



Carnets botaniques

Les bryophytes des Cévennes gréseuses ardéchoises

Mattia Maglio (1), Aurélien Labroche (2), Marc Philippe (3),
Emeric Sulmont (4)

(1) 31 rue Jean-Jaurès, F-69120 Vaulx-en-Velin ;
mattia.maglio17@gmail.com

(2) Conservatoire botanique national du Massif central, antenne Rhône-Alpes,
2 rue Benay, F-42410 Pélussin ;
aurelien.labroche@cbnmc.fr

(3) 9 boulevard Joffre, F-69300 Caluire-et-Cuire ;
marc.philippe@univ-lyon1.fr

(4) Parc national des Cévennes, 6 bis place du Palais, F-48400 Florac-Trois-
Rivières ;
emeric.sulmont@cevennes-parcnational.fr

[Contributeurs - Émilie Bernard, Lucas Biais, Pierre Boudier,
Jaoua Celle, Simon Contant, Pauline Debay, Kelian Gautier,
Sabine Geoffroy, Léo Giardi, Thomas Legland, Yves Longeot,
Arne Saatkamp, Laure Sirvent, Jean-Marc Tison, Lisa Wirtz]

ISSN 2727-6287 - LSID 20027545-1

Références Mir@bel / Sherpa Romeo

Article n° 205 - 2 juin 2024

DOI : <https://doi.org/10.34971/APT4-CE03>





Title

The bryophytes of the Cévennes ardéchoises

Résumé

La bryoflore des Cévennes ardéchoises est encore mal connue. La découverte en mars 2021 de l'anthocéroto *Anthoceros caucasicus*, espèce nouvelle pour la France, dans le secteur gréseux faisant la transition entre le Massif central et les plateaux calcaires ardéchois, a déterminé le Collectif bryologique du Massif central à consacrer trois jours de prospection à cette région. L'originalité géologique et climatique du secteur est présentée. Avec 229 taxons inventoriés, la bryoflore est riche, d'autant qu'elle inclue de nombreux taxons rares ou menacés dans la région, entre autres *Anomobryum concinnatum*, *Campylopus atrovirens*, *Plagiomnium medium* et *Ptychostomum minii*. La chorologie des espèces est analysée et les communautés rencontrées décrites. Trois sites en particulier, les Tétines de Vernon, Vignelongue et le ravin de Prades, représentent un enjeu majeur en termes de conservation.

Abstract

The bryoflora of the Cévennes ardéchoises is still poorly known. The discovery in 2021 of the hornwort *Anthoceros caucasicus*, which is new to France, in the sandstone sector that forms the transition between the Massif Central and the Ardèche limestone plateaux, prompted the Collectif bryologique du Massif central to devote three days to bryoprospecting in this region. The geological and climatic originality of the sector is presented. With 229 taxa inventoried, the bryoflora is rich, especially as it includes many taxa that are rare or threatened in the region, including *Campylopus atrovirens*, *Cephaloziella turneri*, *Eipterygium tozeri*, *Gongylanthus ericetorum* and *Ptychostomum minii*. The chorology of the species is analysed and the encountered communities described. Three sites in particular – the Tétines de Vernon, Vignelongue and Prades Ravine – represent a major conservation challenge.

1. Contexte

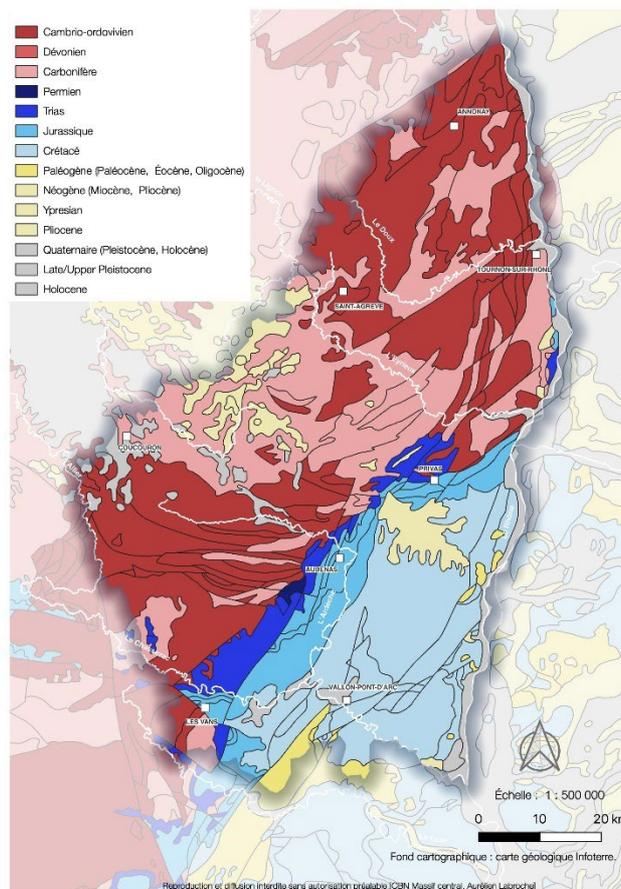
Initié par le Conservatoire botanique national du Massif central en 2022, le collectif bryologique du Massif central rassemble des bryologues experts et en devenir, pour l'essentiel de la région éponyme et de ses alentours. Un des premiers objectifs du collectif est de fédérer les bryologues autour du Massif central, avec pour finalité d'améliorer l'état des connaissances des Mousses, Hépatiques et Anthocérotes, de prendre part à leur conservation, tout en permettant à chacun de monter en compétences. Les secteurs du Massif central (comme ceux de France) bryologiquement méconnus sont encore nombreux. La découverte d'une anthocéroto nouvelle pour la France (*Anthoceros caucasicus*) en avril 2021 dans les Cévennes gréseuses d'Ardèche et la méconnaissance de la bryoflore de cette région naturelle ont naturellement orienté le Collectif vers cette région pour sa première rencontre annuelle, en mars de l'année suivante. Les données collectées sur la flore et la végétation bryophytique, ainsi que les réflexions qui ont rythmé la vie du groupe pendant et après cet inventaire, sont exposées dans le présent article.

2. Méthodologie

L'analyse de la base de données géoréférencées des cartes géologiques au 1/50 000^e vectorisées et harmonisées – Bd Charm 50, mise à disposition par le Bureau de recherches géologiques et minières (BRGM) – a permis de délimiter les principaux bassins gréseux du département de l'Ardèche (carte 1).

Le choix des sites, facilité par un repérage de terrain, s'est porté naturellement sur des zones à accès suffisamment aisé, sûr, dont la surface et la sensibilité permettent d'y amener un groupe d'une vingtaine de

bryologues et proches géographiquement les uns des autres. Le lieu-dit cascade de Baumaticou à Vernon avait fait l'objet de brefs échantillonnages en 2005 qui avaient mis en évidence un cortège prometteur (*Kurzia pauciflora*, *Sphagnum auriculatum* et *S. subnitens*, etc.). Ce site a depuis fait l'objet d'un sentier d'interprétation (« les Tétines de Vernon », heureusement aujourd'hui fermé) ; la circulation libre de trop nombreux touristes a cependant considérablement érodé les cortèges bryologiques des dalles de grès. Suite à ce constat, il a été écarté de cette session. Les sites retenus comportent des conditions topographiques composites et la présence de suintements ou ruisselets, conditions réputées pour héberger un large panel de microhabitats favorables à l'expression de communautés bryophytiques contrastées et remarquables.



Carte 1. Carte géologique simplifiée de l'Ardèche, source : BRGM ; A. Labroche, CC-BY-NC-ND.

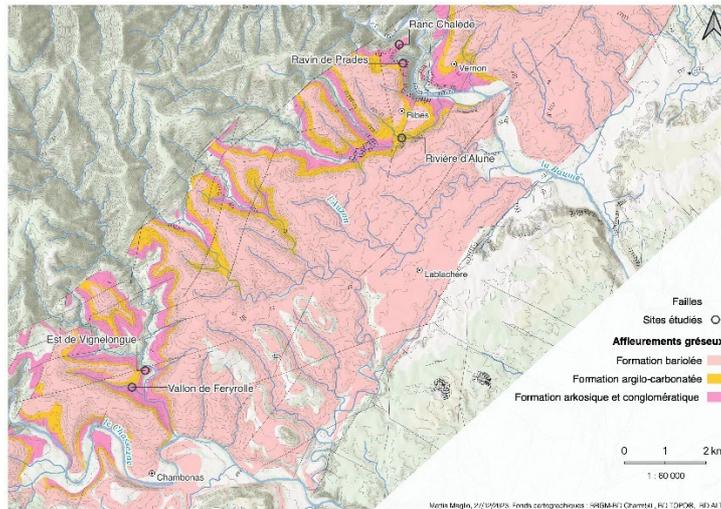
Les inventaires, qui se sont échelonnés sur trois journées (25 au 27 mars 2022), ont concerné cinq secteurs de l'Ardèche méridionale¹, tous situés dans le périmètre du Parc naturel régional des Monts d'Ardèche (carte 2) :

- aux lieux-dits Ranc Chalède et Ravin de Prades (commune de Ribes) ;
- au lieu-dit Vignelongue et dans le vallon du ruisseau de Feryrolle (commune de Chambonas) ;
- dans le vallon de la rivière d'Alune (à la limite entre les communes de Ribes et Lablachère).

¹ Quelques données collectées au cours de journées antérieures ou postérieures à la session, dans les mêmes secteurs, ont été intégrées à cette étude.



Toutes les bryophytes rencontrées dans les sites visités ont été relevées, y compris les espèces corticales ou saprolognigoliques². Des photographies, schémas et prises de notes ont permis *a posteriori* d'affiner la description des communautés rencontrées et d'en préciser le déterminisme spatial et écologique.



Carte 2. Les sites étudiés et leur emplacement sur les différents types de grès du Trias ;
M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

Des échantillons ont été collectés en vue d'une validation ou identification au laboratoire. Toutes les observations ont été rassemblées dans un tableau synthétique puis saisies pour intégration à *Lobelia*[®], système d'information mutualisé de quatre conservatoires botaniques nationaux, dont fait partie le CBN Massif central.

La nomenclature des taxons (Bryophytes et Trachéophytes) cités dans ce document suit, sauf indication contraire, le référentiel national de France métropolitaine (*TaxRef*) du Muséum national d'histoire naturelle, version 16.0 (Gargominy *et al.*, 2022). Afin de ne pas alourdir la lecture du document, les noms des espèces et des syntaxons sont indiqués sans leurs autorités. La liste complète des taxons accompagnés de leur autorité est présentée en annexe 1 ; la nomenclature des végétations citées dans le document est disponible en annexe 2 et suit :

- pour les communautés trachéophytiques, les synopsis et les catalogues des végétations de la région Auvergne-Rhône-Alpes (CBNMC, 2021+ ; Renaux *et al.*, 2023) ;
- pour les communautés bryophytiques, le synopsis bryosociologique pour la France (Bardat & Hauguel, 2002), *Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete* (Marstaller, 2006) et *Les bryophytes de France, 1 – Anthocérotes et Hépatiques* (Hugonnot & Chavoutier, 2021).

3. Géographie, géologie et climat

De Mâcon à Valence, le rebord oriental du Massif central est orienté nord-sud, longeant la Saône puis le Rhône. Légèrement au sud de Valence, cette limite s'infléchit nettement et prend une direction sud-ouest. Elle suit une faille majeure, la faille des Cévennes. Celle-ci est très ancienne et date probablement de la fin de la phase hercynienne (310-270 m.a. AP³), quand le futur Massif central était une chaîne de montagne dépassant plusieurs milliers de mètres d'altitude. Entre les vallées de l'Eyrieux et celle du Chassezac, au niveau des Cévennes médianes, cette faille sépare le Massif central à l'ouest, où affleurent des roches généralement siliceuses (série cristallophyllienne ardéchoise, migmatites et granites du Velay) du Bas-

² Plusieurs espèces, non citées dans les parties suivantes mais figurant dans la liste complète des espèces inventoriées et présentées en annexe 1, ont été observées sur d'autres types de roches que les grès, notamment sur schistes, gneiss, quartzites et quartzoleptynites.

