 :135-139.
- Duncan, U., 1970, *Introduction to British Lichens*. T. Buncle and Company, Arbroath.
- During, H. J. (1979). "Life strategies of bryophytes: a preliminary review." *Lindbergia* 5: 2-18.
- During, H. J. (1992). "Ecological classifications of bryophytes and lichens." In *Bryophytes and lichens in a changing environment*, ed. J.W. Bates & A.M. Farmer: 1-31.
- During, H.J., van Tooren, B.F., 1990, Bryophyte interactions with other plants. *Bot. J. Linn. Soc.* 104 : 79-98.
- Duvigneaud, P., 1947, Remarques sur la végétation des pannes dans les dunes littorales entre la Panne et Dunkerque. *Bull. de la Soc. Roy. de Bot. de Belgique* LXXIX: 123-140.
- Ehler, L. E., 1998, Invasion biology and biological control. *Biological Control* 13: 127-133.
- Eldrige, D. J., Greene, R.S.B., 1994, Microbiotic soil crusts: a review of their roles in the soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Aust. J. Soil Res.* 32: 389-415.
- Eldrige, D. J., Rosentreter, R., 1999, Morphological groups: a framework for monitoring microphytic crusts in arid landscapes." *Journal of Arid Environments* 41: 11-25.
- Elton, C.S., 1958, *The Ecology of invasions by animals and plants*. Chapman &Hall, London.
- Equihua, M, 1991, The ecology of the invasive moss *Campylopus introflexus* in the North York Moors National Park, 148p.
- Equihua, M., Usher, M.B., 1993, Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *Journal of Ecology* 81: 359-365.
- ENVI, 2001, *The Environment for Visualizing Images ; User'guide tutorial*, Research Systems Inc.
- Esposito, A., Mazzoleni, S., Strumia, S., 1999, Post-fire bryophytes dynamics in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10: 261-268.
- Favennec, J. & Coll., 1996, *l'ONF et l'espace littoral*. Paris : Office National des Forêts, 59p.
- Favennec, J., 1997, *Gestion conservatoire des dunes littorales non boisées in Biodiversité et protection dunaire*, Office National des Forêts - ed. Tec et doc.
- Favennec J., 1998, *Guide de la Flore des dunes de la Bretagne au sud des Landes*, Office National des Forêts - Programme Européen LIFE - ed. SUD OUEST.
- Favennec, J., 1999, Aménagement des forêts littorales: cas des forêts dunaires du littoral français. *Rev. For. Fr. Li numéro spécial*: 217-229.
- Février, G., 2002, Grille d'évaluation de l'état de conservation des dunes non boisées du littoral girondin. In *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique*, Coord. J. Favennec, Ed. Les dossiers forestiers ONF, p286-293.
- Fisher, R. F., 1979, Possible allelopathic effects of reindeer-moss (*Cladonia*) on Jack pine and White spruce. *Forest sci.* 25(2): 256-260.
- Forgeard, F., Touffet, J., 1980, La recolonisation des landes et des pelouses dans la région de Paimpont." *Bull. Ecol.* 11, 3: 349-358.
- Forman, R.T.T., 1981, Interaction among landscape elements a core of landscape ecology. *Proc. Int. Congr. Neth. Soc. Landscape Ecol., Veldhoven.*, pp 35-48.
- Forman, R.T.T. & Gordon, M., 1981, Patches and structural components : for a landscape ecology. *Bioscience*, 31, 733-740.
- Forster, J. 1995. Determination of pH. In *methods in applied soil microbiology and biochemistry*. K. Alef and P. Nannipieri (Ed) pp 55, Academic Press, London
- Frahm, J.P., 1971, *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. neu für Dänemark. *Lindbergia* 1, 123-124.
- Frahm, J.P., 1972, Die Ausbreitung von *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. in Mitteleuropa. *Herzogia* 2 : 317-330.
- Fustec-Mathon, E., Mathon, C.C. (1960). "Notes phytoécologiques sur les formations dunaires littorales du Pertuis Breton." *Bulletin de la Société Botanique de France* 86th session extra: 106-110.

- Fustec-Mathon, E., Matard, C., Dupuis, J. (1967). "Contribution à l'étude de l'économie de l'eau du sol et de sa disponibilité pour les végétaux dans les dunes de la Pointe d'Arçay (Vendée)." *Sciences du sol* 2: 25-54.
- Gallego Fernandez, J. B. D. B., M.C. (1995). "Description of a gradient of degradation conservation using the sand lichen flora distribution." *Coastal Management and habitat conservation, EUCC, Leiden, The Netherlands*: 345-353.
- Gallego Fernandez, J. B. D. B., M.C. (1997). "Lichens as indicators of a perturbation/stability gradient in the Asperillo dunes, SW Spain." *Journal of Coastal Conservation* 3: 113-118.
- Gallet, S., 2001, *Les landes atlantiques : de l'écologie des perturbations à la gestion conservatoire ; exemple du site mégalithique de Carnac*. Thèse université de Rennes 1, 298p.
- Galun, M. (1988). "Handbook of lichenology." 181p.
- Gardner, C. R., Mueller, D.M.J. (1981). "Factors affecting the toxicity of several lichen acids: effect of pH and lichen acid concentration." *Amer. J. Bot.* 68 (1): 87-95.
- Garrec, J.P., van Haluwyn, C., 2002, *Biosurveillance végétale de la qualité de l'air*. Tec & Doc (Ed.) Paris, 117p.
- Géhu, J. M. (1973). "Essai pour un système de classification phytosociologique des landes atlantiques françaises." *Colloques phytosociologiques II, les landes*: 361-377.
- Géhu J.M., 1977, *La végétation des plages de sables et des dunes des côtes françaises*,
- Géhu, J.M., 1979, *Pour une approche nouvelle des paysages végétaux : la symphytosociologie*. Bull. Soc. Bot. Fr. 126, *Lettres bot.* 213-223.
- Géhu, J. M. (1993). "Schéma synsystématique et typologie des milieux littoraux français atlantiques et méditerranéens." *Colloques phytosociologiques XXII, Syntaxonomie typologique des habitats*.
- Géhu, J. M. (1997). "Phytodiversité et intérêt patrimonial de la végétation des dunes littorales françaises." In *Biodiversité et protection dunaire*, ed. Lavoisier Tec et Doc: 158-164.
- Géhu, J. M., Géhu-Franck, J. (1973). "Contribution à l'étude phytosociologique des landes du sud-ouest de la France." *Colloques phytosociologiques II, les landes*: 75-89.
- Géhu, J. M., Géhu-Franck, J. (1973). "Apport à la connaissance phytosociologique des landes littorales de Bretagne." *Colloques phytosociologiques II, les landes*: 193-212.
- Géhu, J. M., Géhu-Franck, J. (1990). "Dry coastal ecosystems of Belgium and the atlantic coasts of France." *Ecosystems of the World, Dry Coastal Ecosystems 2A* ch18: 307-327.
- Géhu, J. M., de Foucault, B. (1978). "Les pelouses à *Tortula ruraliformis* des dunes du nord-ouest de la France." *Colloques phytosociologiques VI, Les pelouses sèches*: 269-273.
- Géhu-Franck, J. (1978). "Caractéristiques édaphiques comparées des dunes à *Tortula ruraliformis* du nord-ouest de la France." *Colloques phytosociologiques VI, Les pelouses sèches*: 275-282.
- Géhu J.M., Petit, M., 1965. *Notes sur la végétation des dunes littorales de Charente et de Vendée*. Bull. Soc. Bot. Nord de la France, 18, No. 1, 69-88.
- Gerlach, A. (1993). "Biogeochemistry of nitrogen in a coastal dune succession on Spiekeroog (Germany) and the impact of climate." *Phytocoenologia* 23: 115-127.
- Gerlach, A., Albers, E.A., Broedlin, W. (1994). "Development of the nitrogen cycle in the soils of a coastal dune succession." *Acta Bot. Neerl.* 43 (2): 189-203..
- Giacomini, N., 1955, *Sull'autonomia specifica e sul ciclo di forme di Campylopus polytrichoides* De Not. *Atti Ist. Bot. Univ., Lab. Gritt. Pavia*, ser 5, 13 :45-83.
- Glantz, S.A., Slinker, B.K., 1990, *Primer of applied regression and analysis of variance*. McGraw-Hill, New York.
- Gilbert O., 2000, *Lichens, The New Naturalist*, Harper Collins pub. 287p
- Gimingham, C. H., Birse, E.M. (1957). "Ecological studies on growth-form in bryophytes." *J. Ecol.* 45: 533-545.
- Giordano, S., Basile, A., Costaldo Cobiانchi, R. (1993). "Effects of acetonic extract from the lichen *Cladonia foliacea* on sporeling of the moss *Funaria hygrometrica*." *Giornale Botanico Italiano* 127: 1195-1198.
- Giordano, S., Basile, A., Lanzetta, R., Corsaro, M.M., Spagnuolo, V., Costaldo Cobiانchi, R. (1997). "Potential allelochemicals from the lichen *Cladonia foliacea* and their in vitro effects on the development of mosses." *Allelopathy journal* 4 (1): 89-100.
- Giordano, S., Alfano, F., Basile, A., Costaldo Cobiانchi, R. (1999). "Toxic effects of the thallus of the lichen *Cladonia foliacea* on the growth and morphogenesis of bryophytes." *Cryptogamie, Bryol.* 20 (1): 35-41.

Girard, C. (1973). "Utilisation des photographies aériennes dans l'étude des landes." Colloques phytosociologiques II, les landes: 263-270.

Gitay, H., Noble, I.R. (1997). "What are functional types and how should we seek them?" In Smith T.M. Shugert, H.H., Hoodward, F.I. (Eds.) Plant functional types: their relevance to ecosystems properties and global change, Cambridge University: 3-19.

Gordon M., 1969, Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Plant.* 3 : 185-212.

