

Sandrine Jauffret, Jean-Pierre Hébrard & Roger Loisel

## **Facteurs de la diversité des peuplements de bryophytes dans les pelouses oligotrophes à thérophytes de la bordure nord-ouest du massif des Maures (Var, France)**

### **Abstract**

Sandrine Jauffret, Jean-Pierre Hébrard & Roger Loisel: Bryophyte population diversity in the therophyte oligotrophic meadows in the North-Western borderline of the Maures massif (Var, France). – *Bocconea* 13: 107-117. 2001. – ISSN 1120-4060.

Processing (FAC) of 80 bryophytoecological relevés from the north-western border of the Maures massif (Var, France, siliceous bed-rock) shows that the main factors determining bryodiversity within the domain of lawns of the *Tuberarietea guttatae* Rivas-Goday 1957 are the degree of substratum stability and secondly the edaphic humidity. Three communities of bryophytes have been distinguished : the thermo-hygrophilous association with *Campylopus pilifer* and *Bryum alpinum* Hébrard 1970 corr. Hébrard, Loisel & Jauffret, on the bottom of bowls on rocky flags, the dense and more xerophilous formations with *Pleurochaete squarrosa* and the diffuse and fugacious community with *Archidium alternifolium*, *Entosthodon obtusus* and *Riccia michelii* which occurs in clearings within scrubs and on the edge of tracks. A crossing of the bryofloristical data and some mesologic and edaphic variables revealed that the discriminant factors are the cover values of bryophytes and therophytes, the slope, the degree of isolation of the relevés and the depth of the soil, the percentage of bare soil, the number of species of bryophytes and the surface of the habitats. Thus, the bryophytic cover increases with the value of the slope and of the cover of therophytes, whereas the number of species of bryophytes decreases in isolated habitats of reduced surface (bowls with *Campylopus pilifer*). Finally, the adequation between the communities of bryophytes and the edaphic variables is bad.

### **Introduction**

Quelques travaux consacrés au massif siliceux des Maures (Var) ont montré que les divers milieux occupés par les pelouses à thérophytes de la classe des *Tuberarietea guttatae* Rivas-Goday 1957 hébergent une bryoflore riche et variée (Hébrard 1970, Hébrard 1975, Hébrard & al. 1992), organisée en divers groupements encore imparfaitement étudiés. Signalons à ce propos que le nom correct de l'association à *Campylopus introflexus* et *Bryum alpinum* Hébrard 1970 (cf. Hébrard J.-P., 1970: formations muscinales rupicoles de Provence cristalline, *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille* 44, P.p. 101-104



tuées sur la commune du Cannet-des-Maures, dans les secteurs de la Basse Verrerie, du bois de Roucan et du lac des Escarcets, situés à l'intérieur d'un quadrilatère délimité par les points suivants (grades): 48,2032 N × 4,4673 E, 48,1305 N × 4,4596 E, 48,1107 N × 4,5332 E, 48,1432 N × 4,5418 E. L'altitude des stations des relevés varie de 78 à 108 mètres, le substratum géologique étant constitué par des grès siliceux d'âge permien. Cinq types de milieux ont été étudiés: les bords de chemins, les cuvettes sur dalles rocheuses, les clairières des maquis à Éricacées et des cistaies à *Cistus monspeliensis*, ainsi que les pelouses proprement dites. Dans un premier temps, 82 relevés bryofloristiques ont été effectués sur des surfaces = 1 m<sup>2</sup>. Nous avons mesuré avec précision le recouvrement des colonies de chaque bryophyte, en ramenant les aires à des figures géométriques simples selon la méthode décrite par Hébrard & Rolando (1985). Les résultats bruts (cm<sup>2</sup>) ont ensuite été transformés en pourcentages, puis en coefficients d'abondance-dominance (méthode sigmatiste) afin de faciliter le traitement informatique. Selon les cas, ces relevés étaient ensuite inclus dans des surfaces beaucoup plus importantes (jusqu'à 100 m<sup>2</sup>), dont l'étude a notamment permis de disposer d'un inventaire exhaustif des bryophytes. Au niveau de ces deux ensembles de surfaces de relevés ont été notées diverses variables mésologiques (pente, exposition, pourcentage de sol nu et de sol sous couvert de ligneux, recouvrement de la litière, des thérophytes, des muscinées et des lichens, situation des habitats: bord de chemin, clairière de cistaie etc..., degré d'isolement des groupements muscinaux par rapport à d'autres de même nature, profondeur du substrat par rapport à la roche mère, texture de l'horizon supérieur du sol), l'espèce dominante de bryophyte et le nombre de muscinées présentes dans chaque relevé. Les mesures concernant le pourcentage de sol nu et de sol sous couvert de ligneux, ainsi que le recouvrement de la litière, des lichens et des bryophytes ont été réalisées simultanément en hiver, alors que la strate herbacée (thérophytes) était pratiquement inexistante. Enfin, la nomenclature utilisée dans ce travail est celle proposée par Corley & al. (1982) et Corley & Crundwell (1991), pour les mousses, et par Grolle (1983) pour les hépatiques.