³ Références des indications relatives à la datation (Cohen *et al.*, 2013)



Vivarais, où dominent des calcaires et des marnes beaucoup plus récents datant du Jurassique et du Crétacé. À la limite entre ces deux entités, on trouve une mince bande de basse altitude et au profil doux, suivant la direction de la faille des Cévennes, où affleurent des grès. Ceux-ci datent du Trias, ils ont donc entre 200 et 250 millions d'années.

À cette époque, l'érosion a déjà presque complètement raboté le Massif central. Il n'y a plus de hauts sommets, mais plutôt des collines et des plaines. La végétation est sans doute limitée, le climat étant chaud et saisonnièrement aride, ce qui altère les granites et les gneiss du socle ancien, à l'ouest. L'érosion est intense et les rivières charrient d'importantes quantités de sables et de graviers. Ces sédiments se déposent le long des cours d'eau, dans de larges plaines d'inondation puis, plus bas, en bordure de mer, où ils participent à la mise en place d'un système de dunes entrecoupé de lagunes (figure 1). Ces alluvions siliceuses, plus tard cimentées, constituent les grès triasiques de la bordure cévenole médiane. Postérieurement, au Jurassique, le niveau de la mer s'élevant, l'ensemble est ennoyé et des sédiments bien différents, des marnes et des calcaires, sont déposés, venant recouvrir les grès du Trias. Il existe cependant quelques ensembles de grès jurassiques, par exemple ceux du lieu-dit « La Jaubernie » à Coux, près de Privas.

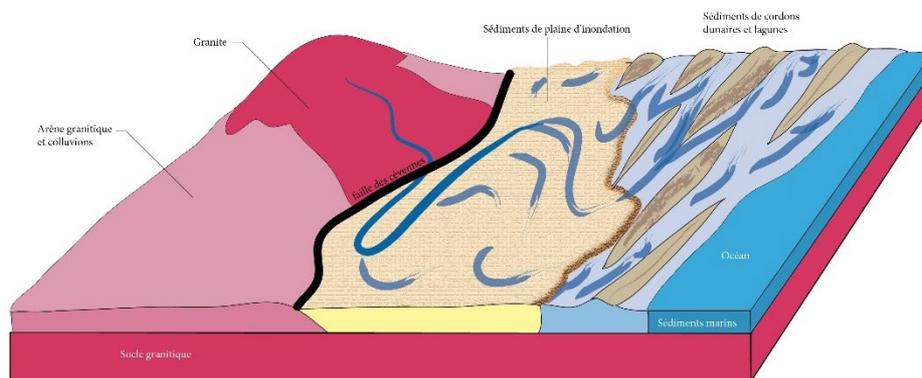


Figure 1. Contexte géomorphologique des Cévennes médianes à l'époque de formation des grès au Trias. Les arènes granitiques et colluvions forment des arkoses, poudingues, grès arkosiques à ciment argilo-siliceux. Les sédiments de plaine d'inondation forment des grès plus fins, à grains plus roulés et de taille plus régulière, à matrice majoritairement siliceuse, intercalés de bancs argileux. Les sédiments de cordons lagunaires et lagunes produisent des grès similaires à ceux de la plaine d'inondation, avec toutefois en plus de la dolomie (carbonate) et de l'anhydrite. Les sédiments marins sont carbonatés : marnes et marno-calcaires. Ils n'existent que beaucoup plus à l'est, dans le massif alpin (Trièves, Lamure) ; M. Philippe (schéma d'origine), A. Labroche (numérisation), CC-BY-NC-ND.

Les grès triasiques des Cévennes médianes livrent peu de fossiles, hormis quelques traces de vertébrés, et sont donc mal datés. On peut y reconnaître de bas en haut, et donc du plus vieux au plus récent, trois ensembles.

- ✓ La « Formation détritique de base » du Trias inférieur (251-247 m.a. AP) est un ensemble de grès siliceux grossiers, de 25 à 40 m d'épaisseur. Au plus près des sources de sédiments, ces grès sont arkosiques (grains anguleux, peu roulés) à conglomératiques (incluant des graviers, voire des galets), la taille des grains est irrégulière et les phénocristaux de feldspaths abondants. Ces grès, mal cimentés par des argiles, se désagrègent rapidement à l'affleurement et sont peu poreux. Plus au sud-est, en se rapprochant de là où était alors la mer, la formation est principalement constituée de grès à grains plus arrondis, de taille plus régulière, cimentés par de la silice qui constitue donc des grès plus résistants à l'érosion. Encore plus au sud-est, tandis que tri et émoussé sont encore plus marqués, le ciment devient carbonaté (dolomite) voire salin (anhydrite). La Formation détritique de base génère quelques escarpements à cause de ses bancs de grès, mais ceux-ci sont relativement fragiles à l'altération. Les intercalations argileuses déterminent des niveaux de sources d'eau, parfois carbonatées. C'est sur les grès arkosiques que se sont concentrés les efforts de prospection (Ranc Chalède, Ravin de Prades, Vignelongue et vallon de Feryrolle).
- ✓ Au-dessus de la « Formation détritique de base », on observe une « Formation argilo-carbonatée » (ensemble daté du Trias moyen, 247-237 m.a. AP), épaisse de 20 à 100 m, variable tant en



épaisseur qu'en lithologie. La dolomie, carbonate double de calcium et de magnésium, y est accompagnée de minéraux typiques des milieux lagunaires (gypse, sels, argiles). Des niveaux de grès siliceux peuvent s'y intercaler localement. La Formation argilo-carbonatée, peu compétente et ressortant rarement dans la topographie, est observée surtout le long des cours d'eau ; relativement carbonatée, elle donne des eaux dures. Elle a été prospectée principalement à la rivière d'Alune (Ribes-Lablachère).

- ✓ Le troisième terme est dit « Formation bariolée supérieure », datée du Trias supérieur (237-201 m.a. AP). C'est un ensemble épais (souvent plus de 130 m) constitué de grès siliceux grossiers intercalés d'argilites bariolées et de dolomies. Elle est sans doute celle qui ressort le plus dans la topographie.

Les grès triasiques des Cévennes sont fondamentalement siliceux, avec des grains de quartz ou de divers silicates. Cependant leur ciment est variable et, selon que la matrice est plus ou moins siliceuse, argileuse ou dolomitique, la solution qui les percole peut être acide ou basique. Globalement pauvres en minéraux ferromagnésiens et associés, ils engendrent des sols peu fertiles. Les pendages sont généralement nuls à faibles.

On peut toutefois souligner leur intérêt minéralogique en de nombreux points du piémont cévenol. Des sites miniers sur grès (Saint-Laurent-le-Minier, Saint-Félix-de-Pallières, Carnoulès dans le Gard ou encore Largentière en Ardèche) ont exploité la capacité de ce substrat à capter et parfois concentrer les métaux ou minéraux lourds (zinc, plomb, argent, cuivre, barytine en particulier). Cette originalité minéralogique avait permis d'expliquer en 2007 la découverte sur des grès du Trias d'une espèce typique des métaux lourds, *Cephaloziella phyllacantha*, alors nouvelle pour la France (ravin de Montjardin, flanc sud-est du causse Noir, Lanuéjols, Gard ; Hugonnot *et al.*, 2008). Le cortège bryologique métallophile des grès cévenols mériterait de faire l'objet de recherches ciblées.

Enfin, la végétation naturelle des Cévennes médianes traduit l'existence d'un climat de marge méditerranéenne dont les caractéristiques générales (données historiques MétéoFrance 1991-2020, station de Aubenas-Vals, 280 m)⁴ sont :

- une distribution irrégulière des précipitations annuelles, autour de 1 000-1 100 mm, avec un minimum pluvial en été, habituellement en juillet ;
- un maximum pluvial en automne (en octobre ou en novembre), variable tant en intensité qu'en date ;
- les orages dits « cévenols », surtout automnaux, qui contribuent fortement à la pluviométrie annuelle et entretiennent une hygrométrie élevée au pied des reliefs ;
- l'existence d'une sécheresse estivale (au sens de Bagnouls & Gausson, 1957) plus ou moins marquée selon les années ;
- une température moyenne annuelle de 13,7 °C, avec des *minima* moyens hivernaux peu accusés, de peu supérieurs à 0 °C ;
- des *maxima* moyens estivaux ne dépassant pas les 30 °C.

4. Une bryoflore subméditerranéo-subocéanique d'affinité montagnarde

Au total, ce sont 229 taxons que nous avons inventoriés sur les grès triasiques des Cévennes médianes, dont 225 espèces et 4 variétés (*Hymenostylium recurvirostrum* var. *recurvirostrum*, *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*, *Fissidens bryoides* var. *caespitans*, *Weissia controversa* var. *crispata*).

L'analyse de la représentativité des types chorologiques (*sensu* Düll, 1983, 1984, 1985, 1992 et Hugonnot & Chavoutier, 2021) révèle une bryoflore partagée principalement entre taxons tempérés (38 %) et taxons subméditerranéens et/ou subocéaniques (31%). Les 14 % d'éléments méditerranéens-océaniques (soit 33 taxons) ajoutés au cortège d'espèces subméditerranéo-subocéaniques constituent 45 % de la bryoflore recensée et renseignent sur le macroclimat local : *Anthoceros caucasicus*, *Atrichum angustatum*, *Bartramia aprica*, *Calypogeia arguta* et *C. fissa*, *Campylopus atrovirens*, *C. fragilis* et *C. pilifer*, *Cephaloziella turneri*, *Corsinia coriandrina*, *Epipterygium tozeri*, *Fabronia pusilla*, *Fossombronina angulosa*

⁴ <https://www.infoclimat.fr/climatologie/normales-records/1991-2020/aubenas-vals-ianas/valeurs/07570.html> [le 7 juin 2022]



et *F. caespitiformis*, *Gongylanthus ericetorum*, *Grimmia lisa*, *Habrodon perpusillus*, *Leptodon smithii*, *Lunularia cruciata*, *Mesoptychia turbinata*, *Porella obtusata*, *Ptychostomum minii*, *Rhynchostegium confertum*, *Riccia beyrichiana* et *R. warnstorffii*, *Scleropodium touretii*, *Scorpiurium circinatum* et *S. deflexifolium*, *Southbya tophacea*, *Syntrichia laevipila*, *Tortella nitida*. Toutes sont des espèces qui marquent l'originalité des communautés bryophytiques des grès ardéchois.

Situés au pied des montagnes ardéchoises et soumis à des influences plus typiquement méditerranéennes remontant du sud au nord par le couloir rhodanien, les affleurements gréseux profitent de façon très atténuée, étant à l'abri du Massif central, des influences thermo-océaniques qu'on peut retrouver bien plus marquées dans les vallons cévenols plus méridionaux, ainsi que sur les grès du bassin de Brive (Corrèze) et dans le nord-est de la France (Joly *et al.*, 2010 ; Renaux *et al.*, 2023). L'absence d'espèces telles que *Fissidens polyphyllus*, *Hookeria lucens*, *Isothecium holthii*, *Jubula hutchinsiae*, *Lejeunea lamacerina*, *Lophocolea fragrans*, toutes présentes dans les fonds des vallons cévenols méridionaux en situation d'isolats, en est la démonstration. En Cévennes gardoises, près de Champclauson à la Grand-Combe, on trouve cependant un ravin sur grès houiller à *Campylopus atrovirens*, *Nardia compressa* et *Sphagnum auriculatum*. Ce site au cortège relictuel est d'autant plus exceptionnel qu'il a échappé à l'impact de l'exploitation du charbon particulièrement intense dans ce secteur au cours des XIX^e et XX^e siècles.

Un tiers des espèces recensées a des affinités montagnardes (31 %, soit 69 espèces), ce qui est significatif et mérite d'être souligné. La proximité des montagnes ardéchoises explique la présence de ces espèces, telles que *Amphidium mougeotii*, *Chionoloma tenuirostre*, *Diphyscium foliosum*, *Hymenostylium recurvirostrum*, *Marsupella emarginata*, *Philonotis tomentella*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia prolifera*, *Racomitrium aquaticum*, *R. heterostichum* et *R. lanuginosum*, *Rhabdoweisia fugax*, *Scapania undulata*, *Trilophozia quinquedentata*. Ces espèces deviennent nettement plus abondantes à mesure que l'on pénètre dans le Massif central, quelques dizaines de kilomètres plus à l'ouest.