Gouguet, L. 1998. Document d'Objectifs, site n 27, La Pointe d'Arçay. *Office National des Forêts, Office National de la Chasse.*

Gradstein, S. R., Sipman, H.J.M. (1978). "Taxonomy and World distribution of *Campylopus introflexus* and *C. pilifer* (= *C. polytrichoides*) a New Synthesis." *The Bryologist* 81(1): 114-121.

Greig-Smith P., 1964, Quantitative plant ecology. Butterworks, London, 256p.

Grime, J. P. (1977). "Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory." *Am. Naturalist* 111(982): 1169-1194.

Grime, J. P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes.*

Guinochet, M., 1973, Phytosociologie. Masson, Paris, 227p.

Haapasaari, M. (1988). "The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation." *Acta Bot. Fennica* 135(1-219).

Haluwijn van, C., Lerond, M. (1993). "Ecologie des lichens." In *Guide des lichens*, Lechevalier (ed.): 113-144.

Hobbs, R. J. (1985). "The persistence of *Cladonia* patches in closed heathland stands." *Lichenologist* 17: 103-109.

Hobbs, R.J., 1989, The nature and effects of disturbance relative to invasions. Pp389-405 ; In J.A. Drake, H.A. Mooney, F. di Castri, R.H. Groves, F.J. Kruger, M. Rejmanek and M. Williamson Eds. *Biological invasions. A global perspective.* Wiley, Chichester, England.

Holling, C. S. (1973). "Resilience and stability of ecological systems." *Annual Review of Ecology and Systematics* 41: 1-23.

Huneck, S. (1999). "The significance of lichens and their metabolites." *Naturwissenschaften* 86: 559-570.

Jacques, E., Lambinon, J., 1968, *Campylopus polytrichoides* De Not. Et *C. introflexus* (Hedw.) Brid. en Belgique. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 38 :147-153.

James, P. A., Wharfe, A.J. (1989). "Timescales of soil development in a coastal sand dune system, Ainsdale, North-west England." In *Perspectives in coastal dune management*, SPB Academic Publishing: 287-295.

James, P. W., Hawksworth, D.L., Rose, F. (1977). "Lichen communities in the British isles: a preliminary conspectus." 296-409.

Janodet, E., Blasco, F. (1993). "Cartes écologiques de la végétation et télédétection satellitaire." In *Télédétection et Cartographie*, Ed. AUPELEF-UREF: 247-261.

Jun, R., Clément, B., Rozé, F., 2004, Primary succession of bryophyte and lichen communities in non-forested Atlantic coastal dunes : the example of the Pointe d'Arçay (France). *Nova Hedwigia* 78 (3-4) : 453-468.

Karnieli, A. (1997). "Development and implementation of spectral crust index over dune sands." *Int. J. Remote Sensing* 18 (6): 1207-1220.

Karnieli, A., Kokaly, R.F., West, N.E., Clark, R.N. (2001). Remote sensing of biological soil crusts. *Biological soil crusts: structure, function and management.* J. B. a. O. L. L. (eds), Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 431-455.

Kershaw, K. A. (1977). "Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada." *Can. J. Bot.* 55: 393-410.

Ketner-Oostra, R. (1992). "Vegetational changes between 1966-1990 in lichen-rich coastal dunes on the island of Terschelling." *Int. J. Mycol. Lichenol.* 51(1-2): 63-66.

Ketner-Oostra, R., Loo van der, H. (1998). "Is lichen-rich dry coastal dune grassland (*Violo-Corynephorum dunense*) on the verge of disappearing from the West-Frisian Island, through aerial eutrophication?" *Senckenbergiana maritima* 29 (1/6): 45-49.

Ketner-Oostra, R., Sykora, K.V. (2000). "Vegetation succession and lichen diversity on a dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments." *Journal of Coastal Conservation* 6: 191-206.

Ketner-Oostra, R. (2001). "Expected positive effects of shoreface nourishment on the vegetation of calcium-poor dunes at Terschelling." in *Coastal dune Management*, Houston (J.A.), Edmonson (S.E.), Rooney (P.J.), Liverpool University Press: 59-62.

Ketner-Oostra, R. (2001). "Expected positive effects of shoreface nourishment on the vegetation of calcium-poor dunes at Terschelling (The Netherlands)." *Journal of Coastal Conservation*: 59-62.

- Khalife, S. (1985). "L'aire minimale d'un peuplement terricole lichéno-bryophytique (Toninio-Psoretum decipientis Stodiek)." *Ecologia Mediterranea* Tome XI (fascicule 4): 11-24.
- Kiss, T. (1985). "The life-strategy system of lichens - a proposal." *Abstracta botanica* 9: 59-66.
- Klittmann, T. (1997). "Lichens and fungi." *EUCC Dune seminar, Skagen, Denmark*: 72-75.
- Lahondère C., 1980, La flore et la végétation phanérogame, Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest, Nouvelle série numéro spécial 4 : pp113-171.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A. (1997). "Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance." *TREE* 12(12): 474-478.
- Lavorel, S., Garnier, E. (2002). "Predicting changes in community composition and ecosystems functioning plant traits: revisiting the Holy Grail." *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lawrey, J. D. (1977). "Inhibition of moss spore germination by acetone extracts of terricolous Cladonia species." *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104(n°1): 49-52.
- Lawrey, J. D. (1986). "Biological role of lichen substances." *The Bryologist* 89 (2): 111-122.
- Lawrey, J. D. (1991). "Biotic interactions in lichen community development: a review." *Lichenologist* 23 (3): 205-214.
- Lawrey, J. D. (1995). *Lichen allelopathy: a review. Allelopathy: Organisms, Processes and Applications*. A. C. Society. Washington DC: 26-38.
- Lemauiel, S., 2000, Les dunes grises des cotes atlantiques : fonctionnement, dynamique potentielle, principes de gestion conservatoire et processus de restauration. Thèse Université de Rennes 1, 265p.
- Lemée, G., 1978, Précis d'écologie végétale. Masson, 289p
- Lepart, J., Escarré, J. (1983). "La succession végétale mécanismes et modèles: analyse bibliographique." *Bull. Ecol.* 14, 3: 133-178.
- Le Thérizien, J. Y. (1974). *Etude de l'évolution géographique, foncière, technique, depuis le XVIIIè s. du littoral de Charente maritime*. Mémoire ITEF, Office National de Forêts: 40.
- Li, X.Q., 2003, Traitement des images numériques et intégration des données à différentes échelles. Rapport de stage Ingénieur, Ecole Centrale Nantes, 50p.
- Liddle, M.J., 1975, A theoretical relationship between the primary productivity of vegetation and its ability to tolerate trampling. *Biological conservation* 8, 251-255.
- Longton, R. E. (1992). *The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. Bryophytes and lichens in a changing environment*. J. W. Bates, Farmer, A.M. Oxford, Clarendon Press: 404p.
- Maarel Van der, E. (1971). "Plant species diversity in relation to management." In *The scientific management of animal and plant communities for conservation*, ed. Duffey and A.S. Watt: 45-63.
- Maarel Van der, E. (1977). "Environmental management of coastal dunes in the Netherlands." In *Ecological processes and coastal environment*: 543-570.
- Maarel van der, E. 1988. *Vegetation dynamics: patterns in time and space*. *Vegetatio* 77: 7-19.
- Maarel Van der, E. (1997). "Differentiation of dry coastal ecosystems." *Ecosystems of the World, Dry Coastal Ecosystems* 2C ch10: 191-193.
- Maarel Van der, E., Usher, M.B., 1997, *Recreational use of dry coastal ecosystems*. In *Ecosystems of the World 2C : Dry coastal ecosystems*, ed. E. van der Maarel, p519-529. Elsevier, Amsterdam.
- McCune B., 2000, *Lichen communities as indicators of forest health*. *Bryologist* 103, 353-356.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A. (1999). "Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits." *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630.
- MacNeely, J., Strahm, W., 1997, l'UICN et les espèces étrangères envahissantes : un cadre d'action, pp 3-10, In UICN (ed.) *Conservation de la vitalité et de la diversité*. Compte rendu de l'atelier sur les espèces étrangères envahissantes au Congrès mondial sur la conservation, Ottawa.
- Mägdefrau, K. (1982). "Life-forms of Bryophytes." In SMITH A.I.E. (ed.) *Bryophyte Ecology*: 45-58.
- Magnusson, M. (1983). "Composition and succession of bryophytes and lichens in an outer coastal dune area in southern Sweden." *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 4, 4: 335-355.

Magnusson, M. (1984). "Frequency determination in vegetation rich in lichens in a coastal dune area in southern Sweden." *The Bryologist* 87 (3): 223-227.

Mahévas, T., 2000, Contribution à l'étude de la bryoflore lorraine. *Cryptogamie, Bryologie*, 21 : 241-256.

Mahevas, T., Signoret, J., 1999, Impact des activités de tourisme et de loisirs sur le patrimoine naturel des rochers des Vosges du Nord et du Palatinat. Expertise sur les aspects bryo-lichéniques. Rapport Parc Naturel Régional des Vosges du Nord. Univ. De Metz, Conserv. et Jardins Botaniques de Nancy.

Massart, J., 1908, Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. Bruxelles.

Malicki, J. (1965). "The influence of lichen acids on soil microorganisms. The washing down of the acids into the soil." *Ann. Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Lublin-Poland* XX, 16: 239-248.

Malicki, J. (1967). "The influence of lichen acids on soil microbes. The influence of aqueous extracts from *Cladonia* species on soil bacteria." *Ann. Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Lublin-Poland* XXII, 14: 159-163.

Malicki, J. (1970). "The influence of lichen acids on soil microbes. The influence of the species of *Cladonia* genus on Bacterial relation in the soil of Peucedano-Pinetum *cladonietosum* association." *Ann. Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Lublin-Poland* XXV, 11: 75-80.

Manseau, M., Huot, J., Crête, M. (1996). "Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level." *Journal of Ecology* 84: 503-513.