### Analyse bryofloristique

Le traitement par l'AFC de 80 relevés bryophytoécologiques (deux relevés contenant chacun une espèce qui leur est propre ont été écartés) effectués sur des surfaces = 1 m<sup>2</sup> (Tableau 1), a mis en évidence, du pôle négatif au pôle positif des axes (Fig. 1), un gradient croissant de stabilité du substrat, en particulier de la couche superficielle du sol (axe 1), d'une part, et de surabondance temporaire d'eau et par conséquent d'humidité édaphique (axe 2), d'autre part. En outre, une classification ascendante hiérarchique (CAH) a permis d'individualiser plusieurs groupements muscinaux.

Marquant le pôle négatif de l'axe 1 et se déportant vers le côté positif de l'axe 2, s'individualise un groupement de clairières de maquis et de bords de chemins différencié par *Archidium alternifolium*, *Entosthodon obtusus* et *Riccia michelii*. Les milieux instables et temporairement très humides des clairières de maquis (**ensemble C**) sont caractérisés par deux critères particuliers:

- un faible recouvrement muscinal (2,5% à 43,2% de la surface inventoriée) et inversement un fort recouvrement de sol nu (49% à 93,9%). Exceptionnellement, les bryophytes



du relevé MA52 recouvrent 87,8% de la surface. Ceci s'explique aisément du fait de la proximité d'un ruisseau. Le relevé CI53, effectué en clairière de cistaie, est associé aux relevés de clairières de maquis. *Gongylanthus ericetorum*, espèce de maquis préinstallée, domine ici, accompagné d'une mosaïque d'espèces de milieux stables ou instables. La présence des itinérantes annuelles témoigne d'un remaniement important du substrat (érosion, apports de sédiments, piétinement). La composition bryofloristique du relevé CI53 se rapproche donc de celle des clairières de maquis, en particulier de celle du relevé MA52.

- Une saturation en eau des clairières de maquis à *Erica scoparia*. Nous avons pu observer, lors de nos investigations, un développement important d'algues dans ces zones. En outre, le maquis constitue une barrière de protection qui contribue à retarder l'assèchement du milieu. En conséquence, les espèces itinérantes annuelles effectuant leur croissance et achevant leur cycle pendant la période la plus humide de l'année (novembre-décembre jusqu'en avril), parfois en seulement quelques semaines, sont favorisées (entre 33,3% et 100% d'annuelles contre 16,6% et 66,6% de colonisatrices, sur l'ensemble des relevés de clairières de maquis).

Situé du côté négatif de l'axe 1 et plutôt du côté positif de l'axe 2, l'ensemble B qui réunit des relevés de bords de chemins ne se différencie guère du précédent. Cependant, aux espèces itinérantes annuelles (constituant 25% à 55,5% du peuplement muscinal), viennent s'associer entre autres *Racomitrium elongatum*, *Polytrichum juniperinum* et *Bryum alpinum*. Ces espèces colonisatrices marquent donc par endroits un début de stabilisation du substrat. Les bords de chemins correspondent à des substrats tout aussi instables et humides que ceux des clairières de maquis. Ils sont caractérisés par un faible recouvrement muscinal (0,5% à 14,2%), un fort recouvrement de sol nu (11,3% à 98,9%) et une saturation en eau du substrat. En effet, dans ces milieux sablo-caillouteux et par le jeu des pentes et des replats, les eaux de pluie et de ruissellement peuvent stagner en période humide. Dans certains cas, il est possible d'observer une submersion complète. La présence notoire de *Bryum alpinum*, espèce hygrophile, dans nos relevés (7 fois sur 19 relevés) témoigne de cette surabondance temporaire d'eau.