À noter également la présence d'espèces subboréales et boréales (17 %, soit 35 espèces ; *Bartramia pomiformis*, *Ditrichum heteromallum*, *Encalypta streptocarpa*, *Hygrohypnum luridum*, *Philonotis caespitosa* et *P. calcarea*, *Plagiomnium ellipticum*, *Racomitrium aciculare*, etc.) et aussi de deux espèces d'affinité arctique, *Anomobryum concinatum* et *Plagiomnium medium*, des espèces exceptionnelles à cette altitude et dans ce secteur ardéchois.

Un dernier aspect original est la présence des trois taxons du groupe de *Trichostomum brachydontium* récemment proposés par Ros *et al.* (2022), *T. brachydontium* Buch. s.s., *T. littorale* Mitt. et *T. meridionale* Ros, O. Werner, R.D. Porley :

- *Trichostomum brachydontium*, taxon très plastique, paraît avoir une large répartition européenne, centrée sur la Macaronésie et le pourtour méditerranéen ; il a été trouvé aux bords de la rivière d'Alune sur le grès de la formation argilo-carbonatée ;
- *Trichostomum littorale* serait caractéristique des climats océaniques, avec une répartition centrée sur la côte ouest-européenne ainsi que sur les îles Anglo-Normandes et de Grande-Bretagne et plus ponctuelle au sud et centre Europe ; lui aussi a été détecté sur les rives de la rivière d'Alune ;
- *Trichostomum meridionale* présente la distribution et la niche écologique les plus étroites, son aire de répartition connue est macaronésienne et méditerranéenne, des îles Canaries à la Grèce, ce dernier taxon est présent au ravin de Prades sur les barres de grès arkosiques suintantes.

5. L'expression des communautés bryophytiques sur grès

Élément singulier du paysage cévenol ardéchois, les affleurements gréseux constituent un complexe d'habitats et de microhabitats permettant l'installation de nombreuses communautés bryophytiques. La nature des cortèges en place est fonction d'une multitude de paramètres : type de grès, disposition horizontale (dalle) ou verticale (parois) et degré d'inclinaison des pentes, microtopographie, niveau d'ensoleillement, enrichissement de la roche en éléments minéraux et organiques, temporalité et intensité de l'alimentation en eau, dureté de l'eau.

5.1. Les dalles et les surfaces tabulaires complexes

Généralement ensoleillées et dépourvues de végétations arborescentes étendues, les dalles et les structures tabulaires complexes sont occupées par des communautés bryophytiques dont la nature est





déterminée par l'intensité de l'humidité du substrat, l'absence ou l'épaisseur de sol, la quantité d'humus en surface s'il existe.

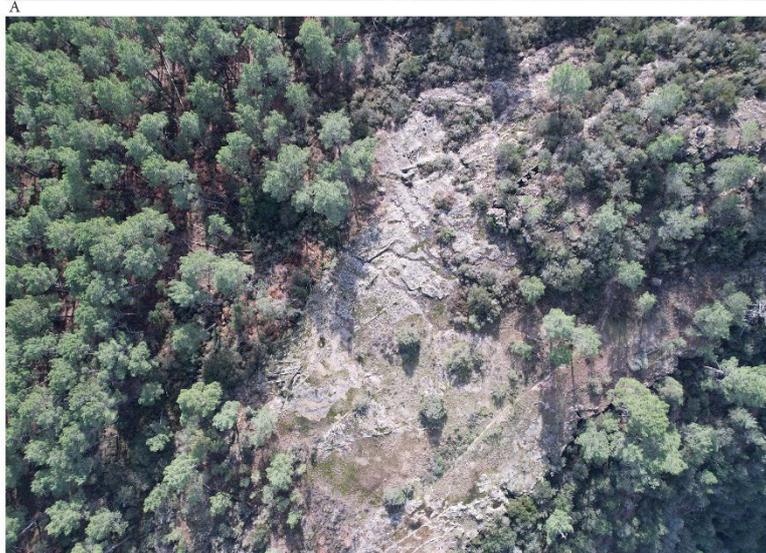


Planche 1. L'affleurement gréseux en dalles du Ranc de Chalède (Ribes) ;
A : paysage en direction ouest-est ; B : vue aérienne à la verticale ;
A. Labroche, CC-BY-NC-ND.

Les affleurements du Ranc Chalède (Ribes) se présentent comme des dalles horizontales à subhorizontales avec des suintements épars, permettant le maintien d'une humidité relative et localisée (planche 1). D'autres présentent une architecture plus complexe, en larges terrasses irrégulières et obliques, très largement structurées en tétines⁵, établies sur plusieurs niveaux et entrecoupées de fissures plus ou moins larges, notamment à Vignelongue (Chambonas, photo 1 et planche 2) et au lieu-dit « les Tétines » à Vernon. Ces affleurements, occupant des surfaces qui oscillent entre près de deux hectares (Tétines de Vignelongue) à cinq hectares (Ranc Chalède), s'ouvrent aux chênaies vertes mésoméditerranéennes à *Asplenium onopteris* (*Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis*) et à des pinèdes

⁵ Les tétines sont des protubérances de taille variable et de forme généralement conique, dégagées par l'érosion de bancs de grès grossiers du Trias.



maritimes claires ponctuées d'îlots à *Calluna vulgaris*, *Cistus salviifolius*, *Erica scoparia* et *Juniperus oxycedrus* (faciès de dégradation du *Cisto salviifolii-Pinetum salzmannii*). Les zones les plus sèches, éloignées des suintements ou jalonnées de petites convexités qui empêchent l'arrivée d'eau par écoulement, sont occupées principalement par des communautés épilithiques et acidiphiles à acidiphiles, mésoxérophiles et photophiles. Dominées par les genres *Grimmia* et *Hedwigia*, ces végétations (*Grimmion commutatae*) prennent des aspects variables en fonction de l'abondance des espèces en place : *Grimmia decipiens*, *G. laevigata*, *G. pulvinata* et *Campylopus pilifer* sont largement représentées, accompagnées par *Hedwigia ciliata*, *H. emodica* et *H. stellata*, *Polytrichum piliferum*. Des espèces euryèces comme *Homalothecium sericeum* et *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* colonisent également ces rochers chauds et ensoleillés.



Photo 1. L'affleurement gréseux de surfaces tabulaires complexes de Vignelongue (Chambonas) en vue aérienne ; A. Labroche, CC-BY-NC-ND.



Planche 2. Surfaces tabulaires complexes de Vignelongue (Chambonas) ;

- A : dalles suintantes en terrasses sur plusieurs niveaux ;
 - B : dalle à tétines en vue aérienne ; C : détail des tétines à mi-hauteur ;
 - D : vue d'une dalle à tétines en direction sud-nord ;
- A. Labroche et M. Maglio, CC-BY-NC-ND.



Les emplacements les plus secs et exposés, en particulier sur les tétines et leurs rebords, sont investis par une communauté xérophile d'affinité subméditerranéenne que l'on peut rattacher au *Grimmietum decipientis*, structurée par *Grimmia decipiens*, *G. laevigata* et *Campylopus pilifer*, ces dernières ponctuellement accompagnées de *Nogopterium gracile* et *Scorpiurium circinatum* (photo 2). À l'échelle d'une protubérance de grès (ou « tétine »), on observe une nette préférence pour l'ubac pour *Grimmia decipiens* alors que c'est *Grimmia laevigata* qui domine sur l'adret.



Photo 2. *Grimmietum decipientis*, Vignelongue (Chambonas) ;
A : *Campylopus pilifer* ; B : *Grimmia decipiens* ; C : *Grimmia laevigata* ; M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

Les épisodes pluvieux auxquels succèdent des périodes de sécheresse, parfois particulièrement intenses dans cette région de l'Ardèche méridionale, contribuent à alimenter le processus d'érosion par la désagrégation surfacique que connaissent les grès arkosiques. Une fois libérés, les éléments de la désagrégation des roches primaires (principalement granitoïdes) – quartz, feldspath, micas – vont s'accumuler progressivement en fonction du contexte topographique, aidés par les écoulements temporaires. Les milieux rocheux sur lesquels s'accumulent les éléments sableux sont favorables à des communautés xérophiles psammophiles appartenant à la classe des *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi*, qui accompagnent des pelouses annuelles sur sables et arènes xériques des *Tuberarietalia guttatae*. Les deux communautés, étroitement imbriquées, profitent de l'humidité temporaire apportée par les suintements à proximité. Située à l'interface entre les domaines biogéographiques méditerranéen et continental, l'Ardèche méridionale abrite deux des trois alliances des *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* actuellement reconnues (Hugonnot & Chavoutier, 2021) : les communautés médioeuropéennes du *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (dans laquelle on trouve *Brachythecium albicans*, *Campylopus introflexus*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum juniperinum* et *P. piliferum*, *Racomitrium elongatum*, *Syntrichia ruralis*, accompagnées de nombreux lichens terricoles) et les communautés méditerranéennes à thermo-atlantiques du *Campylopodion polytrichoidis*, qui se reconnaissent à l'abondance de *Campylopus pilifer*, celles-ci accompagnées ponctuellement par *Bartramia aprica* et *Scleropodium touretii*, cortège observé au Ranc Chalède et à Vignelongue. À noter aussi, dans le premier site, la présence isolée de *Racomitrium lanuginosum*, espèce boréo-montagnarde bien plus largement répandue sur les roches volcaniques des montagnes ardéchoises et particulièrement abondante sur les chirats⁶, qui se présente ici sous une forme

⁶ Terme propre au massif du Pilat et aux montagnes environnantes de la bordure orientale du Massif central, il indique les étendues de gros blocs rocheux, formés par cryoclastie et thermoclastie en l'absence de phénomènes gravitaires majeurs.



grêle induite vraisemblablement par des conditions excessivement thermophiles qui l'éloignent de son optimum écologique.

Sur les zones où dominent encore des arènes mais commençant à s'enrichir en argiles et soumises directement aux suintements temporaires, *Cephaloziella rubella*, *Entosthodon obtusus*, *Fossombronia pusilla*, avec *Atrichum angustatum* et *Imbricbryum alpinum* accompagnent des placages denses de *Riccia beyrichiana* et *R. warnstorffii* (planche 3). Les *Riccia* profitent du printemps pluvieux pour se développer et se reproduire avant que la saison estivale et ses fortes températures ne viennent dessécher les thalles (Mady *et al.*, 2019). Le rattachement bryosociologique n'est pas aisé, et la situation ne semble pas avoir été encore clarifiée. Du fait de son affinité subméditerranéenne et de sa richesse en hépatiques thalloïdes du genre *Riccia*, la végétation observée semble se rapprocher du *Mannion androgynae*.



Planche 3. Ranc Chalède (Ribes) ; en haut : *Entosthodon obtusus* avec *Cephaloziella rubella* (filaments rougeâtres) ; en bas : *Riccia warnstorffii* ; M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

L'inclinaison des dalles suintantes, même si elle est faible, suffit à la formation de petits ruissellements. Dans ces microthalwegs à ruissellement temporaire s'accumule de la matière organique, conditions favorables à l'installation d'un groupement d'acrocarpes en coussinet hautement esthétique dominé par des



Bryacées telles que *Bryum gemmiparum*, *Imbribryum alpinum*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* et par *Grimmia lisae* (planche 4). Ce groupement, héliophile et acidoclinophile, est inféodé aux roches siliceuses suintantes mais soumises à une dessiccation estivale prononcée et il semble avoir déjà été observé dans le massif de Maures (Hugonnot, 2007) dans les mêmes conditions⁷.