Marceau, D. J., Howarth, P.J., Gratton, D.J. (1993). "Le problème de l'échelle et de l'agrégation spatiale en télédétection." In *Télédétection et Cartographie*, Ed. AUPELEF-UREF: 321-334.

Meulen van der, F., Hagen van der, H., Kruijzen, B. (1987). "*Campylopus introflexus*, Invasion of a moss in Dutch coastal dunes." *Proceedings C 90* (1): 73-80.

Meusel, H., 1935, Wuchsformen und Wuchstypen der europaischen Laubmoose. *Nova Acta Leopoldina Neue Folge*.

Miles, J., 1979, Vegetations dynamics, *Outline studies in Ecology*. Chapman and Hall ed., London, 80p.

Millbank, J.W., Kershaw, K.A., 1973, Nitrogen metabolism. In Ahmadjian & Hale (Ed.) *The Lichens*. Academic Press, pp289-307.

Miyamoto, M., Yoshino, K., Kushida, K. (2001). "Classification of wetland vegetation using aerial photographs by captive balloon cameras and aero nir color video image, Kushiro northern wetland in Japan." Presented at the 22nd Asian Conference on Remote Sensing, 5-9 November 2001, Singapore.: 6p.

Müller, S., 2001, Les invasions biologiques causées par les plantes exotiques sur le territoire français métropolitain - Etat des connaissances et propositions d'actions. MATE, Direction de la Nature et des Paysages, 171p.

Nimis, P.L., Scheidegger, Ch., Wolseley, P.A., 2002, Monitoring with Lichens - Monitoring Lichens.

Noble, I. R., Slatyer, R.O. (1980). "The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances." *Vegetatio* 43: 5-21.

Noon, K.F., 1996, A model of created wetland primary succession. *Landscape and Urban planning* 34, 97-123.

Nordberg, M.L., Allard, D.A., 2002, A remote sensing methodology for monitoring lichen cover. *Canadian Journal of Remote sensing* 28, 262-274.

Nylander, W., 1866, Les lichens du Jardin de Luxembourg. *Bull. Soc. Bot. de France* 13, 364-371.

Olson, J. S. (1958). "Rates of succession and soil changes on southern lake Michigan sand dunes." *Botanical Gazette* 119(3): 125-170.

Ozenda, P., 1982, Les végétaux dans la Biosphère ; Douin, Paris, 431p.

Ozenda, P., Clauzade, G., 1970, Les lichens, étude biologique et flore illustrée, Masson, Paris.

Picquenard, C. A. (1904). "Lichens du Finistère." *Bull. de l'Académie internationale de Géographie Botanique*.

Pierrot R.B., 1974, Contribution à la bryogéographie du Centre-Ouest de la France et des régions littorales voisines, *Rev. Bryol. Lichén.*, 40 : 147-165.

Pierrot, R. B. (1980). "Bryophytes des dunes du littoral charentais in La vie dans les dunes." *Bulletin de la Société Botanique de Centre-Ouest, Nouvelle série numéro spécial* 4: 102-111.

Poissonnet, J., 1968, Essai d'approche quantitative de l'interprétation des thèmes cartographiques de la végétation et son écologie en Sologne. Thèse, Montpellier, 171p.

Poissonnet P. et Poissonnet J., 1969, Etude comparée sur diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. Conséquences pour les applications agronomiques. *Doc. C.E.P.E. - C.N.R.S. ; Montpellier*, 50, p119.

- Pouget, F. (1988). "Télédétection et gestion du massif dunaire aquitain." In Teledetection y planificación integrada del territorio, Comunicaciones y ponencias nº8, Mopu, Madrid: 47-58.
- Pressey, R.L., & al. 1996, How well protected are the forests of north-eastern New South Wales ? - Analyses of forest environments in relation to formal protection measures, land tenure and vulnerability to clearing. *Forest Ecology and Management* 85, 311-333
- Pressey, R.L., Taffs, K.H., 2001, Scheduling conservation action in production landscapes : priority areas in Western South Wales defined by irreplaceability and vulnerability to vegetation loss. *Biological Conservation*, 100, 355-376
- Purvis, O.W., Coppins, B.J., Hawksworth, D.L., James, P.W., Moore, D.M. 1992. The lichen flora of Great Britain and Ireland, The Natural History Museum Press, The British Lichen Society, London.
- Ramaut, J. L., Corvisier, M. (1975). "Effets inhibiteurs des extraits de *Cladonia impexa* Harm., *C. gracilis* (L.) Willd. et *Cornicularia muricata* (Ach.) Ach. sur la germination des graines de *Pinus sylvestris* L." *Oecol. Plant.* 10(3): 295-299.
- Rejmanek, M. (1999). "Invasive plant species and invisable ecosystems." O.T. Sandlund & Al. (Eds.) *Invasive Species and biodiversity management*; Kluwer Academic Publishers: 79-102.
- Rice, E.L., 1979, Allelopathy. an uptade. *The Bot. Rev.* 45 :15-109.
- Rice, E.L., 1984, Allelopathy. 2nd ed. Academic Press, Inc., NY p124
- Richards, P. W. (1929). "Notes on the ecology of the bryophytes and lichens at Blackney point, Norfolk." *Journal of Ecology* 17: 127-140.
- Richards, P.W., 1963, *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *Campylopus polytrichoides* De Not. In the British Isles ; a preliminary account. *Trans. Brit. Bryol. Soc.* 4 : 404-417.
- Robin, M., 1995, La télédétection, Nathan Université, Série Fac Géographie, 318p.
- Rogers, R.W., 1972, Soil surface lichens in arid and sub arid south eastern Australia. *Australian Journal of Botany* vol 20 : 301-316.
- Rogers, R. W. (1990). "Ecological strategies of lichens." *Lichenologist* 22(2): 149-162.
- Rose, F. (1976). "Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands." *Lichenology: progress and problems*, Academic Press, London and New York 8: 279-307.
- Rozé, F. ,2002, Dynamique, Analyse et Typologie des dunes grises. In *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique*, Coord. J. Favennec, Ed. Les dossiers forestiers ONF, p122-127.
- Rozé, F. ,2002, Conservation des dunes grises. In *Connaissance et gestion durable des dunes de la côte atlantique*, Coord. J. Favennec, Ed. Les dossiers forestiers ONF, p224-228.
- Roxburgh, S. H., Shea, K., Wilson, J.B. (2004). "The intermediate hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence." *Ecology* 85 (2): 359-371.
- Rundel, P. W. (1978). "The ecological role of secondary lichen substances." *Biochemical systematics and Ecology* 6: 156-170.
- Sakai, A. K. A. (2001). "The population biology of invasive species." *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Sandlund, O. T., Schei, P.J., Viken, A. (1999). "Introduction: the many aspects of the invasive alien species problem." O.T. Sandlund & Al. (Eds.) *Invasive Species and biodiversity management*; Kluwer Academic Publishers: 1-7.
- Savoie, J.M., 1990, Catalogue des types de stations forestières des dunes littorales aquitaine et du Marensin. Office National des Forêts, Direction Régionale Aquitaine, 209p.
- Scott, G.D. 1956, Further investigations of some lichens for fixation of nitrogène. *New Phytol.* 55, 111-116.
- Scott, G.A.M. 1982, Desert bryophytes. In A.J.E. Smith (ed.), *Bryophyte ecology. primary production* 105-122. Chapman & Hall, London.
- Shaw A.J., 1992, The evolutionary capacity of bryophytes and lichens. In Bates J.W. & Farmer H.M. (eds.) *Bryophytes and lichens in a changing environment.* pp 362-379. Oxford.
- Sedia, E.G., Ehrenfeld, J.G., 2003, Lichens and mosses promote alternate stable plant communities in the New Jersey Pinelands. *Oikos* 100 : 447-458.
- Smith, A.J.E., 1980. The moss flora of Great Britain and Ireland, Cambridge University Press.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1995, *Biometry.* 3^{ème} ed. New York, Freeman (ed.), 881p.

- Stark, S., Hyvärinen, M., 2003, Are phenolics leaching from the lichen *Cladonia stellaris* sources of energy rather than allelopathic agents for soil microorganisms ? *Soil Biology & Biochemistry* 35 : 1381-1385.
- Stieperaere, H., Jacques, E., 1995, The spread of *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Belgium. *Belg. Journ. Bot.*, 128 : 117-123.
- Strömer, P., 1958, Some mosses from the phytogeographical excursion 1-9 through the Armorican massive in 1954. *Rev. Bryol. Lich.*, 27 : 13-16.
- Ter Braak, C.J.F. 1996. Unimodal models to relate species to environment. DLO-agricultural mathematics Group, Wageningen.
- Theau, J., Peddle, D.R., Duguay, C.R., 2005, Mapping lichen in a caribou habitat of Northern Quebec, Canada, using an enhanced-classification method and spectral mixture analysis. *Remote sensing of Environment* 94 : 232-243.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996, Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379 :718-720.
- Topham, P. B., Hitch, C.J.B. (1985). "A study of lichen in relation to dune succession at Tentsumir Point National Nature Reserve." *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 44: 347-355.
- Touffet, J., 1999, Les Bryophytes du Massif Armoricain. *Botanica Rhedonica, Nouvelle Série*, n°4, pp33-57.
- Turmel, J. M. (1950). "Ecologie de quelques mousses des dunes du Cotentin." *Revue bryologique et lichénologique*: 50-62.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burgess, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M. & Webb, D.A. (eds) 1968-1980. *Flora Europea*, Vol 1-5. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Vogt-Andersen, U., 1995, Resistance of Danish coastal vegetation types to human trampling. *Biological conservation* 71 : 223-230.
- Warming, E., 1896, *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. O Bornträger. Berlin, 412p
- Warming, E. 1909. *Dansk plantevaekst* 2: 1-376. Klitterne. Kobenhavn og Kristiania.
- Watson, W. (1918). "Cryptogamic vegetation of the sand-dunes of the west coast of England." *Journal of Ecology* 6: 126-143.
- Watt A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35: 1-22.
- Westhoff, V. (1971). "La végétation des dunes pauvres en calcaire aux îles frisonnes neerlandaises." In *Colloques phytosociologiques I: dunes*: 71-77.
- White, P.S., 1979, Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review* 45 : 229-299.
- Wilson, J.B., 1990, Mechanisms of species coexistence : twelve explanations for Hutchinson's « paradox of the plankton » : evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology* 13 : 17-42.
- Wissel, C., 1984, A universal law of the characteristic return time near thresholds. *Oecologia* 65 :101-107.
- Wolseley, P.A., Aguirre-Hudson, B., 1991, Lichens as indicators of environmental change in the tropical forests of Thailand. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 1 : 170-175.
- Yarranton G.A. & Morrison R.G., 1974, Dynamics of a primary succession: nucleation, *J. of Ecology*: 417-428.
- Zamfir, M., 1999, From pattern to process - studies on limestone grassland, with emphasis on the bryophyte-lichen layer and its effects on vascular plants. PhD Thesis. Uppsala University, Uppsala, Sweden.
- Zanten van, B. O., Pocs, T. (1981). "Distribution and dispersal of bryophytes." In *Advances in Bryology*, vol1, J. Cramer (ed.): 479-562.
- Zopf, W., 1908, Beiträge zu einer chemischen Monographie der Cladoniaceen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 26 : 51-113.