L'ensemble A, situé du côté positif de l'axe 1 et s'étendant du pôle négatif au pôle positif de l'axe 2, se divise en deux groupes. Le premier A1 est lui-même subdivisé en deux sous-groupes.

A l'extrémité positive des axes 1 et 2 se situe le sous-groupe A12 différencié par *Campylopus pilifer*. Ces milieux "stables" et temporairement très humides correspondent aux fonds de cuvettes sur dalles rocheuses. Ils sont caractérisés par un fort recouvrement muscinal (38,6% à 89,3%). Cependant, dans certains cas, le recouvrement muscinal peut être faible (exemple: CU81 avec 2,3% sur 1 m<sup>2</sup>), le recouvrement lichénique étant alors très important (67,7% sur 1 m<sup>2</sup>). Plus xérophiles, les lichens occupent une position surélevée au centre de la cuvette qui se remplit d'eau à la périphérie où les muscinées dominent. Les bryophytes, comme les lichens, jouent un rôle protecteur du sédiment de ces milieux stabilisés des cuvettes qui sont alors peu perturbés par l'érosion et le piétinement.

D'autre part, l'engorgement en eau des cuvettes peut être très important. En outre, la présence de colonies denses de *Campylopus pilifer* retarde l'assèchement du sol. Cependant, suivant l'épaisseur du sédiment accumulé au fond de la cuvette, la dessiccation peut être plus ou moins rapide (CU31: épaisseur du sédiment = 2,5 cm s'assèche plus vite que CU83: épaisseur du sédiment = 14 cm). Toutefois, la densité et la valeur du recouvre-

ment des peuplements cryptogamiques jouent un rôle régulateur des mouvements de l'eau dans le sol. Plus la densité et le recouvrement sont importants, plus l'assèchement est retardé.

Le sous-groupe **A11**, globalement centré sur les deux axes, est intermédiaire avec les autres sous-ensembles et regroupe des relevés d'origine diverse. Ceux-ci présentent une composition floristique qui se rapproche plus ou moins des divers faciès observés.

Au contraire le groupe **A2**, localisé à l'extrémité négative de l'axe 2 et du côté positif de l'axe 1, présente une composition bryofloristique particulière et regroupe les peuplements à *Pleurochaete squarrosa*. Ces pelouses constituent vraisemblablement des milieux stables comme les cuvettes à *Campylopus pilifer* mais en diffèrent par une forte xéricité. Leur dessiccation est beaucoup plus rapide lorsque l'assèchement atmosphérique survient (vent, chaleur...). Les deux caractères qui permettent de les distinguer sont:

- un fort recouvrement muscinal (86,3% à 100%), exception faite lorsque le recouvrement lichénique (PE73 avec 81%) ou celui de la litière (PE75 avec 77,2%) sont importants. Signalons qu'à ces relevés de pelouses s'adjoint un relevé de clairière de cistaie à *Pleurochaete* (CI63) qui possède les mêmes caractéristiques. La stabilisation du substrat est assurée par la présence de *Pleurochaete squarrosa*, qui peut constituer des peuplements "quasi-monospécifiques".

- Une xéricité édaphique importante. Au contraire des cuvettes, les formations à *Pleurochaete squarrosa* s'assèchent rapidement du fait de la nature filtrante du substrat et de la profondeur à laquelle se trouve la roche mère. Il n'y a donc jamais d'engorgement en eau et la xéricité édaphique est élevée.

Enfin, un second traitement par l'AFC a été réalisé sur des relevés effectués aux mêmes endroits que les précédents, mais sur des surfaces variables (0,25 - 100 m<sup>2</sup>). Les résultats obtenus sont identiques à ceux que nous avons exposés plus haut.

### Relations bryophytes - variables mésologiques et édaphiques

Dans le but de mettre en relation les groupements définis lors de l'analyse bryofloristique et un certain nombre de variables stationnelles, un traitement par l'AFC a été effectué. Pour le croisement des données bryofloristiques et mésologiques recueillies sur des surfaces variables (Tableau 2), nous avons utilisé le logiciel ECOFLO, mis au point par le centre de biométrie du CEFÉ, Montpellier. Seuls les deux premiers axes (pourcentage d'inertie: 23,82% et 15,69%) ont été retenus (Fig. 2).