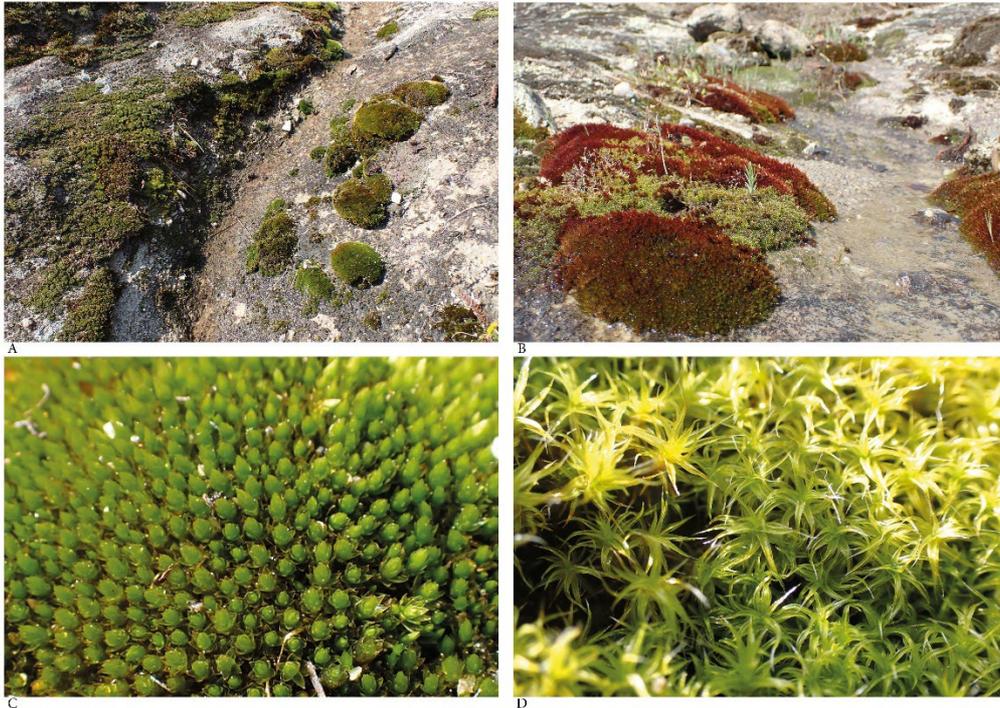


Planche 4. Microthalweg à ruissellements temporaire, Vignelongue (Chambonas) ;
A : communauté à *Bryum gemmiparum*, *Ptychostomum alpinum* et *Grimmia lisae* ; B : *P. alpinum* et *G. lisae* ;
C : détail de *B. gemmiparum* ; D : détail de *G. lisae* ; M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

Les dépressions en cuvette qui ponctuent les dalles de grès constituent des zones d'accumulation de matériaux fins. Lorsque les accumulations sont composées majoritairement d'argiles et que leur épaisseur est suffisante, les cuvettes se trouvent temporairement inondées en période hivernale voire printanière selon le niveau des pluies. Celles-ci sont alors occupées par des tonsures amphibies à *Archidium alternifolium* et notamment très riches en flore vasculaire : *Illecebrum verticillatum*, *Juncus capitatus*, *J. tenageia*, *Lysimachia minima*, *Lythrum hyssopifolia*, *Radiola linoides*, etc., dont un certain nombre d'espèces méditerranéo-atlantiques.

À Vignelongue, dans les fissures et concavités se situant dans les zones de transition entre deux niveaux de terrasses, en situation plus fraîche et ombragée et avec une humidité atmosphérique renforcée par la présence de suintements, le sol squelettique s'enrichit en matières minérales et organiques. Ces milieux sont investis par des végétations de mousses et fougères, toutes s'insérant dans la classe des *Anogrammo leptophyllae-Polypodieta cambrici* et côtoyant de manière plus ou moins étroite des communautés chasmophytiques à *Asplenium obovatum* subsp. *billotii* et *A. foreziense*. On distingue dans ces communautés d'affinité méditerranéo-atlantique celles rupicoles appartenant à l'alliance du *Bartramio strictae-Polypodium serrati* de celles qui sont terricoles du *Selaginello denticulatae-Anogrammion leptophyllae*. Les fissures terreuses et les petits abris sous roche terreux, qui s'intègrent dans cette dernière

⁷ Hébrard (1970) rassemble des communautés similaires de la Provence cristalline à *P. alpinum*, *Grimmia lisae*, *Campylopus pilifer*, *Riccia* spp., etc. sous le nom de *Campylopetum introflexi* (correspondant à l'association à *Campylopus pilifer* et *Imbribryum alpinum*, in Jauffret et al., 2001), groupement thermohygrophile des surfaces tabulaires suintantes et cuvettes d'accumulation sur substrat cristallin associant des ricciaies. Ces communautés mériteraient une analyse phytosociologique plus approfondie (Hugonnot, 2004, 2007).



alliance, se caractérisent par l'abondance d'*Anogramma leptophylla*⁸. Structurée principalement par les fougères, cette végétation est accompagnée d'un tapis muscinal dans lequel s'insère notamment le rarissime *Anthoceros caucasicus* (planche 5, A), *Aulacomnium androgynum*, *Bartramia aprica*, *Entosthodon fascicularis*, *E. obtusus*, *Epipterygium tozeri*, *Homalotecium sericeum*, *Imbricarium alpinum*, *Philonotis fontana*, *Rhabdoweissia fugax* et *Scleropodium touretii* ainsi qu'un cortège très fourni en hépatiques à thalle – *Corsinia coriandrina* (planche 5, B), *Lunularia cruciata*, *Reboulia hemisphaerica*, *Targionia hypophylla* – et à feuilles – *Cephaloziella turneri*, *Fossombronia angulosa*, *Gongylanthus ericetorum* et *Scapania compacta*. Le lien entre le *Selaginello-Anogrammion* et le *Fissidenti serrulati-Fossombronienion angulosae* est ici très net (cf. aussi figure 4).



Planche 5. Vignelongue (Chambonas) ; A : *Anthoceros caucasicus* ;
B : *Corsinia coriandrina* avec des jeunes pousses de *Ptychostomum alpinum*, détails ;
M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

⁸ Sur les grès triasiques de Brive, *Anogramma leptophylla* forme avec *Umbilicus rupestris* une communauté à écologie apparemment similaire (*Anogrammo leptophyllae-Umbilicetum rupestris*), mais intégrée au *Bartramio-Polypodium* (Mady *et al.*, 2019 ; Lafon *et al.*, 2021) et dont le cortège bryophytique du relevé-type est différent (Amor *et al.*, 1993) par rapport à la communauté des dalles de Vignelongue. Le lien entre toutes ces petites communautés à *Anogramma* à feuilles minces, peu étudiées et donc mal connues, et les éventuelles relations entre syntaxons bryoptéridophytiques et trachéophytiques restent à approfondir.

Ces communautés bryophytiques, similaires à celles que l'on peut observer en région méditerranéenne dans le Var, comptent vraisemblablement parmi les plus originales et remarquables des grès ardéchois. En effet, celles-ci bénéficient d'une enveloppe écologique très spécifique (géologie, topographie, climat et microclimat) qui confère à ces communautés — comportant plusieurs espèces rares à l'échelle du Massif central et du sud-est de la France métropolitaine — une grande originalité.

C'est dans ce contexte écologique qu'a été découvert *Ptychostomum minii*, espèce montrant une répartition ouest-méditerranéenne et macaronésienne (Madère, péninsule Ibérique, France, Sardaigne). Il est très rare en France, connu exclusivement du Var et de l'Ardèche, ses deux localités ardéchoises se situant en limite nord de sa répartition. Inféodé au climat méditerranéen et aux roches siliceuses suintantes chaudes, il a été signalé en situation éclairée sur granites, quartzites, conglomérats (Holyoak, 2021) et sur les grès arkosiques permians du rocher de Roquebrune dans le Var (Skrzypczak, 1998). En France, c'est donc la deuxième mention sur grès, roche qui réunit toutes les conditions nécessaires à l'installation de cette petite bryacée : suintements sur dalles et escarpements sur sols squelettiques et fissures terreuses dans un contexte climatique favorable.



Planche 6. Ravin de Prades (Ribes) ; A : vue aérienne en direction nord-sud ; B : vue aérienne du versant en gradins ; C : vue aérienne des parois érodées et barres rocheuses dans une trouée forestière, site à *Campylopus atrovirens* ; A. Labroche, CC-BY-NC-ND.

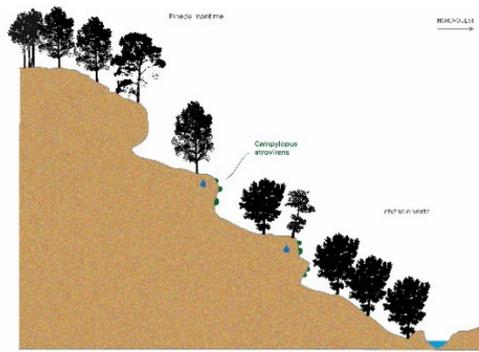


Figure 2. Ravin de Prades (Ribes), 370-250 m ; coupe schématique du versant boisé méditerranéen d'ubac (*Asplenio-Quercetum*), site à *Campylopus atrovirens* ; M. Maglio (schéma d'origine), A. Labroche (numérisation), CC-BY-NC-ND.

En lisière et dans les clairières des chênaies et des pinèdes maritimes, la lente accumulation de matières organiques favorise l'installation des communautés d'ourlets humicoles, thermoclinophiles, photophiles et acidiphiles du *Pleurozium schreberi* dans lesquelles on trouve *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum formosum* et *Pseudoscleropodium purum*. Dans les boisements, les substrats les plus frais voient se développer les communautés neutrophiles et sciaphiles de l'*Eurhynchium striati*, caractérisées par la présence d'*Eurhynchium striatum*, *Brachythecium rutabulum*, *Plagiomnium affine* et *P. undulatum*. Par ailleurs, la base des troncs humifères est investie par des communautés post-pionnières à climaciques des troncs ou des substrats plus ou moins humifères appartenant au *Dicrano scoparii-Hypnion filiformis* et largement dominées par *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *H. jutlandicum*



et quelques coussins de *Leucobryum glaucum* s.l., espèce indiquant une certaine continuité forestière. Par ailleurs, d'autres communautés humicoles paucispécifiques et assez mal caractérisées accueillent *Dicranella heteromalla*, *Lophocolea heterophylla* et *Mnium hornum*.

5.2. Les parois verticales et subverticales

D'inclinaison et hauteur très hétérogènes, les affleurements verticaux et subverticaux apparaissent comme un complexe topographique hébergeant des communautés rupicoles aux besoins écologiques contrastés.

L'ubac du ravin de Prades (planche 6) se présente comme un versant pentu formé de gradins métriques de grès arkosiques suintants, avec des successions d'escarpements, corniches, balmes et vires (figure 2). Ce ravin, d'exposition nord/nord-ouest, en situation confinée, est couvert en bas de versant par la chênaie verte mésoméditerranéenne à *Asplenium onopteris* et en haut de versant par une pinède maritime secondaire sur maquis haut à *Erica arborea*.

Outre l'humidité atmosphérique prégnante induite par l'exposition, la base des affleurements bénéficie de suintements récurrents ainsi que de l'accumulation de matières minérales et organiques. Ces emplacements, régulièrement rajeunis par l'érosion, sont investis par des communautés bryophytiques pionnières dont la nature est fonction de l'épaisseur de l'humus, du sol et de la granulométrie associée, ainsi que de l'humidité édaphique. Tous ces facteurs sont principalement corrélés à l'inclinaison des affleurements et à la nature de la végétation trachéophytique en place. Relevant majoritairement des *Diplophylletalia albicantis heteromallae*, ces végétations sont dominées par des espèces terricoles⁹, humicoles ou épilithiques, neutrophiles à acidiphiles, telles que *Amphidium mougeotii*, *Bartramia pomiformis*, *Calypogeia arguta*, *C. fissa* et *C. muelleriana*, *Campylopus fragilis*, *Cephalozia bicuspidata*, *Diplophyllum albicans*, *Fissidens dubius* et *F. bryoides*, *Fossombronina angulosa*, *Jungermannia pumila*, *Pellia epiphylla*, *Plagiothecium succulentum*, *Pseudotaxiphyllum elegans*, *Scapania nemorea*. La présence de *Pohlia cruda*, espèce plutôt alticole, illustre la fraîcheur dont bénéficie le système gréseux du ravin de Prades.