Liste des Figures et des Tableaux

Figures

- Figure 1 : Répartition géographique des dunes littorales sur la façade atlantique de la France. - p8
- Figure 2 : Profil théorique de la dune littorale non boisée - Zonation des grands habitats. - p9
- Figure 3 : Présentation des 9 sites de dunes littorales étudiés. - p14
- Figure 4 : Détails des phases de la méthodologie d'analyse d'image et de cartographie des peuplements. - p24
- Figure 5 : Distribution le long d'un transect des espèces de mousses et lichens dans les différents habitats de la dune non boisée. - p28
- Figure 6 : Résultat de la classification sur l'image, quantification et cartographie de la végétation le long d'un transect à Tarnos, printemps 2002. - p31
- Figure 7 : Projections des 29 espèces et des 124 relevés dans les plans de l'Analyse Factorielle AFC=DCA, mise en évidence de 5 groupes. - p40
- Figure 8 : Projections des 29 espèces et des 5 variables environnementales dans les plans factoriels 1-2 et 1-3 de l'Analyse Factorielle sous contraintes linéaires AFCvi=CCA. - p43
- Figure 9 : Moyennes des pH mesurées sous les cinq communautés. - p44
- Figure 10 : Moyennes du pourcentage de Calcaire total mesurées sous les cinq communautés. - p45
- Figure 11 : Moyennes des pourcentages de Matière organique, de Carbone, et d'Azote total mesurées sous les cinq communautés. - p45
- Figure 12 : Projection des cinq groupes d'espèces et des six paramètres édaphiques dans les plans 1-2 et 1-3 de l'Analyse Factorielle sous contraintes linéaires AFCvi=CCA. - p46
- Figure 13 : Site de la Pointe d'Arçay, localisation de l'étude. - p59
- Figure 14 : Projection des espèces et des relevés dans le plan des axes 1-2 de l'Analyse factorielle des correspondances. - p64
- Figure 15 : Succession des groupes de mousses et de lichens à la Pointe d'Arçay : tableau récapitulatif. - p67
- Figure 16 : Analyse diachronique avec 1 relevé par an de la fréquence relative des mousses et lichens sur 77 carrés permanents par habitat. - p78
- Figure 17 : Analyse diachronique avec 2 relevés par an de la fréquence relative des mousses et lichens sur 3 carrés permanents par habitat. - p81
- Figure 18 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des peuplements mesurée sur les lignes permanentes en dune de transition (zone 1) après décapage. P84
- Figure 19 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 2) après décapage. - p85
- Figure 20 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des espèces mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 2) après décapage. - p86
- Figure 21 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 3) après décapage. - p87
- Figure 22 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des espèces mesurée sur les lignes permanentes en arrière dune fixée (zone 3) après décapage. - p87
- Figure 23 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur des carrés permanents soumis à un saupoudrage en arrière dune fixée. - p89
- Figure 24 : Evolution de la moyenne de la fréquence relative des communautés mesurée sur des carrés permanents soumis à un saupoudrage en arrière dune fixée. - p89
- Figure 25 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un sanglier en arrière dune fixée. - p91
- Figure 26 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un sanglier en arrière dune fixée. - p91

- Figure 27 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un lapin en dune fixée. - p93
- Figure 28 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un lapin en dune fixée. - p93
- Figure 29 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un lapin en arrière dune fixée. - p95
- Figure 30 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par un lapin en arrière dune fixée. - p95
- Figure 31 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par piétinement en dune fixée. - p97
- Figure 32 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par piétinement en dune fixée. - p97
- Figure 33 : Evolution de la fréquence relative des peuplements et des communautés mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par le feu en dune de transition. - p99
- Figure 34 : Evolution de la fréquence relative des espèces et de la richesse spécifique mesurée sur un carré permanent ayant subi une perturbation par le feu en dune de transition. - p99
- Figure 35 : Protocole opératoire pour l'analyse des extraits aqueux des trois *Cladonia* par Chromatographie sur Couches Minces. - p112
- Figure 36 : Résultats de la Chromatographie sur Couches Minces, mise en évidence des acides lichéniques. - p118
- Figure 37 : Résultats de la Chromatographie sur Couches Minces, mise en évidence des sucres. - p119
- Figure 38 : Influence des extraits aqueux de trois *Cladonia* sur la germination de *Helichrysum stoechas*. - p120
- Figure 39 : Influence des extraits aqueux de trois *Cladonia* sur le développement potentiel de *Campylopus introflexus*. (bourgeons). - p122
- Figure 40 : Influence des extraits aqueux de trois *Cladonia* sur le développement potentiel de *Campylopus introflexus*. (longueur des filaments). - p122
- Figure 41 : Distribution de *Campylopus introflexus* sur le littoral dans l'Ouest de la France, 02/2004. - p131
- Figure 42 : Suivi de la fréquence relative de *Campylopus introflexus* sur les six carrés permanents de l'observatoire à trois dates. - p134
- Figure 43 : Suivi diachronique sur lignes permanentes de la moyenne des fréquences relatives des espèces de mousses et lichens sur 1 an à trois dates. P134
- Figure 44 : Relations entre les variables environnementales et les espèces de mousses et lichens présentes en dune fixée et arrière dune fixée. - p136
- Figure 45 : Vulnérabilité des habitats du littoral atlantique de la France face à *Campylopus introflexus*, mousse invasive. - p140
- Figure 46 : Bilan des dynamiques des communautés de mousses et lichens en système non perturbé : mise en évidence de trois états de stabilité. - p149
- Figure 47 : Bilan des phénomènes de réponse des communautés des cinq mousses et lichens en système perturbé : typologie fonctionnelle et intérêts pour la gestion. - p150

Photos 1 à 5 : p121

Tableaux

- Tableau 1 : Traits biologiques mesurés sur les espèces et les communautés. - p16
- Tableau 2 : Liste et code des espèces de mousses recensées sur les dunes non boisées de la façade atlantique en relation avec les traits biologiques. - p19
- Tableau 3 : Liste et code des espèces de lichens recensées sur les dunes non boisées de la façade atlantique en relation avec les traits biologiques. - p20
- Tableau 4 : Caractéristiques de la prise de vue aérienne verticale à basse altitude réalisée en paramoteur. -p25
- Tableau 5 : Classes d'objets définis par photointerprétation utilisées lors de l'analyse. - p27

- Tableau 6 : Mise en évidence de cinq groupes d'espèces de mousses et lichens et de leur espèces discriminantes en relation avec le système de stratégies de vie. - p41
- Tableau 7 : Taux d'importance des paramètres littoraux reliés aux 29 espèces de mousses et lichens des 124 carrés permanents après le test de permutation de Monte-Carlo. - p43
- Tableau 8 : Résultats des mesures pédologiques effectuées sous chaque communauté. - p44
- Tableau 9 : Taux d'importance des paramètres édaphiques reliés aux 5 groupes d'espèces de mousses et lichens des 142 relevés pédologiques après le test de permutation de Monte-Carlo. - p46
- Tableau 10 : Mise en évidence de gradients d'évolution du sol et relations avec les paramètres stationnels pour les cinq communautés identifiées après les analyses factorielles des correspondances avec valeurs instrumentales (AFCvi=CCA). - p53
- Tableau 11 : Résultats des analyses de la couche superficielle du sol sur trois stations du transect T1, pointe d'Arçay, automne 2001. - p61
- Tableau 12 : Relevés des espèces de mousses et lichens sur carrés 1x1m en fonction de la date de fixation. - p62
- Tableau 13 : Bilan des protocoles de suivi diachronique du tapis bryolichénique en réponses aux perturbations. - p76
- Tableau 14 : Intensités des perturbations observées au niveau de la couverture bryolichénique sur des carrés permanents dans trois habitats de la dune non boisée. - p77
- Tableau 15 : Comparaison des groupes d'espèces et des stratégies de vie communes et mise en évidence de trois états de stabilité de la dune. - p105
- Tableau 16 : Préparation des solutions à partir des échantillons de thalle de trois *Cladonia*. - p110
- Tableau 17 : Composition chimique des trois *Cladonia*. - p111
- Tableau 18 : Composition spécifique de chaque carré et traitements utilisés sur les peuplements. - p116
- Tableau 19 : Rendement de l'extraction à l'eau pour les trois *Cladonia*. - p117
- Tableau 20 : Variables environnementales mesurées sur les carrés permanents, utilisés dans l'Analyse Factorielle de Correspondances (CCA). - p129
- Tableau 21 : Relevés et compléments bibliographiques sur l'invasion de *Campylopus introflexus* sur la façade atlantique de la France. - p132
- Tableau 22 : Fréquence d'apparition de *Campylopus introflexus* sur l'observatoire (de 2001 à 2003). - p133
- Tableau 23 : Taux d'importance des facteurs environnementaux reliés aux 27 espèces de mousses et lichens des 62 carrés permanents après le test de permutation de Monte-Carlo. - p136

Annexes

Définition d'un Observatoire: les sites d'études

La zone étudiée est l'ensemble des dunes littorales non boisées de l'arc atlantique de la France. L'étude s'étend donc de la pointe du Raz (Finistère) au nord, à l'embouchure de l'Adour (Landes) au sud. Les limites arbitrairement définies de la dune non boisée sont l'estran au niveau de la plage à l'ouest et la lisière de la forêt de protection généralement située à l'est sur le transect dunaire atlantique français.