Axe 1

	Gradient croissant du pôle positif vers le pôle négatif	Gradient croissant du pôle négatif vers le pôle positif
Variables et valeurs corrigées des contributions (CTR), cf. Roux & Montana (1988)	Bry = 55 Pen = 40 The = 40	Sol = 48 Prf = 47 NbB = 35

Tableau 2. Variables mésologiques correspondant aux stations de 82 relevés bryofloristiques effectués sur des surfaces variables (jusqu'à 100 m<sup>2</sup>) dans le domaine des pelouses oligotrophes à thérophytes (commune du Cagnet-des-Maures, Var). Situation: CH = bord de chemin, CI = clairière de cistaie, CU = cuvette sur dalle rocheuse, MA = clairière de maquis, PE = pelouse proprement dite. Sur = surface (m<sup>2</sup>); Pen = pente (°); Exp = exposition (ind = indéfinie, terrain plat). Recouvrement (% de Sur) A - mesures effectuées en janvier et février 1997: Lit = litière, Pha = phanérophytes, Lic = lichens, Bry = bryophytes, Sol = sol nu + pierres; B - mesures effectuées en mai et juin 1997 : The = thérophytes. Iso = isolement, 1 = placettes isolées, 2 = placettes contiguës, 3 = bords de chemins. Substrat : Prf = profondeur (cm); Tex = texture, SC = sablo-caillouteuse, SLC = sablo-limono-caillouteuse, SL = sablo-limoneuse. SpB = espèce dominante de bryophyte; NbB = nombre d'espèces de bryophytes.

	Sur	Pen	Exp	Lit	Pha	The	Lic	Bry	Sol	Iso	Prf	Tex	spB	NbB
CU02	4,2	1	W	20	0	20	95,6	0,8	3,6	1	1,5	SC	Grimmia	4
CU03	5	1	S	0	0	40	97,2	2	0,8	1	4,5	SC	Campylopus	14
CI05	2	0	ind	4,5	6	10	2,5	87,2	5,8	1	>14	SC	Trichostomum	8
CI06	1	0	ind	0	0	5	99	1	0	1	>14	SC	Pleurochaete	2
CI07	4	0	ind	4,1	0,5	15	17,6	78,3	0	1	>14	SC	Hypnum	4
CU09	4	0	ind	0	0	40	2,6	95,3	2,1	1	3	SC	Pleurochaete	7
MA10	4	0	ind	0	0	<5	2	3	95	1	>14	SC	Riccia	8
PE11	2,4	3	N	0	0	80	0	100	0	2	>14	SC	Pleurochaete	10
MA12	1,2	0	ind	0	0	40	18	15,6	66,4	1	>14	SC	Archidium	3