Les ruissellements quasi permanents favorisent le transport de matières organiques s'accumulant dans les innombrables pores de la roche. Ces microzones très humifères favorisent l'installation d'espèces humicoles et humo-épilithiques : *Aulacomnium androgynum*, *Campylopus flexuosus* et *Lophocolea heterophylla*. Tous les grès ne sont pas aussi poreux et c'est l'une de ses originalités, permettant un enrichissement superficiel en matières organiques et le stockage d'eau qu'il relargue de manière progressive. À noter l'existence de superbes parois gréseuses qui prennent place dans le site des Tétines de Vernon, à quelques centaines de mètres du ravin de Prades.

Les parois ensoleillées à semi-ombragées sont généralement occupées par des communautés chasmophytiques à *Asarina procumbens* et *Umbilicus rupestris* relevant de l'*Antirrhinion asarinae*, accompagnées par un cortège bryophytique d'espèces acidiphiles telles que *Grimmia ovalis*, *Hedwigia ciliata*, *Racomitrium heterostichum* et plus localement *Cynodontium bruntonii*. Lorsque les affleurements bénéficient d'une plus grande humidité atmosphérique et édaphique, contexte favorisé par l'exposition nord sous couvert forestier, la végétation des parois est marquée par la présence luxuriante de *Struthiopteris spicant* et *Osmunda regalis*, qui forment des cordons étroits et fournis dans les fissures des barres rocheuses.

Les vires et corniches inférieures des encorbellements et balmes suintantes exposées au soleil matinal, à la faveur des trouées forestières au niveau des ressauts rocheux (figures 2 et 3), sont colonisées par une communauté bryophytique hygrophile inféodée aux sources d'eau pauvre en éléments nutritifs. Le cortège structuré autour de *Campylopus atrovirens* (planche 7, A et B) s'enrichit fréquemment par la présence de *Blindia acuta*, *Heterocladium flaccidum* et *H. heteropterum*, *Imbribryum alpinum*, *Marsupella emarginata*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* et *Trichostomum meridionale*. Sur les mêmes parois, les concavités supérieures, restant à l'abri du soleil dans des cônes d'ombre presque permanents, sont colonisées par des populations très étendues d'*Amphidium mougeotii* (planche 7, C).

⁹ Bien qu'enrichi en matière organique, le sol présente encore une forte matrice arénique issu de la désagrégation des grès.



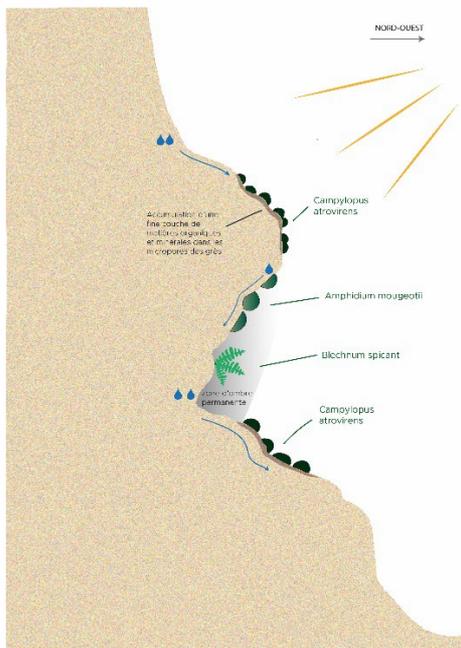


Figure 3. Ravin de Prades (Ribes), 370-250 m ; situation écologique de quelques espèces et communautés végétales d'un ressaut rocheux en surplomb, au niveau d'une trouée forestière ; M. Maglio (schéma d'origine), A. Labroche (numérisation), CC-BY-NC-ND.



Planche 7. Ravin de Prades (Ribes) ; A et B : *Campylopus atrovirens* ; C : *Amphidium mougeotii* ; E. Sulmont et M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

Avec un port en gros coussins denses vert sombre à brunâtres, pouvant atteindre 10 cm de hauteur, *Campylopus atrovirens* est une espèce typique des rochers siliceux humides et ensoleillés. Présente sur les côtes est et nord-ouest de l'Amérique du Nord ainsi qu'en Asie du Sud-Est, elle est largement répartie en Europe occidentale. Le Royaume-Uni et la Scandinavie accueillent, au nord de sa distribution européenne, les noyaux de populations européennes les plus denses (Blockeel *et al.*, 2014). Au contraire, l'espèce occupe une place nettement plus réduite à l'approche du nord des péninsules Ibérique et italienne qui constituent l'extrémité méridionale de l'aire de distribution européenne de l'espèce. Notons aussi l'existence de populations isolées aux Açores et dans le Caucase.

En France, cette espèce d'affinité océanique-méditerranéenne est rare. Présente en Bretagne, son affinité montagnarde lui permet de se maintenir dans les principaux massifs montagneux de la métropole : Pyrénées, Alpes du Nord et ouest du Massif central (Corrèze, Cantal). La population ardéchoise constitue, avec la station relictuelle de la Grand-Combe (Gard), l'une des deux localités répertoriées sur le rebord oriental du Massif central. En région Auvergne-Rhône-Alpes, elle est en danger d'extinction (EN) selon la liste rouge régionale. Sont en cause la réduction de la taille de la population, une zone d'occupation réduite en déclin estimée à moins de 10 km², ainsi qu'une population très fragmentée. La découverte de l'espèce sur les grès ardéchois augmente légèrement son aire d'occupation et confère à ce secteur un rôle important dans la conservation de l'espèce en France méditerranéenne.

Un certain nombre de sites, et notamment à Vignelongue (Chambonas), comportent de vastes et profonds abris sous roche ombragés bénéficiant d'un microclimat stable saturé d'humidité (figure 4). Des suintements permanents tantôt d'eau douce, tantôt d'eau dure parcourent les fissures et les interbanes de grès, les suintements carbonatés provenant d'infiltrations qui traversent des niveaux de grès à ciment calcaire. En effet, au cours du processus de percolation à travers des couches de grès à ciment carbonaté, l'eau va progressivement s'enrichir en carbonate, calcium et magnésium. C'est avant tout l'exubérance des rideaux d'*Adiantum capillus-veneris* pendants depuis le plafond qui marque cette végétation des suintements carbonatés faiblement incrustants (planche 8, C) : les touffes de cette fougère se développent



ici au sein d'un tapis dense de *Conocephalum conicum*, où on trouve également *Calypogeia fissa*, *Fossombronia* sp., *Microeurhynchium pumilum*, *Oxyrrhynchium hians* et *Rhynchostegiella tenella*. *Eucladium verticillatum* n'y est, curieusement, pas systématique. Cette végétation est à rapprocher des complexes des sources pétrifiantes comprenant l'*Adiantion*, le *Pellion endiviifoliae* et le *Riccardio-Eucladion*. À des niveaux différents de ces suintements carbonatés, les parois humides subverticales et les corniches soumises à des suintements d'eau douce accueillent de riches draperies à *Osmunda regalis*, *Struthiopteris spicant*, *Athyrium filix-femina* accompagnées par *Asplenium foreziense* et *A. trichomanes* (planche 8, A, B, D), qui s'associent notamment à *Chionoloma tenuirostre*, *Dicranella heteromalla*, *Diplophyllum albicans*, *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*, *Oxyrrhynchium hians* et *Fissidens bryoides* var. *caespitans* (= *F. curnovii*), un *Fissidens* disséminé sur les façades atlantique et méditerranéenne françaises, avec des incursions dans les Cévennes. *Amphidium mougeotii* est présent mais pas de manière systématique non plus. À proximité des fissures plus ou moins humides marquant les interbanco de grès, *Pseudotaxiphyllum elegans* trouve son optimum de développement accompagné dans les parties les plus obscures par des filaments enchevêtrés d'*Heterocladium heteropterum*.

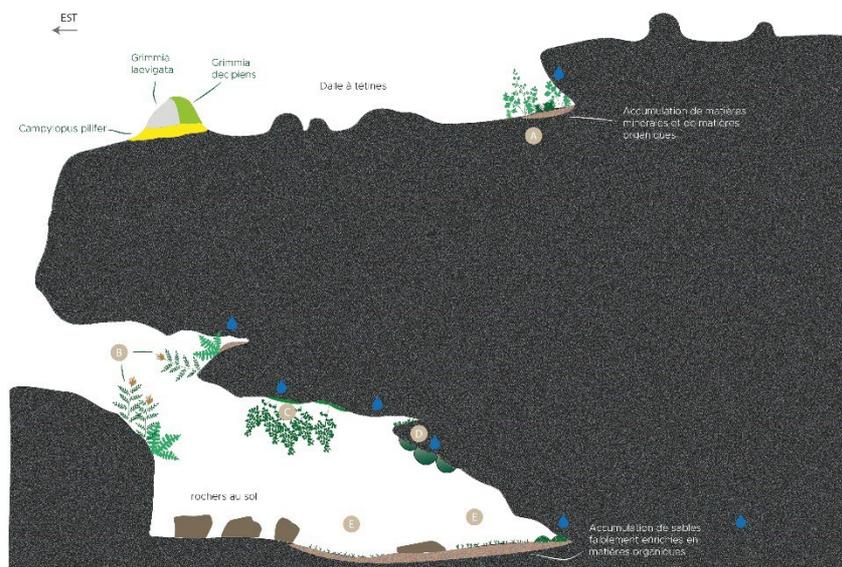


Figure 4. Est de Vignelongue (Chambonas, 07), 175 m ; coupe schématique d'un abri-sous-roche ; A : *Selaginello denticulatae*-*Anogrammion leptophyllae* / *Fissidenti serrulati*-*Fossombronienion angulosae* ; B : communautés de corniche avec *Osmunda regalis*, *Struthiopteris spicant*, *Athyrium filix-femina*, *Asplenium foreziense*, *A. trichomanes*, *Chionoloma tenuirostre*, *Dicranella heteromalla*, *Diplophyllum albicans*, *Metzgeria furcata*, *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*, *Oxyrrhynchium hians*, *Pseudotaxiphyllum elegans* (fissures) ; C : communauté au plafond à *Adiantum capillus-veneris*, *Conocephalum conicum*, *Eucladium verticillatum*, *Calypogeia fissa*, *Fossombronia* sp., *Microeurhynchium pumilum*, *Oxyrrhynchium hians*, *Rhynchostegiella tenella* ; D : communautés de parois à *Amphidium mougeotii*, *Fissidens bryoides* var. *caespitans*, *Osmunda regalis* (jeunes plantes), *Oxyrrhynchium hians*, *Plagiomnium rostratum*, *Heterocladium heteropterum* et *Pseudotaxiphyllum elegans* (fissures) ; E : communautés en pied de balme et au sol, avec *Heterocladium heteropterum*, *Leucobryum juniperoideum*, *Mnium hornum*, *Plagiomnium medium*, *P. undulatum*, *Pseudotaxiphyllum elegans* et *Fossombronia angulosa*, *Calypogeia fissa*, *Fissidens bryoides* var. *caespitans* ; M. Maglio (schéma d'origine), A. Labroche (numérisation), CC-BY-NC-ND.

Sur le sol humide et dans les anfractuosités au pied des balmes, riches en matériaux sableux conférant un caractère acide au substrat, les tapis de *Heterocladium heteropterum*, *Mnium hornum*, *Plagiomnium medium* et *P. undulatum*, *Pseudotaxiphyllum elegans* et les coussins de *Leucobryum juniperoideum* (planche 8, E et F) indiquent l'existence de conditions microclimatiques suffisamment « fraîches » pour l'installation de ces espèces de climats généralement plus froids. Il est par ailleurs assez étonnant que ce cortège se présente quelle que soit la chimie apparente des eaux de suintements réceptionnées. En complément du caractère sableux du sol, l'eau des suintements calcaires doit en effet se décharger du carbonate de calcium plus en amont. Lorsque davantage de particules fines d'humus enrichissent le





substrat, celui-ci voit alors se développer un dense tapis de *Fossombronia angulosa* mêlé de *Calypogeia fissa* et de *Fissidens bryoides* var. *caespitans*.