La mise en œuvre concrète sur le terrain des objectifs d'étude à l'aide des outils d'analyse définissent un observatoire dans la zone géographique d'étude. L'observatoire est le lieu d'observations et de mesures. Les sites de suivi ont été retenus en fonction de l'intérêt patrimonial des groupements végétaux qui s'y développent. Ils ont déjà fait l'objet de plusieurs études (inventaires floristiques, géomorphologie, paysage, impact touristique, aménagements...) ainsi que des inventaires (ZNIEFF, ZICO). Tous les sites ont été proposés comme site d'intérêt communautaire (SIC) pour faire partie du réseau Natura 2000.

De la Bretagne au sud des Landes :

- Dans le Morbihan (56) : La dune domaniale de Quiberon –Plouharnel **(1)**,
- En Loire atlantique (44) : La pointe de Pen Bron (la Turballe), site du Conservatoire du Littoral CELRL **(2)**,
- En Vendée (85) : La Réserve Naturelles de La pointe d'Arçay, Site Natura 2000, **(3)**
- En Charente maritime (17) : sur l'île d'Oléron, la dune de St Trojan **(4)** et la Pointe Espagnole dans la forêt domaniale de la Coubre (commune de la Tremblade), **(5)**
- En Gironde (33) : la dune domaniale du Flamand à Vendays-Montalivet **(6)** et le site du Conservatoire du Littoral, la « Pointe » et la « dune des ensablés » à Lège-Cap Ferret, **(7)**
- Dans les Landes (40) : les dunes domaniales de Mimizan **(8)** et de Tarnos **(9)**.

Au cours de l'année 2001, un observatoire composé de 124 carrés permanents a été mis en place sur 9 sites de dunes non boisées réparties dans les grands ensembles de dunes de la façade atlantique de la France. Cet observatoire expérimental a été mis en place en relation avec le gestionnaire (Office National des Forêts, ONF) afin d'étudier les différentes communautés de mousses et lichens (distribution, dynamique) présentes au sein des dunes littorales atlantiques de la France. Les carrés permanents (1x1m) sont distribués sur la dune en fonction de la présence d'un tapis de mousses et lichens dans les grandes unités paysagères de la végétation des dunes.

1. La dune domaniale de Quiberon - Plouharnel

Présentation (d'après Gouguet)

Les dunes domaniales de Quiberon - Plouharnel appartiennent au plus vaste cordon dunaire de Bretagne qui s'étend sur 25 kilomètres entre Gâvres et la presqu'île de Quiberon. Le site s'articule en trois grandes parties : la dune blanche (plus dégradée au nord qu'au sud), la dune grise (fortement dégradée par endroit), la dune boisée (les premiers semis de pins maritimes débutèrent en 1852). La partie de dunes propriété de l'Etat s'étend sur 327 ha. Les activités humaines, essentiellement tourisme et pratiques militaires, ont marqué et marquent encore de leurs empreintes le paysage.

Analyse du milieu naturel

L'arc dunaire est soumis à l'influence méridionale et joue un rôle important pour les migrations faunistiques. Il est situé sur une limite biogéographique importante. Certains groupements végétaux ont un caractère presque méditerranéen. Ce cordon, formé pendant l'ère Quaternaire lors de la transgression flandrienne, a rattaché à son extrémité sud l'ancienne île de Quiberon au continent, formant un tombolo simple, séparant le Golfe du Morbihan sur sa façade est à l'Océan Atlantique, à l'ouest.

Plusieurs études (Universités de Brest et Rennes) ont mis en évidence l'extrême richesse floristique de la dune grise. C'est un écosystème rare, riche, fragile et dégradé (pression anthropique).

Valeur patrimoniale et types de protection

La dune fait partie de la Zone Naturelle d'intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF de type I) de « la dune de Penthièvre ». Elle recèle au moins 29 espèces protégées (aux niveaux régional, national, international), dont 16 espèces d'orchidées (37 espèces sont connues en Bretagne).

Un projet de Grand Site, initié par le Conservatoire du Littoral (CELRL), vise à coordonner les politiques d'aménagement et à engager une réflexion globale et concertée sur l'aménagement de tout l'arc dunaire, entre Gâvres et Quiberon.

2. La Pointe de Pen Bron

Présentation (d'après Gouguet)

Le site est situé sur la flèche sableuse de Pen Bron, sur la commune de la Turballe (Loire Atlantique). Cette flèche ferme les marais de Guérande. L'accès à l'Océan Atlantique à l'ouest et l'évacuation du marais se faisant par un canal face au Croisic. Le site se compose donc dans sa façade ouest d'une formation dunaire relativement récente (remontée marine vers -4000 ans avant J.C.) dont la fixation n'a été réellement entreprise qu'au milieu du XIX^{ème} siècle. Sa façade Est, tournée vers le marais, est une interface entre milieu dunaire et le marais. Il présente une surface de 45,43 hectares, l'altitude ne dépasse pas sept mètres. Cette propriété du Conservatoire du Littoral (CELRL) est en partie gérée par l'Office National des Forêts (DR et SID Nantes), la forêt bénéficiant du Régime Forestier depuis l'arrêté préfectoral du 12 novembre 1998. La partie sud du site est propriété des Hôpitaux de La Turballe, elle est fermée au public.

Analyse du milieu naturel

Le climat est de type océanique et de par sa position géographique, il présente un ensoleillement moyen annuel de 1705 heures et une pluviométrie moyenne annuelle de 740mm (station Météo France de Saint-Nazaire). Le vent, vents dominants de secteur sud-ouest, est le facteur climatique le plus important, les peuplements en lisière présentent des arbres anémomorphosés. La composition du sol peut se symboliser par un gradient ouest-est de fertilité. Il est constitué de sable dunaire assez grossier, avec une couche de matière organique plus ou moins décomposée, peu épaisse, dans la partie ouest du site tandis que les sols de la partie est sont les plus évolués.

Le site présente une diversité et une richesse floristique exceptionnelles, mais deux facteurs d'origine anthropique tendent à réduire la diversité : le piétinement de la dune par le passage du public et les modifications des réseaux hydrauliques du côté du marais.

Valeur patrimoniale et types de protection

Il est à noter que depuis l'arrêté préfectoral du 13 mai 1992, « il est interdit en tout temps et sur le territoire du département de Loire Atlantique de ramasser les espèces sauvages des genres *Cladonia* et *Cladina* (lichens fruticuleux) ».

3. La Pointe d'Arçay

Présentation (d'après Gouguet, 1998)

Le territoire de la Pointe d'Arçay est situé sur la commune de la Faute/mer, au sud-ouest du département de la Vendée. Les limites du site sont constituées par les limites de la Réserve de Chasse créée dès 1951 par deux arrêtés ministériels. Sa surface est estimée à 1035 hectares se découpant en deux : une partie terrestre de 291 hectares et une partie maritime calculée à 744 hectares. (Compte tenu de l'évolution perpétuelle de ces milieux littoraux, ces chiffres ne peuvent être pris qu'à titre indicatif.)

Le site est classé comme Réserve Naturelle de France et Réserve de Chasse. Plusieurs services administratifs sont concernés par la Pointe d'Arçay :

- Le Service Maritime de la Direction Départementale de l'Équipement assure la gestion du domaine public maritime qui consiste à effectuer une surveillance du littoral et à répondre aux élus ainsi qu'aux particuliers souhaitant utiliser une partie de ce domaine.
- Le Service des Affaires Maritimes est chargé de la gestion des marins, des navires et de la mer pour les activités liées à l'exploitation des ressources vivantes de la mer.
- L'Office National de la Chasse a pour mission de maintenir et d'améliorer le capital cynégétique. Il participe à la police de la chasse, coordonne et contrôle l'activité des fédérations départementales de chasseurs et participe à des recherches, études, enseignements, interventions et réalisations en faveur de la chasse et de la protection de la faune sauvage.

- L'Office National des Forêts gère la partie terrestre du site qui est un terrain domanial. Il est donc chargé de sa conservation et de sa protection. Le plan forestier précise que le milieu doit être maintenu aussi semblable à lui-même et aussi stable que possible, tant pour des raisons de protections que pour l'intérêt scientifique que présente le site.
- Le Chef du Service Interdépartemental (SID) Loire-Atlantique-Vendée de l'ONF est le directeur de la Réserve de la Pointe d'Arçay.

Analyse du milieu naturel

La partie terrestre de la Pointe d'Arçay est constituée d'une flèche littorale sableuse qui s'allonge sur environ six kilomètres, parallèlement au continent entre l'Océan Atlantique à l'ouest (Pertuis Breton) et l'estuaire du Lay à l'est. Cette presqu'île présente une juxtaposition intéressante de milieux différents.