CH13	3	0	ind	10	5	75	2,7	1,8	85,5	3	>14	SC	Campylopus	9
CH14	16,3	0	ind	0	3,9	55	95	3	2	3	>14	SC	Trichostomum	12
CH15	<1	2	S	4,3	0	50	1,4	81,8	12,5	3	>14	SC	Riccia	13
CH16	17	0	ind	0,5	0	20	0	0,2	99,3	3	>14	SC	Trichostomum	9
CH17	4	2	ind	13	0	<1	1,3	8,7	77	3	>14	SLC	Racomitrium	8
CH18	4	0	ind	3	3,5	5	0,4	1,3	95,3	3	>14	SC	Pleurochaete	6
CH19	1	0	ind	6	6	<5	2,5	4,7	86,8	3	>14	SC	Archidium	6
CH20	2	0	ind	11,3	0,5	<5	1,2	0,5	87	3	>14	SC	Archidium	9
CH21	1	0	ind	13,2	2	<1	0,5	3	83,3	3	>14	SC	Trichostomum	9
CH22	1	0	ind	11,9	4	15	80,8	2,1	5,2	3	>14	SL	Archidium	9
CH23	6	0	ind	1	9	35	1,2	1,4	96,4	3	>14	SC	Bryum	9
CH24	<1	0	S	4,9	0	40	0	1,1	94	3	>14	SC	Bryum	4
CH25	10	1	N	8,3	0,3	5	0	1,2	90,5	3	>14	SC	Bryum	7
CH26	2	0	ind	0	12,5	<5	0,5	1,4	98,1	3	>14	SC	Archidium	9
CH27	10	0	ind	8,6	4,3	30	0,1	11,4	79,9	3	>14	SC	Trichostomum	4
CH28	6	0	ind	0	5,5	60	30,7	50,8	18,5	3	>14	SC	Polytrichum	3
CU29	<1	0	ind	0	0	70	29,9	66,3	3,8	1	4	SC	Campylopus	8
CU30	6,5	0	ind	0	0	80	57	40	3	1	11	SC	Pleurochaete	8
CU31	<1	0	S	0	0	20	10,8	79,2	10	1	2,5	SC	Campylopus	4
CU32	<1	2	S	0	0	60	4,4	83,6	12	1	3	SC	Campylopus	3
CU33	1	5	S	0	0	60	60,9	38,6	0,5	1	9	SC	Polytrichum	3
CU34	1	0	ind	0	0	70	2,5	83,9	13,6	1	4,5	SC	Campylopus	6
CU35	<1	0	ind	0	0	40	6,1	93,3	0,6	1	5	SC	Campylopus	2
CU36	<1	0	ind	0	0	20	16,7	83,3	0	1	3	SC	Campylopus	4
CU37	2	0	ind	0	0	80	38,2	54,6	7,2	1	2	SC	Polytrichum	6
CU38	2	2	E	0	0	60	19,8	71,2	9	1	5	SC	Bryum	4
CU39	4	4	S	0	0,6	80	3,4	81,4	15,2	1	11	SC	Pleurochaete	8
CU40	5	7	S	0	0	70	6,4	89,3	4,3	1	10	SC	Campylopus	11
MA41	4,4	1	S	3,5	5,2	60	7,5	6	83	1	>14	SLC	Campylopus	6
MA42	1	0	ind	3,2	4	20	15,8	3,7	77,3	1	>14	SLC	Entosthodon	9
MA43	<1	0	ind	17,8	0,8	<5	10	14,8	57,4	1	>14	SLC	Entosthodon	5
MA44	2	0	ind	0	0	40	2,7	7,1	90,2	1	>14	SLC	Pleurochaete	6