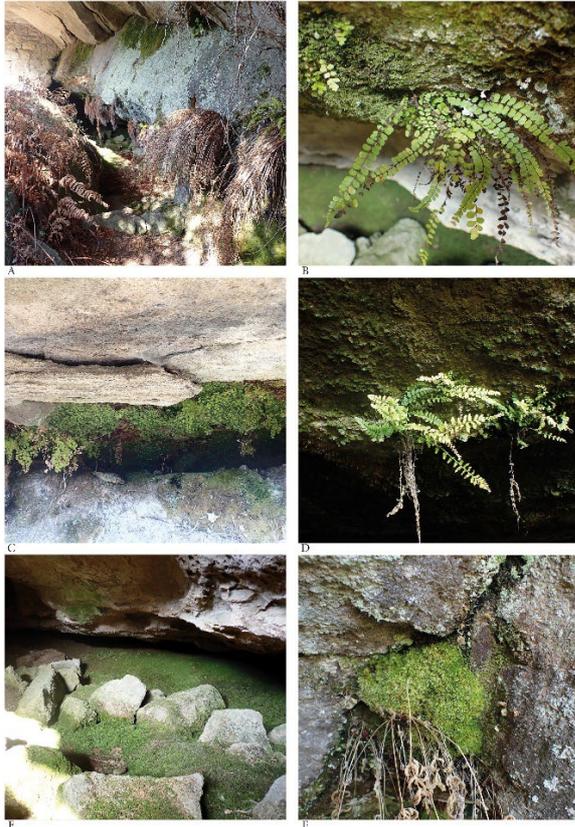


Planche 8. Abris-sous roche, est de Vignelongue (Chambonas) ; A : communautés bryo-ptéridophytiques à microécologie contrastée, vue d'ensemble, on remarque les grandes fougères en premier plan ; B : *Asplenium trichomanes* et *Oxyrrhynchium hians*, avec *Adiantum capillus-veneris* à proximité ; C : *Adiantum capillus-veneris* et *Conocephalum conicum* ; D : *Asplenium foreziense* et *Oxyrrhynchium hians* ; E : tapis au sol dominé par *Mnium hornum* ; F : *Leucobryum juniperoideum* dans une anfractuosité rocheuse au niveau du sol ; M. Maglio, CC-BY-NC-ND.



Planche 9. Vallon de Feryrolle (Chambonas) ; A : *Southbya tophacea* ; B : *Mesoptychia turbinata* ; C : source pétrifiante à *Palustriella commutata* (*Cratoneuretum filicino-commutati*) en bord de route ; M. Maglio, CC-BY-NC-ND.

Le phénomène de suintements carbonatés sur grès, abordé ci-avant en évoquant les abris sous roche, s'exprime de manière optimale sur les grès arkosiques observés dans le vallon de Feryrolle et sur ceux de la formation argilo-carbonatée de la rivière d'Alune, avec de véritables résurgences qui s'associent aux suintements permanents de moindre intensité. Ici les sources, très riches en carbonate de calcium, sont pétrifiantes grâce au développement de communautés à *Palustriella commutata* (planche 9, C), espèce caractéristique de cette végétation (*Cratoneuretum filicino-commutati*) autour de laquelle s'opèrent les précipitations de calcite. Cette mousse est accompagnée de *Aneura pinguis*, *Apocellia endiviifolia*, *Campylium protensum*, *Cratoneuron filicinum*, *Eucladium verticillatum*, *Hymenostylium recurvirostrum*, *Marchantia quadrata*, *Mesoptychia turbinata*, *Philonotis calcarea* et *Southbya tophacea*. Les contrastes déjà évoqués pour les grès ardéchois sont ici à nouveau marqués par la présence à la fois de *Palustriella falcata*, vicariant montagnard à subalpin de *Palustriella commutata*, et de *Didymodon tophaceus*, taxon à caractère plus thermophile.

Les suintements tufeux alimentés non pas par ruissellement mais par le suintement goutte à goutte sont dominés par *Eucladium verticillatum* (*Eucladietum verticillati*). Si les sources se trouvent en situation ombragée et ont un débit soutenu, les communautés du *Pellion endiviifoliae* prennent le relais et se différencient de celles du *Riccardio-Eucladion* par l'abondance des Hépatiques, en particulier de *Apopellia endiviifolia*, *Conocephalum conicum* et *Mesoptychia turbinata*. Enfin, l'apparition en périphérie des sources d'espèces moins exigeantes telles que *Gymnostomum calcareum*, et d'autres encore caractérisant le *Cephaloziello baumgartneri-Southbyon nigrellae* voire du *Ctenidion mollusci*, indique l'inconstance de l'alimentation en eau.

Les sous-bois des chênaies vertes d'ubac sur les grès de la formation argilo-carbonatée de la rivière d'Alune (Ribes, Lablachère) sont riches en blocs et barres rocheuses. Ils hébergent des communautés climaciques qui relèvent du *Neckerion complanatae* pour la composante humo-épilithique et corticole (*Alleniella complanata*, *Anomodon viticulosus*, *Didymodon insulanus*, *Exsertotheca crispa*...) et du *Ctenidion mollusci* pour les communautés épilithiques (*Ctenidium molluscum*, *Encalypta streptocarpa*, *Scorpiurium circinatum*, *Tortella tortuosa*, *Trichostomum crispulum*). Ces espèces, auxquelles il faut rajouter *Dicranum scoparium*, *Frullania dilatata* et *F. tamarisci*, *Hylocomium splendens*, *Lejeunea cavifolia*, *Lophocolea bidentata*, *Metzgeria furcata*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium affine*, *Porella arboris-vitae*, *Ptychostomum capillare* et *Trichostomum brachydontium*, représentent l'essentiel du cortège muscinal.

6. Intérêt patrimonial, conservation et menaces

La bryoflore inventoriée se compose de 182 mousses *sensu stricto*, 46 hépatiques et d'une anthocéroto de grande valeur patrimoniale, *Anthoceros caucasicus*, seule mention française actuelle, découverte dans le secteur de Vignelongue (Chambonas) en début du printemps 2021. Notons également la seconde observation à l'échelle de la région Auvergne-Rhône-Alpes pour *Ptychostomum minii*, espèce méditerranéenne connue auparavant en France dans le massif varois des Maures seulement (Skrzypczak, 1998) puis récemment observée toujours en Ardèche, au nord d'Aubenas (Ellis *et al.*, 2021). Quatre nouvelles espèces viennent enrichir la bryoflore d'Ardèche : *Campylopus atrovirens*, *Didymodon ferrugineus*, *Palustriella falcata* et *Tortella fasciculata*. Pour cette dernière espèce, il s'agissait de la première mention pour le Massif central, elle a depuis de nouveau été découverte dans les monts d'Or (Rhône) en 2022 et en 2023 dans le vallon de la Fellodièrre à Ampuis (Rhône), sur un affleurement de granites d'anatexie en exposition sud.

Près de 8 % (soit 17 taxons) de la bryoflore inventoriée sont inscrits sur la Liste rouge de l'ex-région Rhône-Alpes (CBNA & CBNMC, 2022) sous un statut de menace :

- quatre en danger (EN), *Campylopus atrovirens*, *Cephaloziella turneri*, *Epipterygium tozeri*, *Gongylanthus ericetorum* ;
- treize vulnérables (VU), *Archidium alternifolium*, *Bartramia aprica*, *Campylopus flexuosus* et *C. fragilis*, *Corsinia coriandrina*, *Entosthodon obtusus*, *Fissidens pusillus*, *Fossombronina angulosa* et *F. caespitiformis*, *Grimmia lisae*, *Heterocladium flaccidum*, *Porella obtusata*, *Riccia beyrichiana*.

Par ailleurs, vingt-quatre taxons sont classés comme quasi menacés (NT).

Quatre taxons figurent sur la Liste rouge européenne (Hodggets *et al.*, 2019), parmi lesquels deux au rang de vulnérable (VU) – *Atrichum angustatum* et *Riccia warnstorffii* – et deux au rang de quasi menacé (NT) – *Philonotis calcarea* et *Porella arboris-vitae*. Enfin, une seule espèce fait l'objet d'un statut réglementaire (*Leucobryum glaucum*) inscrite à l'annexe V de la directive Habitat (92/43/CEE).

Bien qu'ils soient inclus dans le périmètre du PNR des Monts d'Ardèche, en dehors des agglomérations urbaines et des grands circuits touristiques, les sites étudiés ne sont pas à l'abri des menaces récurrentes qui atteignent les milieux naturels. La qualité et la quantité d'eau sont des éléments fondamentaux pour la bonne conservation des communautés liées aux sources et suintements, ce qui implique une attention particulière sur les activités de captage et sur les phénomènes de pollution des sources en amont. De plus, le changement climatique détermine un prolongement et une aggravation des sécheresses et une hausse générale des températures, ce qui n'est pas sans impact sur la quantité d'eau disponible dans le sous-sol (bilan hydrique climatique annuel déficitaire).

La fragilité des communautés bryophytiques colonisant les dalles et surplombs de grès est trop grande pour ouvrir ces sites à une mise en valeur touristique, et ce malgré leur extraordinaire originalité. L'impact d'une fréquentation régulière (principalement par piétinement, arrachage et eutrophisation), comme l'illustre



l'expérience malheureuse d'aménagement des Tétines de Vernon, aurait des répercussions significatives et rapides sur l'état de conservation de ces milieux et des communautés bryophytiques associées. Un suivi des communautés des mousses et d'hépatiques érodées par la surfréquentation touristique dans le site des Tétines de Vernon permettrait de documenter le temps nécessaire aux communautés pour reconstituer les formes originelles et d'évaluer en quelque sorte leur résilience.

Les plus importantes sources pétrifiantes du vallon du ruisseau de Feryrolle sont situées en bord de route : tous les travaux routiers (aménagement, mise en sécurité, gestion et entretien, etc.) devront tenir en compte de l'extrême fragilité de ces milieux.

Au ravin de Prades, la situation est complexe car les communautés muscinales dépendent à la fois de la ressource en eau et de la naturalité du contexte forestier. La présence de *Leucobryum glaucum s.l.* nous indique l'existence d'une certaine continuité forestière et d'un niveau de perturbation faible en bas de versant, nécessaire au maintien de l'ensemble des bryocénoses. Néanmoins, le site n'est pas loin de plantations de résineux et de châtaigniers. L'extension de telles exploitations pourrait constituer une menace. Les pinèdes secondaires sur maquis à éricacées, en haut du versant, indiquent une exploitation ou un défrichement passé en train de se cicatriser. La gestion forestière, si elle existe, doit être raisonnée et douce pour garder dans le sous-bois un microclimat confiné favorable. La mise en place pour les milieux forestiers d'îlots de vieillissement reste la meilleure préconisation, en prenant soin de conserver les trouées forestières – toutefois naturellement présentes au niveau des sauts de roche et des escarpements les plus raides – dans la structure du couvert forestier, nécessaires au maintien des communautés à *Campylopus atrovirens*.

7. Perspectives

Ce travail pose les bases d'une meilleure connaissance des Mousses et Hépatiques des grès ardéchois. Les premiers résultats livrent un large aperçu de la richesse bryophytique et en même temps ouvrent une série de questions auxquelles il faut encore répondre :

- concernant les espèces en situation d'isolat comme *Campylopus atrovirens*, *Anthoceros caucasicus* ou *Ptychostomum minii*, s'agit-il de reliques de stations autrefois plus étendues ? Ou s'agit-il d'ensemencements fortuits par des diaspores transportées lors de tempêtes ? Des études génétiques comparées avec d'autres isolats et les principaux noyaux de populations de ces espèces permettraient-elles d'en savoir plus sur l'origine géographique, la date et donc le contexte climatique de leur installation en Ardèche ?
- les nombreux sites miniers des grès du Trias hébergent-ils un cortège d'espèces métallophiles remarquable ?
- les grès du Trias et les grès-conglomérats du Houiller (Carbonifère) sont régulièrement en contact le long du piémont cévenol du Massif central et on constate déjà des différences notables du point de vue de la flore vasculaire. Quel est le niveau de similarité entre les communautés muscinales de ces deux situations géologiques ?
- les grès représentent-ils un meilleur refuge pour les bryophytes face au changement climatique que d'autres substrats, tels les schistes ou les granites par exemple ? Le cas échéant, devraient-ils faire l'objet d'une plus grande attention et de mesures de protection ?
- où se trouvent les sites gréseux les plus riches qui nécessitent des mesures de protection fortes ?