La Pointe d'Arçay est une flèche littorale constituée de sables marins alternant avec du bri (argile d'origine marine). La formation d'une flèche sableuse nécessite à l'origine la présence d'un fond rocheux. En exerçant un obstacle à la houle, le mouvement est freiné et les plus gros matériaux en suspension (graviers, sables) se déposent. Les bancs qui commencent à émerger vont faire office d'amorce à la flèche. Le jeu de la dérive littorale et l'action éolienne assurent ensuite la progression de la flèche par accumulation sableuse. C'est sur les branches (promontoire rocheux) du Rocher que s'appuie la flèche de la Pointe d'Arçay. Des conditions hydrodynamiques particulières sont également réunies afin de permettre une sédimentation régulière et importante. De plus, les installations humaines (bouchots), augmentant la rugosité du littoral, favorisent la sédimentation. Enfin, le Lay joue un rôle important, formant un épis naturel, il bloque les sédiments sur la Pointe en empêchant leur transit vers la pointe de l'Aiguillon. Par conséquent, il se produit un double phénomène d'engraissement ; un engraissement longitudinal correspondant à la progression de la flèche dans la direction de la dérive littorale (il s'effectue par l'emboîtement de crochets curvilignes formés par l'action conjuguée du vent et de la houle), un engraissement transversal correspondant à l'élargissement de la flèche dans le sens est-ouest. Le rythme de la progression mesurée depuis 1824 (relevés topographiques puis photographies aériennes depuis 1945) se situe aux alentours de 20 mètres par an.

Le milieu dunaire, en perpétuelle évolution, aurait tendance à se fermer au fur et à mesure du vieillissement des crochons. Des semis naturels de pins viennent s'installer sur les dunes fixées non boisées. Ce mouvement naturel est fortement contrarié par les conditions écologiques qui règnent dans ces milieux (sécheresse, aridité, salinité, mobilité du substrat...). Des espèces d'intérêt peuvent y être rencontrées : l'oeillet de France (*Dianthus gallicus*), espèce protégée au niveau national et le panicaut (*Eryngium maritimum*), espèce protégée en Vendée.

Le caractère unique du développement de la flèche et de la fixation des sables a permis l'étude des communautés le long d'une chronoséquence (voir partie 2, ch1)

Valeur patrimoniale et types de protection

Les inventaires effectués permettent de mettre en évidence la richesse du site, l'intérêt remarquable qu'il représente. 11 habitats d'intérêt communautaire (annexe 1) sont recensés dont deux à caractère prioritaire : les dunes fixées à végétation herbacée (code Corinne 16.221) et les forêts dunaires à *Pinus pinaster* naturelles (16.29 x 42.8).

Depuis 1951 (Arrêté du Ministère de l'Agriculture du 14 juin 1951), une réserve de chasse est créée où « tout acte de chasse est rigoureusement interdit, et l'accès est interdit à toute personne qui ne sera pas munie d'une autorisation spéciale ». Par la suite, le site cumule les protections : Réserve Naturelle au 1^{er} avril 1979, Réserve Biologique Domaniale dirigée au 12 janvier 1981, incorporé au Parc Inter Régional du marais poitevin. Enfin, la pointe est classée en Zone Naturelle d'intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF n°50550006) de type I, Zone d'intérêt communautaire pour la Conservation des Oiseaux (ZICO n°PL13), Zone de Protection Spéciale dite « flèche littorale sableuse de la Pointe d'Arçay et lagune de la Belle Henriette » (ZPS n°0205001). La pointe est proposée au titre de la Convention de RAMSAR (conservation des zones humides, ratifiée par la France en 1986), elle fait partie du site « 053 Baie de l'Aiguillon et Pointe d'Arçay », et du réseau Natura 2000, « site n°27 La Pointe d'Arçay ».

4. La dune de Saint Trojan

Présentation (d'après CHAIGNEAU, 1997)

L'île d'Oléron est la plus grande île (175000 hectares) de la France métropolitaine après la Corse. Elle est reliée au continent par un pont depuis 1966 (gratuit depuis avril 1991). Elle est constituée de terrains datant du Secondaire (calcaire détritique, 100 M ans), qui sont venus se déposer, au moment de la transgression flandrienne, dans les zones basses, des alluvions laguno-marines formant des marais, et sur les côtes ouest et nord des sédiments sableux stockées sur le plateau continental et déposés sur les côtes par la mer et par le vent.

A partir du 16^{ème} siècle, les dépôts et les mouvements de sable sont tels que les villages sont enfouis et que les dunes mobiles connaissent un fort développement.

Les travaux de fixation débutèrent en 1819 autour du bourg très menacé de Saint Trojan. Depuis 1810, le trait de côte s'est déplacé d'environ deux kilomètres vers l'ouest au sud de l'île, la côte nord du Pertuis de Maumusson a quant à elle progressé d'un kilomètre vers le sud-ouest, et la surface conquise sur la mer a été d'environ 1000 hectares.

Analyse du milieu naturel

La flore des dunes oléronnaises présente des caractéristiques toutes particulières. Hormis les cortèges floristiques des dunes blanches et des dunes grises du littoral sud atlantique, on y trouve des espèces originales telles que *Ephedra dystachia* et de rares endémiques telles que *Omphalodes littoralis*.

Dans les dépressions humides de la dune grise, on rencontre *Epipactis palustris* et *Spiranthes aestivalis*. Certaines espèces de la vielle dune calcaire, *Osiris alba* et *Daphne gnidium*, sont fortement présentes sur la lisière forestière et en forêt.

Valeur patrimoniale et types de protection

Certaines plantes comme *Pancratium maritimum* (protégé en Poitou-Charente, arrêté du 19/04/88) et *Dianthus gallicus* (protégé au niveau national, annexe 1), sont à la limite de la disparition, victime du ramassage.

5. La Pointe Espagnole à la Coubre

Présentation (d'après LE THERIZIEN, 1979 et DE MONTAIGNAC, 1997)

On désigne sous le vocable de presqu'île d'Arvert, la fraction de continent qui, entre le fleuve côtier de la Seudre au nord et l'estuaire de la Gironde au sud, constitue le front d'océan, ce site est presque parfaitement rectiligne sur onze kilomètres et orienté nord-sud. Cette côte est dans le prolongement parfait de la côte sud-ouest de l'île d'Oléron dont elle est séparée par le seuil (pertuis) de Maumusson, étroit et peu profond, bras méridional de l'embouchure de la Seudre. C'est dans la partie nord de la dune domaniale que s'étend le site de la Pointe Espagnole dont le trait de côte, en accrétion, fait l'objet d'un suivi depuis 1950.

Analyse du milieu naturel

Sur cette côte, depuis un passé très récent (moins de 10000 ans), le sable marin accumulé en dunes a recouvert un sous-sol calcaire crétacé, qui apparaît vers l'est en arrière des dunes.

La dynamique dunaire progressive y a été très active pendant un siècle environ, jusqu'aux années 1970. Actuellement, ce secteur constitue un ensemble particulièrement intéressant puisque s'y trouvent juxtaposées : au nord, une portion de côte largement stabilisée quant à l'érosion marine mais soumise à une très forte érosion éolienne et au sud, au contraire, une portion de côte sur laquelle l'érosion marine est très active et où la régression est très marquée.

Valeur patrimoniale et types de protection

Un projet de création de Réserve Biologique Domaniale (RBD) dirigée, forme de protection forte, est à l'étude sur la partie nord du site (Pointe Espagnole), avec comme objectif premier la préservation et l'étude du milieu naturel.

6. La dune du Flamand, Vendays-Montalivet

Présentation

Coincé entre les Landes de Gascogne au sud et la Charente Maritime au nord, le Nord Médoc reste un espace unique en son genre, bien caractéristique du littoral aquitain, délimité à l'ouest par l'Océan atlantique, bordé à l'est par l'estuaire de la Gironde.

Montalivet les bains est la projection sur la côte du bourg de Vendays depuis la deuxième moitié du 19^{ème} siècle. Son développement se fait surtout à partir du début des années 1950, puis par le développement du tourisme de masse à la fin des années 1960.

Au sud de la station, s'étend la dune de la forêt domaniale du Flamand. Le site est entièrement géré par l'Office National des Forêts (DR Bordeaux) qui y a appliqué une politique de protection et de mise en valeur par la création de plan-plage ONF (achevé en 1994). L'objectif est de concilier accueil des estivants, sécurité et protection du milieu naturel.

La présence d'une route en arrière de la dune (partie nord dune site), voie souvent ensablée, permet l'accès à la plage sur toute la longueur, cela entraîne de nombreuses dégradations du milieu et des problèmes de sécurité.

Analyse du milieu naturel

La dune présente un profil de dune basse. L'estran se trouve directement au pied de la falaise, au sommet de laquelle se trouve le niveau de base de la zone continentale. La falaise reste modeste (3 mètres de développement au nord, jusqu'à une dizaine de mètres plus au sud), résultant d'une érosion marine brutale qui a emporté le pied de la dune. La dune ne présente qu'un faible recul (0,4 m/an), ceci est sans doute lié à la présence d'affleurements d'argile sur la plage, de rochers, et aussi de galets au large qui permettent d'atténuer l'énergie des houles.

Valeur patrimoniale et types de protection

La dune littorale domaniale du Flamand est inscrite en Zone Naturelle d'intérêt Ecologique Faunistique et Floristique de type 2. Les dunes fixées à végétation herbacée (code Corinne 16.221) sont recensées comme habitat à caractère prioritaire (annexe I de la Directive « Habitats »).

7. Les dunes du Cap Ferret

Présentation (d'après COURDIER & DUVAL, 1997)

L'extrémité sud de la flèche sableuse du Cap Ferret d'une longueur de 4700 mètres et d'une largeur moyenne de 1200 mètres constitue un ensemble dissymétrique très marqué : à l'est sur 800 mètres de large un espace urbanisé dense de villas résidentielles sous couvert forestier de pins maritimes, à l'ouest sur 400 mètres de large en moyenne un ensemble dunaire stabilisé comme l'ensemble du littoral girondin vers la moitié du XIX^{ème} siècle et entretenu jusque vers les années 1970.