Tableau 2. (continued)

	Sur	Pen	Exp	Lit	Pha	The	Lic	Bry	Sol	Iso	Prf	Tex	spB	NbB
MA45	2	0	ind	6,7	1	30	4,8	6,8	81,7	1	>14	SLC	Archidium	9
MA46	<1	0	ind	0	0	<5	1	50	49	1	>14	SLC	Entosthodon	4
MA47	<1	0	ind	0	0	<5	1,3	43,2	55,5	1	>14	SLC	Riccia	5
MA48	4	0	ind	0	0	<5	1,7	2	96,3	1	>14	SLC	Entosthodon	5
MA49	<1	0	ind	8,4	0	<5	3,7	6,8	81,1	1	>14	SLC	Trichostomum	3
MA50	<1	0	ind	0	0	<5	1,9	4,2	93,9	1	>14	SLC	Archidium	4
MA51	2	0	ind	0	10	40	12,3	7,8	79,9	1	>14	SLC	Trichostomum	5
MA52	1	0	ind	1	5	50	7,2	87,8	4	1	>14	SLC	Trichostomum	6
CI53	<1	0	ind	8	6	10	6	86	0	1	>14	SC	Gongylanthus	14
CI54	<1	0	ind	40,1	2	20	0	59,9	0	1	>14	SC	Archidium	12
CI55	1	0	ind	15,2	6	5	0	78,3	6,5	1	>14	SC	Gongylanthus	10
CI56	<1	0	ind	15	0	<5	2,3	4,1	78,6	1	>14	SC	Archidium	8
CI57	<1	0	ind	3,6	0	<5	0	93,4	3	1	>14	SC	Archidium	11
CI58	4,4	3	S	9,4	25	10	0,5	86,3	3,8	1	>14	SC	Cheilothele	11
CI59	1	1	S	4	9	35	0	83,8	12,2	1	>14	SC	Pleurochaete	9
CI60	<1	0	ind	2,1	0	<5	1	8	88,9	1	>14	SC	Pleurochaete	7
CI61	<1	0	ind	0	0	20	0	100	0	1	>14	SC	Pleurochaete	4
CI62	2	0	ind	2	2,2	40	0,5	97,5	0	1	>14	SL	Pleurochaete	2
CI63	4	0	ind	1,3	3,2	60	4,3	88,7	5,7	1	>14	SC	Pleurochaete	6
CI64	<1	0	ind	5	2	<5	5	88	2	1	>14	SC	Pleurochaete	4
CI65	<1	0	ind	16	2	5	14	63,1	6,9	1	>14	SC	Pleurochaete	5
CI66	<1	0	ind	0	1,6	<5	0	98,9	1,1	1	>14	SC	Pleurochaete	1
CH67	21	0	ind	0	0	50	0	6,8	93,2	3	>14	SC	Archidium	10
PE68	20,9	5	N	0,2	4,8	70	12,3	87,2	0,3	2	>14	SC	Pleurochaete	9
PE69	12	8	N	0	2,6	80	0,7	98,8	0,5	2	>14	SC	Pleurochaete	7
PE70	4	0	ind	0	0	40	3,4	96,6	0	2	>14	SC	Pleurochaete	6
PE71	1	0	ind	0	0	50	1,5	96,5	2	2	>14	SC	Pleurochaete	8
PE72	1	0	ind	0	0	40	2	98	0	2	>14	SC	Pleurochaete	3
PE73	8	15	E	2,7	3,7	40	7,8	89,2	0,3	2	>14	SC	Pleurochaete	6
PE74	4	0	ind	0	0	80	0	88,5	11,5	2	>14	SC	Pleurochaete	6
PE75	2	0	ind	82,3	0	40	5,2	11,5	1	2	>14	SC	Pleurochaete	10
PE76	12	0	ind	0	8,3	80	1,8	90,5	7,7	2	>14	SC	Pleurochaete	10
PE77	50	0	ind	0	0	90	0	99,5	0,5	2	>14	SC	Pleurochaete	7
PE78	8	3	E	0	0	80	0	2,9	97,1	2	>14	SL	Pleurochaete	11
PE79	50	5	S	0	0	90	0	98,4	1,6	2	>14	SC	Pleurochaete	20
PE80	100	2	S	0	0	90	0	99,7	0,3	2	>14	SC	Pleurochaete	14
CU81	2,4	5	S	30	0	45	67,7	2,3	0	1	2,5	SC	Bryum	3
CU82	1,1	0	ind	20	0	40	72,2	7,8	0	1	3	SC	Bryum	4
CU83	2,4	1	W	5	0	50	15	11,5	68,5	1	14	SC	Polytrichum	4
CH86	9,5	0	ind	0	3,9	15	97,1	1,4	1,5	3	>14	SC	Trichostomum	10
CH87	6,8	0	ind	0	0	40	97,9	1	1,1	3	>14	SC	Trichostomum	10

Sur l'axe 1, on constate que le recouvrement bryophytique augmente souvent avec la valeur de la pente et du recouvrement des thérophytes. Parallèlement, le nombre d'espèces de bryophytes, la profondeur du sol et le pourcentage de sol nu diminuent. Ceci est en relation avec la dominance d'une espèce (*Pleurochaete squarrosa* ou *Campylopus pilifer*) formant des peuplements homogènes et denses dont la présence favorise la germination des thérophytes. En ce qui concerne l'axe 2, on constate que dans l'ensemble, le nombre