Rejoignez le collectif bryologique du Massif central ! Pour plus d'informations : cbnmc.fr, aurelien.labroche@cbnmc.fr.

Bibliographie / Webographie

- Amor A., Ladero M. & Valle C.J., 1993. Flora y vegetación vascular de la comarca de La Vera y laderas meridionales de la Sierra de Tormantos (Cáceres, España). *Studia Botánica* 11 : 11-207.
- Bagnouls F. & Gaussen H., 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Annales de Géographie* 66, 355 : 193-220, <https://doi.org/10.3406/geo.1957.18273>.
- Bardat J. & Hauguel J.-Ch., 2002. Synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie* 23 (4) : 279-343.



- Blockeel T.L., Bosanquet S.D.S., Hill M.O. & Preston C.D., 2014. *Atlas of British and Irish bryophytes: the distribution and habitat of mosses and liverworts in Britain and Ireland*. Pisces Publications, Newbury, Berkshire, UK.
- Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P. L. & Fan, J.X., 2013 (updated). The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36 :199-204.
- Conservatoire botanique national alpin et Conservatoire botanique national du Massif Central, 2022. *Compilation des listes rouges des bryophytes de la région Auvergne-Rhône-Alpes*, <http://www.cbn-alpin-biblio.fr/Record.htm?idlist=10&record=19644156124914623389>.
- Conservatoire botanique national du Massif central, 2021+. *Synopsis des végétations de la région Auvergne-Rhône-Alpes*. Conservatoire botanique national du Massif central / Région Auvergne-Rhône-Alpes, 423 p.
- Düll R., 1983. Distribution of the European and Macaronesian liverworts (Hepaticophytina). *Bryologische Beiträge* 2 : 1-115.
- Düll R., 1984. Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina). *Bryologische Beiträge* 4 : 1-114.
- Düll R., 1985. Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina), II. *Bryologische Beiträge* 5 : 110-232.
- Düll R., 1992. Distribution of the European and Macaronesian Mosses (Bryophytina), annotations and progress. *Bryologische Beiträge* 8-9 : 1-223.
- Ellis L. T., Ah-Peng C., Aslan G., Bakalin V.A. et al., 2021. New national and regional bryophyte records, 65. *Journal of Bryology* 43 (1) : 67-91, <https://doi.org/10.1080/03736687.2021.1878804>.
- Gargominy O., Terceirie S., Régnier C. et al., 2022. *Taxref v. 16.0, référentiel taxonomique pour la France*. UMS PatriNat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/taxref/16.0/menu>.
- Hébrard J.-P., 1970. Formations muscinales rupicoles de Provence cristalline. *Annales de la Faculté des sciences de Marseille* 44 : 99-119.
- Hodgetts N., Cáliz M., Englefield E. et al., 2019. *A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN, Brussels, Belgium, 88 p.
- Holyoak D.T., 2021. *European Bryaceae: a guide to the species of the moss family Bryaceae in Western and Central Europe and Macaronesia*. Pisces Publications, Newbury, Berkshire, UK. 352 p.
- Hugonnot V., 2004. Contribution à la chorologie et à l'écologie des Ricciacées du Massif central (France), principalement de l'Ardèche et de la Haute-Loire. *Cryptogamie, Bryologie* 25 (1) : 39-67
- Hugonnot V., 2007. *Aperçu de la flore et de la végétation bryophytiques des sites de Saint-Daumas, du bois du Rouquan et du vallon de Sauronne. Leur place dans le contexte du massif des Maures*. Rapport. WWF-France, CEEP-Mission Var, 99 p.
- Hugonnot V., Sulmont E. & Chavoutier J., 2008. *Cephaloziella phyllacantha* (C. Massal. & Carestia) Müll. Frib. sur le contrefort occidental du massif de l'Aigoual (Gard), première mention en France. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, n. s., 40 : 537-548.
- Hugonnot V. & Chavoutier J.-L., 2021. *Les bryophytes de France, 1 - Anthocérotes et Hépatiques*. Biotope, Mèze, 652 p.
- Jauffret S., Hébrard J.-P. & Loisel R., 2001. Facteurs de la diversité des peuplements de bryophytes dans les pelouses oligotrophes à thérophytes de la bordure nord-ouest du massif des Maures (Var, Maures). *Bocconeia* 13 : 107-117.
- Joly D., Brossard T., Cardot H. et al., 2010. Les types de climats en France, une construction spatiale. *Cybergeo : Revue européenne de géographie / European Journal of Geography* 501 : 1-23, Hal-02660374, <https://doi.org/10.4000/cybergeo.23155>.
- Lafon P. (coord.), Mady M., Corriol G. et al., 2021. *Catalogue des végétations de Nouvelle-Aquitaine. Classification, chorologie et correspondances avec les habitats européens*. Conservatoire botanique national Sud-Atlantique, Conservatoire botanique national du Massif central et Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, 265 p.
- Mady M., Nawrot O. & Celle J., 2019. *Flore et végétations remarquables du bassin gréseux de Brive-la-Gaillarde*. Conservatoire botanique national du Massif central, 56 p.
- Marstaller R., 2006. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzender Gebiete. *Hausknechtia* 13 : 1-192.
- Renaux B., Le Gloanec V., Le Hénaff P.-M. & Bianchin N., 2023. *Végétations forestières du Massif central - Catalogue phytosociologique*. Conservatoire botanique national du Massif central, 480 pages.





Ros R.M, Werner O. & Porley R.D., 2022. Herzog vindicated: integrative taxonomy reveals that *Trichostomum brachydontium* (Pottiaceae, Bryophyta) comprises several species. *Taxonomy* 2 : 57-88, <https://doi.org/10.3390/taxonomy2010005>.

Skrzypczak R., 1998. Présence de *Bryum minii* (Podp.) en France. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, n. s., 20 : 477-478.

Remerciements – Les auteurs souhaitent remercier Nicolas Bianchin (CBN Massif central), Jaoua Celle (CBN Massif central) et Denis Cartier (CB Alsace-Lorraine) pour la relecture du texte et les conseils avisés qui ont sensiblement amélioré l'article.

Annexes

Annexe 1 - Catalogue complet des taxons observés

Alleniella complanata (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt, 2011

Amphidium mougeotii (Bruch & Schimp.) Schimp., 1856

Aneura pinguis (L.) Dumort., 1822

Anomobryum concinnatum (Spruce) Lindb., 1861

Anomodon viticulosus (Hedw.) Hook. & Taylor, 1818

Anthoceros caucasiacus Steph.

Apopellia endiviifolia (Dicks.) Nebel & D. Quandt, 2016

Archidium alternifolium (Hedw.) Mitt., 1851

Atrichum angustatum (Brid.) Bruch & Schimp., 1844

Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv., 1805

Aulacomnium androgynum (Hedw.) Schwägr., 1827

Bartramia aprica Müll. Hal.

Bartramia pomiformis Hedw., 1801

Blindia acuta (Hedw.) Bruch & Schimp., 1846

Brachythecium glareosum (Bruch ex Spruce) Schimp., 1853

Brachythecium rivulare Schimp., 1853

Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp., 1853

Bryum argenteum Hedw., 1801

Bryum dichotomum Hedw., 1801

Bryum gemmiparum De Not., 1865

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske, 1911

Calypogeia arguta Nees & Mont., 1838

Calypogeia fissa (L.) Raddi, 1818

Calypogeia muelleriana (Schiffn.) Müll. Frib., 1901

Campylium protensum (Brid.) Kindb., 1894



-
- Campylophyllopsis calcarea* (Crundw. & Nyholm) Ochyra, 2010
-
- Campylopus atrovirens* De Not., 1838
-
- Campylopus flexuosus* (Hedw.) Brid., 1819
-
- Campylopus fragilis* (Brid.) Bruch & Schimp., 1847
-
- Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., 1819
-
- Campylopus pilifer* Brid., 1819
-
- Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort., 1835
-
- Cephaloziella divaricata* (Sm.) Schiffn., 1909
-
- Cephaloziella rubella* (Nees) Warnst., 1902
-
- Cephaloziella turneri* (Hook.) Müll. Frib., 1913
-
- Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., 1826
-
- Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda, 1829
-
- Chionoloma tenuirostre* (Hook. & Taylor) M. Alonso, M.J. Cano & J.A. Jiménez, 2016
-
- Cinclidotus fontinaloides* (Hedw.) P. Beauv., 1805
-
- Cirriphyllum crassinervium* (Taylor) Loeske & M. Fleisch., 1907
-
- Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, 1804
-
- Conocephalum conicum* (L.) Dumort., 1822
-
- Conocephalum salebrosum* Szweyk., Buczk. & Odrzyk., 2005
-
- Corsinia coriandrina* (Spreng.) Lindb., 1877
-
- Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, 1867
-
- Cryphaea heteromalla* (Hedw.) D. Mohr, 1814
-
- Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt., 1869
-
- Cynodontium bruntonii* (Sm.) Bruch & Schimp., 1846
-
- Dichodontium pellucidum* (Hedw.) Schimp., 1856
-
- Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp., 1856
-
- Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., 1856
-
- Dicranoweisia cirrata* (Hedw.) Lindb., 1869
-
- Dicranum scoparium* Hedw., 1801
-
- Didymodon fallax* (Hedw.) R.H. Zander, 1978
-
- Didymodon ferrugineus* (Schimp. ex Besch.) M.O. Hill, 1981
-
- Didymodon insulanus* (De Not.) M.O. Hill, 1981
-
- Didymodon luridus* Hornsch., 1827
-
- Didymodon spadiceus* (Mitt.) Limpr., 1888
-
- Didymodon tophaceus* (Brid.) Lisa, 1837





Didymodon vinealis (Brid.) R.H. Zander, 1978

Diphyscium foliosum (Hedw.) D. Mohr, 1803

Diplophyllum albicans (L.) Dumort., 1835

Ditrichum heteromallum (Hedw.) E. Britton, 1913

Encalypta streptocarpa Hedw., 1801

Entosthodon fascicularis (Hedw.) Müll. Hal., 1848

Entosthodon obtusus (Hedw.) Lindb., 1865

Ephemerum serratum (Hedw.) Hampe, 1837

Epipterygium tozeri (Grev.) Lindb., 1864

Eucladium verticillatum (With.) Bruch & Schimp., 1846

Eurhynchium striatum (Hedw.) Schimp.

Exsertotheca crispa (Hedw.) S. Olsson, Enroth & D. Quandt, 2011

Fabronia pusilla Raddi, 1808

Fissidens adianthoides Hedw., 1801

Fissidens bryoides Hedw., 1801

Fissidens bryoides var. *caespitans* Schimp., 1876

Fissidens crassipes Wilson ex Bruch & Schimp., 1849

Fissidens dubius P.Beauv., 1805

Fissidens gracilifolius Brugg.-Nann. & Nyholm, 1986

Fissidens incurvus Starke ex Röhl., 1813

Fissidens pusillus (Wilson) Milde, 1869

Fissidens taxifolius Hedw., 1801

Fontinalis antipyretica Hedw., 1801

Fossombronia angulosa (Dicks.) Raddi, 1818

Fossombronia caespitifformis (Raddi) De Not. ex Rabenh., 1860

Fossombronia pusilla (L.) Nees, 1838

Frullania dilatata (L.) Dumort., 1835

Frullania fragilifolia (Taylor) Gottsche, Lindenb. & Nees, 1845

Frullania tamarisci (L.) Dumort., 1835

Funaria hygrometrica Hedw., 1801

Gongylanthus ericetorum (Raddi) Nees, 1836

Grimmia decipiens (Schultz) Lindb., 1861

Grimmia laevigata (Brid.) Brid., 1826

Grimmia lisae De Not., 1837



Grimmia ovalis (Hedw.) Lindb., 1871

Grimmia pulvinata (Hedw.) Sm., 1807

Grimmia trichophylla Grev., 1824

Gymnostomum calcareum Nees & Hornsch., 1823

Gyroweisia tenuis (Hedw.) Schimp., 1876

Habrodon perpusillus (De Not.) Lindb., 1863

Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv., 1805

Hedwigia emodica Hampe ex Müll. Hal., 1878

Hedwigia stellata Hedenäs

Heterocladium flaccidum (Schimp.) A.J.E. Sm., 2006

Heterocladium heteropterum (Brid.) Schimp., 1852

Homalia trichomanoides (Hedw.) Brid.