A partir de cette date, la conjugaison des facteurs naturels (érosion marine, érosion éolienne) et des facteurs anthropiques (cheminement piétonnier) ainsi que l'absence de travaux d'entretien a conduit à une évolution générale régressive du site dunaire induisant l'envahissement de certaines maisons et un risque pour le front urbanisé. Après maîtrise foncière (achat amiable ou expropriation), le Conservatoire du littoral (CELRL) a décidé de réaliser les travaux de réhabilitation de l'ensemble du cordon dunaire afin de contrôler au mieux les mouvements sableux tout en conservant l'entité paysagère exceptionnelle que constitue ce site. Il est propriétaire de 254 hectares de dunes dont la gestion est confiée à l'Office National des Forêts (DR Bordeaux).

Analyse du milieu naturel

Entre l'Océan Atlantique et le Bassin d'Arcachon, le Cap Ferret est né, voilà 3000 ans, des dépôts successifs provoqués par les mouvements du delta de la Leyre. Soumises à une forte fréquentation touristique et à l'action conjuguée de la mer et du vent, les dunes du Cap Ferret sont instables et fragiles. L'évolution géomorphologique du Bassin d'Arcachon est très rapide. Depuis le Flandrien, la presqu'île du Cap Ferret s'allonge en poulie (flèche sableuse) alimenté par la dérive littorale nord-sud. Depuis 1770, la presqu'île a progressé vers le sud de près de quatre kilomètres. Pendant cette période ont alterné des phases de progression et de recul. A l'heure actuelle, on est en phase de régression.

Valeur patrimoniale et types de protection

Le site présente une richesse tant sur le plan floristique que faunistique, en particulier notons la présence de nombreux insectes parmi lesquels le plus grand hyménoptère d'Europe : la grande scolie des jardins.

Les dunes fixées à végétation herbacée (code Corinne 16.221) sont recensées comme habitat à caractère prioritaire (annexe I de la Directive « Habitats »).

8. La dune domaniale de Mimizan

Présentation (d'après BARRERE & PASTUKA, 1997)

La station balnéaire de Mimizan-plage, créée au début du 20^{ème} siècle, s'est développée de part et d'autre du courant de Mimizan (exutoire des grands lacs landais situés à l'est de la forêt littorale), elle prit un nouvel essor sous l'impulsion de la Mission Interministérielle d'Aménagement de Côte Aquitaine (MIACA créée par décret du 20 octobre 1967). La station est encadrée par les forêts domaniales de Sainte-Eulalie au nord (Centre d'Essais des Landes CEL) et de Mimizan au sud.

Au niveau de l'agglomération, la dune littorale, en front de mer est en majeure partie construite. On assiste donc à la confrontation d'une dune urbanisée avec une dune naturelle très soumise à la fréquentation touristique car l'accès à la dune et à la forêt sont libres.

Des travaux de réhabilitation et de protection de la dune visant à remettre en état la dune tout en assurant sa fermeture vis-à-vis de la fréquentation (information et sensibilisation du public) ont été réalisés par le rattachement du projet à un programme de financement européen, LIFE *Biodiversité et Protection dunaire 1992-95*.

Analyse du milieu naturel

La dune présente un profil tabulaire de grande largeur, résultant de l'érosion marine sur un profil calibré. Au sud, la dune fixée (la lette) s'étend sur une largeur de 80 à 100 mètres, caractéristique des dunes du nord des Landes, en fonction du recul ou de la pénétration de la forêt de protection. Cette lette, très large, permet le développement sur de grandes surfaces des peuplements de mousses et de lichens, associés à la végétation caractéristique des dunes grises dominées par l'immortelle (*Helichrysum stoechas*).

Valeur patrimoniale et types de protection

La dune littorale domaniale de Mimizan est inscrite dans une Zone Naturelle d'intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) de type 2. Les dunes fixées à végétation herbacée (code Corinne 16.221) sont recensées comme habitat à caractère prioritaire (annexe I de la Directive « Habitats »).

9. La dune domaniale de Tarnos

Présentation du site

La dune domaniale de Tarnos se trouve encadrée au nord par le territoire de la commune d'Ondres, au sud, par l'embouchure de l'Adour, elle s'étend sur près de quatre kilomètres de linéaire. Du fait de la présence d'une zone industrielle, d'un pôle urbain important (agglomération Bayonne-Anglet-Biarritz), de sa facile accessibilité due à sa forme peu élevée, elle subit une forte pression anthropique causant de nombreuses dégradations. L'Office National des Forêts (ONF) gestionnaire du site, y applique une gestion conservatoire. Des travaux de réhabilitation et de protection de la dune visant à remettre en état la dune tout en assurant sa fermeture vis-à-vis de la fréquentation (information et sensibilisation du public par création d'un sentier-découverte) ont été réalisés par le rattachement du projet à un programme de financement européen, LIFE *Réhabilitation et gestion durable de quatre dunes françaises 1996-2000*.

Analyse du milieu naturel

La dune de Tarnos présente la caractéristique d'être une dune de très faible volume, formant une dune bordière naturelle. Cet édifice est représentatif des résultats des dynamiques marine et éolienne naturelles. L'installation, en haut de plage, au niveau des limites de laisses de hautes mers, d'une végétation pérenne à caractère halophile, provoque la rétention des sables mobilisés par le vent à partir de l'estran. Il s'est donc formé un bourrelet littoral, sa fragilité est favorisée par la granulométrie des sables en place sur la plage, les rendant peu mobilisables. Du fait de sa position à l'extrême sud du département des Landes, elle ne subit que très peu les effets de la dérive littorale.

Valeur patrimoniale et types de protection

Le site de Tarnos présente, du point de vue écologique, une richesse exceptionnelle liée à des conditions stationnelles (substrat, climat, position géographique), botaniques (influence du secteur ibérique) et anthropiques. On y recense une dizaine d'espèces (végétales et animales) endémiques et/ou protégées. La dune de Tarnos regroupe la plus grande population de lys maritimes (*Pancratium maritimum*) de toute la façade atlantique. La présence de *Euphorbia peplis*, espèce très rare, protégée est à noter : liste nationale (annexe 2), espèce prioritaire du Livre Rouge de la Flore menacée de France (tome 1).

La dune de Tarnos fait partie de la Zone Naturelle d'intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF de type II) des « forêts domaniales des dunes du sud ».

Une partie de la dune et de la forêt de protection vient d'être acquis par le Conservatoire du Littoral (CELRL) en 1999.

Un plan de gestion cynégétique (animaux) a été concerté entre le gestionnaire et les associations locales : la chasse traditionnelle à l'alouette est autorisée (filets), les populations de lapins sont régulées.

Table des Matières

INTRODUCTION GENERALE.....	7
-----------------------------------	----------

PARTIE 1 : COMPOSITION ET ORGANISATION DU TAPIS DE MOUSSES ET DE LICHENS.....	13
--------------------------------------------------------------------------------------	-----------

INTRODUCTION	13
---------------------------	-----------

CHAPITRE 1 : INVENTAIRE DES MOUSSES ET LICHENS DES DUNES NON BOISEES DE LA COTE ATLANTIQUE ET TRAITS BIOLOGIQUES.....	15
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------

1. INTRODUCTION.....	15
2. METHODE D'INVENTAIRE ET TRAITS BIOLOGIQUES MESURES	15
2.1. Zone d'étude.....	15
2.2. Méthode.....	15
2.3. Traits biologiques des espèces et des communautés	16
3. TYPES MORPHOLOGIQUES DES ESPECES RENCONTREES SUR LES DUNES.....	18

CHAPITRE 2. CARTOGRAPHIE DES POPULATIONS LE LONG D'UN TRANSECT	23
-----------------------------------------------------------------------------	-----------

1. INTRODUCTION.....	23
2. METHODE DE CARTOGRAPHIE PAR PRISES DE VUES AERIENNES.....	25
2.1. Relevés et prises de vues sur le terrain.....	25
2.2. Numérisation des prises de vues en haute résolution.....	25
2.3. Elaboration d'un Modèle Numérique de Terrain et Orthorectification.....	26
2.4. Signatures des objets et Classification supervisée.....	27
3. RESULTATS : DISTRIBUTION ET CARTOGRAPHIE DES PEUPELEMENTS DE MOUSSES ET LICHENS.....	29
4. DISCUSSION ET CONCLUSION.....	32

CHAPITRE 3. ANALYSE DES PATRONS DE DISTRIBUTION DES ESPECES SUR L'ENSEMBLE DE LA COTE ATLANTIQUE : LES DIFFERENTES COMMUNAUTES	35
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------

1. INTRODUCTION.....	35
2. MATERIELS ET METHODES.....	35
2.1. Relevés de végétation	35
2.2. Les stratégies de vie (Life-strategies) des espèces et des communautés.....	36
2.3. Distribution des espèces selon les caractéristiques environnementales du littoral.....	36
2.4. Protocole de mesures pédologiques	37
2.5. Analyses des données	38
3. RESULTATS	41
3.2. Distribution des espèces en fonction des paramètres stationnels.....	42
3.3. Relations sol-végétation	44
4. DISCUSSION : PATRONS DE DISTRIBUTION, RELATIONS AVEC FACTEURS EDAPHIQUES	47

SYNTHESE ET CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE.....	53
----------------------------------------------------------	-----------

PARTIE 2 : DYNAMIQUES DES MOUSSES ET LICHENS ET ROLES AU SEIN DE SYSTEMES NON PERTURBES ET PERTURBES..... 55

INTRODUCTION 55

CHAPITRE 1. SUCCESSION PRIMAIRE DES COMMUNAUTES DE MOUSSES ET LICHENS DES DUNES LITTORALES NON BOISEES ATLANTIQUES : EXEMPLE DE LA POINTE D'ARÇAY57