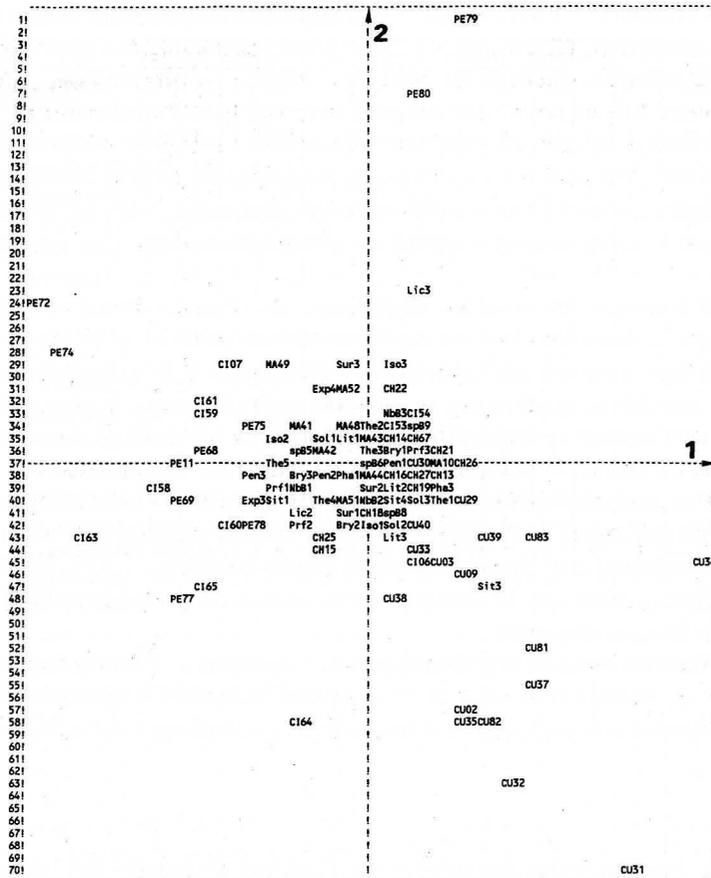


Fig. 2. Croisement des données bryofloristiques et des variables mésologiques correspondant à 82 relevés effectués dans le domaine des pelouses oligotrophes à thérophytes (commune du Cannet-des-Maures, Var). Découpage des variables mésologiques en classes : Surface (Sur), 1 < 1 m<sup>2</sup>, 2 = 1-5 m<sup>2</sup>, 3 > 5 m<sup>2</sup>. Pente (Pen), 1 = 0°, 2 = 1-4°, 3 = 5°. Exposition (Exp), 1 = sud, 2 = ouest, 3 = est, 4 = nord, 5 = indéfinie. Recouvrement (% de la surface), litière (Lit), 1 = 0%, 2 = 1-14%, 3 = 15%; phanérophytes (Pha), 1 = 0-4%, 2 = 5-9%, 3 = 10%; thérophytes (The), 1 < 5%, 2 = 5-24%, 3 = 25-49%, 4 = 50-75%, 5 > 75%; lichens (Lic), 1 < 25%, 2 = 25-75%, 3 > 75%; bryophytes (Bry), 1 < 25%, 2 = 25-75%, 3 > 75%; sol nu + pierres (Sol), 1 < 25%, 2 = 25-75%, 3 > 75%. Situation (Sit), 1 = cuvette, 2 = bord de chemin, 3 = clairière de maquis, 4 = clairière de cistaie, 5 = pelouse ouverte. Isolement (Iso), 1 = placettes isolées, 2 = placettes contiguës, 3 = bords de chemins. Profondeur du substrat (Prf), 1 = 1-4,5 cm, 2 = 5-14 cm, 3 > 14 cm. Texture du substrat (Tex), 1 = sablo-caillouteuse, 2 = sablo-limono-caillouteuse, 3 = sablo-limoneuse. Espèce dominante de bryophyte (spB), 5 = *Pleurochaete squarrosa*, 7 = *Campylopus pilifer*, 8 = autre espèce, 9 = *Trichostomum brachydontium* ou *Archidium alternifolium*.. Nombre d'espèces de bryophytes (NbB), 1 = 1-4, 2 = 5-8, 3 = 9-14. Points non représentés: Iso3 & Sit2 en 29; Exp4 & CH20 en 31; The2 & Pha2 en 34; Pha2 & CH17 en 34; spB9 & CH86 en 34; spB9 & CH87 en 34; Pha2 & CI05 en 34; Pha2 & MA50 en 34; Iso1 & Sit5 en 35; Lit1 & Tex1 en 35; CH14 & CI57 en 35; Lit1 & MA12 en 35; Sol1 & MA46 en 35; Lit1 & MA47 en 35; Bry1 & Prf3 en 36; Bry1 & Tex3 en 36; Pen1 & Exp5 en 37; The5 & spB7 en 37; Exp5 & CH28 en 37; The5 & CI62 en 37; Bry3 & Exp1 en 38; Pha1 & CH24 en 38; Pha1 & CI55 en 38; Pen2 & MA45 en 38; Pen2 & PE71 en 38; Bry3 & PE76 en 38; Sur2 & Lic1 en 39; Lit2 & CH23 en 39; The4 & Exp2 en 40; Sit1 & CI56 en 40; Sit1 & CI66 en 40; spB8 & PE70 en 41; CH18 & PE73 en 41; Sit3 & Tex2 en 47; CU31 & CU36 en 70.