Homalothecium lutescens (Hedw.) H. Rob., 1962

Homalothecium sericeum (Hedw.) Schimp., 1851

Hygroamblystegium varium (Hedw.) Mönk., 1911

Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn., 1913

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp., 1852

Hymenostylium recurvirostrum var. *recurvirostrum* (Hedw.) Dixon, 1933

Hypnum cupressiforme Hedw., 1801

Hypnum cupressiforme var. *filiforme* Brid., 1801

Hypnum jutlandicum Holmen & E. Warncke, 1969

Imbriobryum alpinum (Huds. ex With.) N. Pedersen, 2005

Imbriobryum subapiculatum (Hampe) D. Bell & Holyoak, 2020

Isothecium alopecuroides (Lam. ex Dubois) Isov., 1981

Isothecium myosuroides Brid., 1827

Jungermannia atrovirens Dumort., 1831

Jungermannia pumila With., 1796

Kindbergia praelonga (Hedw.) Ochyra, 1982

Lejeunea cavifolia (Ehrh.) Lindb., 1871

Leptodon smithii (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, 1803

Leskea polycarpa Hedw., 1801

Leucobryum glaucum (Hedw.) Ångstr., 1845

Leucobryum juniperoideum (Brid.) Müll. Hal., 1844

Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwägr., 1816





<i>Lewinskya acuminata</i> (H.Philib.) F. Lara, Garilleti & Goffinet, 2016
<i>Lewinskya affinis</i> (Schrad. ex Brid.) F. Lara, Garilleti & Goffinet, 2016
<i>Lewinskya fastigiata</i> (Bruch ex Brid.) Vigalondo, F. Lara & Garilleti, 2019
<i>Lewinskya rupestris</i> (Schleich. ex Schwägr.) F. Lara, Garilleti & Goffinet, 2016
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort., 1835
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort., 1835
<i>Lunularia cruciata</i> (L.) Dumort. ex Lindb., 1868
<i>Marchantia quadrata</i> Scop., 1772
<i>Marsupella emarginata</i> (Ehrh.) Dumort., 1835
<i>Mesoptychia turbinata</i> (Raddi) L. Söderstr. & Váňa, 2012
<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Corda, 1829
<i>Microeurhynchium pumilum</i> (Wilson) Ignatov & Vanderp., 2009
<i>Mnium hornum</i> Hedw., 1801
<i>Nogopterium gracile</i> (Hedw.) Crosby & W.R. Buck, 2011
<i>Orthotrichum diaphanum</i> Schrad. ex Brid., 1801
<i>Orthotrichum schimperi</i> Hammar, 1852
<i>Orthotrichum tenellum</i> Bruch ex Brid., 1827
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske, 1907
<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra, 1989
<i>Palustriella falcata</i> (Brid.) Hedenäs, 1992
<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda, 1829
<i>Philonotis caespitosa</i> Jur., 1862
<i>Philonotis calcarea</i> (Bruch & Schimp.) Schimp., 1856
<i>Philonotis capillaris</i> Lindb., 1867
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo, 1864
<i>Plagiochila porelloides</i> (Torr. ex Nees) Lindenb., 1840
<i>Plagiomnium affine</i> (Blandow ex Funck) T.J. Kop., 1968
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop., 1971
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch & Schimp.) T.J. Kop., 1968
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop., 1968
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J. Kop., 1968
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp., 1851
<i>Plagiothecium succulentum</i> (Wilson) Lindb., 1865
<i>Plasteurhynchium meridionale</i> (Schimp.) M. Fleisch., 1925



Platygyrium repens (Brid.) Schimp., 1851

Pleuridium acuminatum Lindb., 1863

Pogonatum aloides (Hedw.) P. Beauv., 1805

Pogonatum nanum (Schreb. ex Hedw.) P. Beauv., 1805

Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv., 1805

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb., 1879

Pohlia proligera (Kindb.) Lindb. ex Broth.

Pohlia annotina (Hedw.) Lindb., 1879

Polytrichum formosum Hedw., 1801

Polytrichum juniperinum Hedw., 1801

Polytrichum piliferum Hedw., 1801

Porella platyphylla (L.) Pfeiff., 1855

Porella arboris-vitae (With.) Grolle, 1969

Porella obtusata (Taylor) Trevis., 1877

Pseudocrossidium hornschuchianum (Schultz) R.H. Zander, 1979

Pseudoscleropodium purum (Hedw.) M. Fleisch., 1923

Pseudotaxiphyllum elegans (Brid.) Z. Iwats., 1987

Ptychostomum capillare (Hedw.) Holyoak & N. Pedersen, 2007

Ptychostomum minii (Podp.) D. Bell & Holyoak, 2020

Ptychostomum pseudotriquetrum (Hedw.) J.R. Spence & H.P. Ramsay ex Holyoak & N. Pedersen, 2007

Ptychostomum rubens (Mitt.) Holyoak & N. Pedersen, 2007

Ptychostomum torquescens (Bruch & Schimp.) Ros & Mazimpaka, 2013

Pulvigerella lyellii (Hook. & Taylor) Plášek, Sawicki & Ochyra, 2015

Racomitrium aciculare (Hedw.) Brid., 1819

Racomitrium aquaticum (Brid. ex Schrad.) Brid., 1819

Racomitrium heterostichum (Hedw.) Brid., 1819

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid., 1819

Radula complanata (L.) Dumort., 1831

Reboulia hemisphaerica (L.) Raddi, 1818

Rhabdoweisia fugax (Hedw.) Bruch & Schimp., 1846

Rhizomnium punctatum (Hedw.) T.J. Kop., 1968

Rhynchostegiella curviseta (Brid.) Limpr., 1896

Rhynchostegiella tenella (Dicks.) Limpr., 1890

Rhynchostegium confertum (Dicks.) Schimp., 1852





Rhynchostegium riparioides (Hedw.) Cardot, 1913

Riccia beyrichiana Hampe, 1838

Riccia warnstorffii Limpr. ex Warnst., 1899

Scapania compacta (Roth) Dumort., 1835

Scapania nemorea (L.) Grolle, 1963

Scapania undulata (L.) Dumort., 1835

Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch & Schimp., 1845

Schistidium crassipilum H.H. Blom, 1996

Sciuro-hypnum plumosum (Hedw.) Ignatov & Huttunen, 2002

Sciuro-hypnum populeum (Hedw.) Ignatov & Huttunen, 2002

Scleropodium touretii (Brid.) L.F. Koch, 1949

Scorpiurium circinatum (Brid.) M. Fleisch. & Loeske, 1907

Scorpiurium deflexifolium (Solms) M. Fleisch. & Loeske, 1907

Southbya tophacea (Spruce) Spruce, 1850

Syntrichia laevipila Brid., 1819

Targionia hypophylla L., 1753

Thamnobryum alopecurum (Hedw.) Gangulee

Thuidium tamariscinum (Hedw.) Schimp., 1852

Tortella fasciculata (Culm.) Culm., 1924

Tortella nitida (Lindb.) Broth., 1902

Tortella squarrosa (Brid.) Limpr., 1888

Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr., 1888

Tortula acaulon (With.) R.H. Zander, 1993

Tortula caucasica Broth.

Tortula subulata Hedw., 1801

Trichostomum brachydontium Bruch, 1829

Trichostomum crispulum Bruch, 1829

Trichostomum littorale Mitt., 1868

Trichostomum meridionale Ros, O. Werner, R.D. Porley, 2022

Trilophozia quinquedentata (Huds.) Bakalin, 2005

Weissia brachycarpa (Nees & Hornsch.) Jur., 1882

Weissia controversa Hedw., 1801

Weissia controversa var. *crispata* (Nees & Hornsch.) Nyholm, 1969

Zygodon rupestris Schimp. ex Lorentz, 1865



Annexe 2 - Catalogue complet des syntaxons observés

- Adiantetetea capilli-veneris Braun-Blanq. ex Braun-Blanq., Roussine & Nègre 1952**
Adiantetalia capilli-veneris Braun-Blanq. ex Horvatić 1939
Adiantion capilli-veneris Braun-Blanq. ex Horvatić 1934*
- Anogrammo-leptophyllae-Polypodietea cambrici Rivas Mart. 1975***
Anomodonto viticulosi-Polypodietalia cambrici O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957
Bartramio strictae-Polypodium serrati O. Bolòs et Vives in O. Bolòs 1957*
Anogrammo leptophyllae-Umbilicetum rupestris Amor, Ladero & C.J. Valle 1993*
Selaginello denticulatae-Anogrammion leptophyllae Rivas Mart. et al. 1999*
- Asplenietea trichomanis (Braun-Blanq. in Meier & Braun-Blanq. 1934) Oberdorfer 1977**
Androsacetalia vandellii Braun-Blanq. in Meier & Braun-Blanq. 1934 nom. corr.
Antirrhinion asarinae (Braun-Blanq. in Meier & Braun-Blanq. 1934) Braun-Blanq., Roussine & Nègre 1952
- Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi Mohan 1978***
Polytrichetalia piliferi v. Hübschm. 1975
Campylopodion polytrichoidis Giacom. 1951*
Ceratodonto purpurei-Polytrichion piliferi Waldh. ex v. Hübschm. 1967*
- Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis Jež. & Vondr. 1962**
Dicranetalia scoparii Barkm. 1958
Dicrano scoparii-Hypnion filiformis Barkm. 1958*
Diplophyllietalia albicantis G. Phil. 1963 nom. cons. propos.
Dicranellion heteromallae G. Phil. 1963*
Fissidenti serrulati-Fossombronienion angulosae Marst. 1993*
Diplophyllion albicantis G. Phil. 1956*
- Ctenidietaea mollusci v. Hübschm. ex Grgić 1980**
Ctenidietalia mollusci Had. & Šm. ex Klika 1948
Ctenidion mollusci Stef. ex Klika 1948 nom. cons. propos.*
- Hylacomietea splendentis Marst. 1992**
Hylacomietalia splendentis Gillet ex Vadam 1990
Eurhynchion striati Waldh. 1944*
Pleurozium schreberi v. Krus. 1945*
- Helianthemetea guttati (Braun-Blanq. ex Rivas Goday 1958) Rivas Goday & Rivas Mart. 1963**
Helianthemetalia guttati Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Molin. & He Wagner 1940*
- Junipero sabiniae-Pinetea ibericae Rivas Mart. 1983**
Junipero-Pinetalia sylvestris Rivas Mart. 1965
Goodyero repentis -Pinion sylvestris Thébaud & C.-E. Bernard 2018
Cisto salviifolii-Pinetum salzmännii Bianchin & Culat 2024*
- Grimmieteae alpestris Had. & Vondr. in Jež. & Vondr. 1962**
Grimmietalia alpestris Šm. 1944
Grimmion commutatae v. Krus. 1945*
Grimmietum decipientis Varo et al. 1988*
- Montio fontanae-Cardaminetea amarae Braun-Blanq. & Tüxen ex Klika & Hadač 1944**
Cardamino amarae-Chrysosplenietalia alternifolii Hinterlang ex B. Foucault 2018
Pellion endiviifoliae Bardat 1998 prov.*
Riccardio-Eucladion verticillati Bardat 1998 prov.*
Cratoneuretum filicino-commutati (Kuhn 1937) Oberd. 1977*
Eucladietum verticillati P. Allorge 1922*
- Neckeretea complanatae Marst. 1986**
Neckeretalia complanatae Jež. & Vondr. 1962
Neckerion complanatae Šm. & Had. ex Klika 1948 nom. cons. propos.*
- Quercetea ilicis Braun-Blanq. in Braun-Blanq., Roussine & Nègre 1952**
Quercetalia ilicis Braun-Blanq. ex Molin. 1934
Erico arboreae-Quercion ilicis Brullo, Di Martino & Marcenò 1977
Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis (Braun-Blanq. 1936) Rivas Mart. 1974*
- Psoretea decipientis Matt. ex Follm. 1974**
Barbuletalia unguiculatae v. Hübschm. 1960
Cephaloziello baumgartneri-Southbyon nigrellae Guerra & Gil 1982*
Mannion androgynae Ros & Guerra 1987*