1. INTRODUCTION.....	57
2. MATERIELS ET METHODES.....	58
2.1. Chronoséquence et végétation présente	58
2.2. Analyse de sol et Caractérisation d'un gradient édaphique le long d'un transect	60
2.3. Relevés et analyse des données	60
3. RESULTATS	61
3.1. Analyse des sols des stations	61
3.2. Les espèces présentes	61
3.3. Les groupes d'espèces	63
3.4. Les stades de la succession.....	65
3.4. Résilience.....	66
3.5. Succession secondaire	66
3.6. Dynamiques dunaires et habitats	67
4. DISCUSSION : LES STADES DE SUCCESSION	67

CHAPITRE 2. ANALYSE DES REPONSES DES MOUSSES ET LICHENS AUX PERTURBATIONS.72

1. INTRODUCTION.....	72
2. MATERIEL ET METHODES.....	72
2.1. Evaluations des perturbations	72
2.2. Analyse diachronique du tapis bryolichénique par habitat.....	73
2.3. Etude expérimentale de la recolonisation après décapage	73
2.4. Analyse des processus de cicatrisation après perturbations sur carrés permanents.	74
3. RESULTATS	77
3.1. Analyse diachronique du tapis bryolichénique par habitat.....	77
3.2. Etude expérimentale de la recolonisation après décapage	83
3.3. Analyse des processus de cicatrisation après perturbations	88
5. DISCUSSION : RESISTANCE/RESILIENCE ET TRAITS COMMUNS DE REPONSE DES COMMUNAUTES AUX PERTURBATIONS.....	100

SYNTHESE ET CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE..... 104

PARTIE 3 : INTERACTIONS BIOTIQUES AU SEIN DES COMMUNAUTES 107

INTRODUCTION 107

CHAPITRE 1. ANALYSE D'EXTRAITS AQUEUX DE CLADONIA ET POSSIBLES EFFETS ALLELOPATHIQUES.....108

1. INTRODUCTION.....	108
2. MATERIELS ET METHODES	109
2.1. Préparation des extraits aqueux.....	110
2.2. Référence bibliographique de la composition chimique des Cladonia	110

2.3. Analyse qualitative d'extraits aqueux de 3 <i>Cladonia</i> par Chromatographie sur Couche Mince (CCM)	11111
2.4. Influence des extraits aqueux de trois <i>Cladonia</i> sur la germination de <i>Helichrysum stoechas</i> .	114
2.5. Influence des extraits aqueux de trois <i>Cladonia</i> sur le développement de <i>Campylopus introflexus</i> .	115
2.6. Analyses statistiques des données.	116
3. RESULTATS	117
3.1. Analyse qualitative d'extraits de trois <i>Cladonia</i> par Chromatographie sur Couche Mince	117
3.2. Effets d'extraits aqueux de trois <i>Cladonia</i> sur la germination de <i>Helichrysum stoechas</i> .	120
3.3. Effets d'extraits aqueux de trois <i>Cladonia</i> sur le développement de <i>Campylopus introflexus</i> .	120
4. DISCUSSION : COMPOSITION DES EXTRAITS AQUEUX, ROLE DES SUBSTANCES LICHENIQUES ET INTERACTIONS BIOTIQUES.	123

CHAPITRE 2. INVASION ET INVASIBILITE DES DUNES GRISES FACE A LA « MOUSSE CACTUS », *CAMPYLOPUS INTROFLEXUS* (HEDW.) BRID.....126

1. INTRODUCTION	126
2. MATERIELS ET METHODES	127
2.1 Analyse du phénomène d'invasion par <i>Campylopus introflexus</i>	127
2.2. Relevés d'espèces	127
2.3. Comportement de <i>Campylopus introflexus</i> sur carrés et lignes permanentes.	128
2.4. Mesure des paramètres environnementaux sur les relevés.	128
2.5. Analyses des données	130
3. RESULTATS	130
3.1. Distribution sur les dunes : constat sur le littoral atlantique	1300
3.2. Suivi diachronique des populations de <i>Campylopus introflexus</i>	1333
3.3. Relations entre les variables environnementales et les espèces.	1355
4. DISCUSSION STATUT DE <i>CAMPYLOPUS INTROFLEXUS</i> ET INVASIBILITE DES ECOSYSTEMES.	1355
4.1. Distribution de <i>Campylopus introflexus</i>	1355
4.2. Invasibilité des habitats	1388

SYNTHESE ET CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE143

CONCLUSION : TYPOLOGIE FONCTIONNELLE, BIOINDICATION ET GESTION DE LA DUNE LITTORALE 145

BIBLIOGRAPHIE..... 155

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX..... 166

ANNEXES 169

DEFINITION D'UN OBSERVATOIRE: LES SITES D'ETUDES169

TABLE DES MATIERES 183

THESIS OF THE UNIVERSITY OF RENNES1 (FRANCE)

**MOSSES AND LICHENS OF THE ATLANTIC GREY DUNES :
STRUCTURAL CHARACTERISTICS, DYNAMIC
AND FUNCTIONAL TYPES OF THE COMMUNITIES.**

N : 3119 - defence on October 4th, 2005

Raphael JUN

Equipe « Dynamique des communautés », UMR CNRS 6553 « ECOBIO »
Complexe scientifique de Beaulieu
Université de Rennes 1
35042 RENNES Cedex

Abstract :

Coastal dune-systems provide opportunities for the study of plant successions and colonisation processes. The french atlantic dune-system is five hundred kilometres long from north to south. Grey dunes vegetation can be found on the fixed dune as a herb-grassland of xerotolerant species. An observatory of bryophytes and lichens on nine unforested dunes on the french atlantic coastal dune system has been set up to identify the patterns of the bryophytes and lichens in relation to environment dynamic.

The study of the patterns of the vegetation on the study area, along a transect from the beach to the forested dune, shows that bryophytes and lichens are distributed in five communities which their life-strategies are identifiable by their biological traits and their significative relationships with some pedologic parameters. The distribution of each community in certains parts of the dune reflects modifications in the surface soil layer chemical composition of the substrate and shows trophic gradient, acidification and decalcification one from the beach to the forested dunes.

Diachronic studies by the survey of the bryophytes and lichens communities and the relations between soil analysis and the species of some common response-traits of the species to disturbances suggest that the structure of the community and the mechanisms participating to the fixation of the dune are related to the abiotic environmental conditions which varies with time, life-strategies of the species and the disturbances. The communities reflect three states of stability.

Biotic interactions analysis in the community confirm that lichens take an important part in the maturation processes of the ecosystem. For their precise spatial zonation, their organizations, and their possible role in the ecosystem, the terricolous bryophytes and lichens communities can be considered as key-species in the functioning of the grey dunes.

Terricolous brophytes and lichens communities allow precisions on the typology of the coastal dune-systems and valuations of the state of dynamic. Results obtained can contribute to an ecological diagnosis of the sand dunes. They offer possibilities of decisions in the management and confirm that bryophytes and lichens are good indicators for the dune-manager.

Keywords : dunes, observatory, bryophytes, lichens, patterns, communities, biological traits, life-strategies, trophic gradient, acidification, decalcification, response traits, disturbances, stability, biotic interactions, key-species, typology, ecological diagnosis, management.

THESE DE L'UNIVERSITE DE RENNES1

LES MOUSSES ET LICHENS DES DUNES GRISES ATLANTIQUES : CARACTERISTIQUES STRUCTURALES, DYNAMIQUE ET TYPOLOGIE FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTES.

N°Ordre : 3119 - Soutenu le 4 Octobre 2005

Raphael JUN

Equipe « Dynamique des communautés », UMR CNRS 6553 « ECOBIO »
Complexe scientifique de Beaulieu
Université de Rennes 1
35042 RENNES Cedex

Résumé :

Les écosystèmes de dunes littorales offrent des opportunités pour l'étude des successions végétales et des processus de colonisation. Le littoral dunaire atlantique français se développe sur environ 500 kilomètres du nord au sud. La végétation de dune grise est présente sur la partie de dune fixée, sous la forme de pelouse rase à plantes xérotolérantes. Un observatoire des mousses et des lichens sur neuf dunes non boisées du littoral atlantique de la France a été mis en place afin d'identifier les patrons de distribution des espèces de mousses et lichens en fonction des dynamiques du milieu.

L'analyse des patrons de distribution de la végétation sur la zone d'étude, le long d'un transect allant de la plage à la frange forestière, montre que les mousses et lichens se distribuent en cinq communautés à stratégies de vie identifiables par leurs traits biologiques ainsi que leur relation significative avec certains paramètres pédologiques. La position de chaque groupe dans certaines parties de dunes traduit des modifications dans la composition chimique de la couche superficielle du substrat par la mise en évidence des gradients trophique, d'acidification et de décalcification de la plage à la dune boisée.

L'approche diachronique par le suivi des communautés de mousses et de lichens, ainsi que les relations entre les analyses de sol et les espèces et certains traits communs de réponse des espèces aux perturbations, suggèrent que la structure des communautés et les mécanismes participant à la fixation du milieu sont reliés aux conditions abiotiques du milieu qui varient en fonction du temps, aux stratégies de vie des espèces et aux perturbations. Les différentes communautés mises en évidence reflètent trois états de stabilité.

L'analyse des interactions biotiques au sein des communautés confirme que les lichens prennent une part importante dans les processus de maturation de l'écosystème. De part leur zonation spatiale précise, leurs organisations et leurs rôles éventuels dans l'écosystème, les communautés bryolichéniques terricoles peuvent être considérées comme ayant un rôle clé de voûte dans le fonctionnement des dunes grises.

Les communautés bryolichéniques terricoles permettent de préciser une typologie des dunes littorales et d'évaluer leurs états dynamiques. Les résultats obtenus peuvent contribuer à obtenir un diagnostic écologique sur les dunes. Ils rendent possible des décisions de gestion du milieu et confirment l'intérêt du rôle indicateur des mousses et lichens pour le gestionnaire.

Mots-clés : dunes, observatoire, mousses, lichens, patrons, communautés, traits biologiques, stratégies de vie, gradient trophique, acidification, décalcification, traits de réponse, perturbations, stabilité, interactions biotiques, espèces clés de voûte, typologie, diagnostic écologique, gestion.