d'espèces de bryophytes (CTR corrigée = 40) augmente proportionnellement à une diminution de l'isolement (CTR corrigée = 113) et, à un moindre degré, à un accroissement de la surface des biotopes étudiés (CTR corrigée = 92). Ceci confirme l'opposition existant entre les milieux stables où le recouvrement bryophytique, auquel participe souvent un nombre très réduit d'espèces, est important, en particulier lorsque la surface du biotope est faible (cas de certaines cuvettes à *Campylopus pilifer*), et les milieux instables correspondant à de grandes surfaces en continuité, au niveau desquelles la bryodiversité est importante, alors que le recouvrement muscinal est généralement faible (cas des bords de chemins).

En ce qui concerne les variables édaphiques, les résultats d'analyses pédologiques effectuées sur 31 échantillons (0-5 cm supérieurs du sol) prélevés au niveau des cinq types de milieux étudiés, montrent que les pelouses à thérophytes et les groupements muscinaux qui leur sont associés se développent sur des sols acides à presque neutres (pH 5,7 à 6,8), surtout riches en éléments grossiers (69,76% du poids de sol séché à l'air, en moyenne) et en sables (sables totaux = 74,08% du poids de terre fine, limons totaux = 17,64% en moyenne). Ces horizons, généralement insaturés (capacité totale d'échange = 7,24 meq./100 g, en moyenne), sont plutôt pauvres en matière organique (6,96% du poids de terre fine, en moyenne) et en humus (composés humiques totaux = 1,51% du poids de terre fine, en moyenne), alors que la teneur en azote total n'est pas négligeable (10,99% du poids de terre fine, en moyenne).

Le croisement des données bryofloristiques et édaphiques a révélé l'existence d'un gradient inverse de matière organique et de composés humiques. Cependant, l'adéquation entre les groupements bryophytiques et les paramètres édaphiques est mauvaise.

## Conclusion

Une étude bryofloristique (traitement par l'analyse factorielle des correspondances associée à une classification ascendante hiérarchique) a été réalisée à partir de 80 relevés provenant des environs du Cannet-des-Maures (Var, France). Ces relevés ont été effectués sur des sols sableux (grès siliceux), au niveau de cinq types de milieux occupés par des pelouses à thérophytes des *Tuberarietea guttatae* Rivas-Goday 1957. Les facteurs déterminants de la bryodiversité sont ici le degré de stabilité du substrat et en second lieu l'humidité édaphique. Les traitements ont ainsi permis de distinguer, d'une part des groupements muscinaux de substrats plus stables, riches en bryophytes colonisatrices (association thermo-hygrophile à *Campylopus pilifer* et *Bryum alpinum* des fonds de cuvettes sur dalles rocheuses et peuplements denses plus xérophiles des pelouses à *Pleurochaete squarrosa*) et d'autre part, des peuplements diffus et fugaces d'espèces itinérantes annuelles (groupement à *Archidium alternifolium*, *Entosthodon obtusus* et *Riccia michelii* des clairières de maquis ou de cistaies et des bords de chemins), propres aux horizons édaphiques sans cesse remaniés.

Le croisement des données bryofloristiques et de certaines variables mésologiques et édaphiques a révélé que les facteurs discriminants sont le recouvrement bryophytique et celui des thérophytes, la pente, le degré d'isolement des placettes, la profondeur du sol, le pourcentage de sol nu, le nombre d'espèces de bryophytes ainsi que la surface des bioto-

pes. Ainsi le recouvrement bryophytique augmente avec la valeur de la pente et du recouvrement des thérophytes, alors que le nombre d'espèces de bryophytes diminue dans les biotopes isolés de faible surface (cuvettes à *Campylopus pilifer*). En ce qui concerne les paramètres édaphiques, le traitement fait apparaître un gradient inverse de matière organique et d'humus. Toutefois, l'adéquation entre les groupements bryophytiques et ces variables est mauvaise.

#### Références bibliographiques

- Corley, M. F. V., Crundwell, A. C., Düll, R., Hill, M. O. & Smith, A. J. E. 1982: Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. — *J. Bryol.*, "1981", **11(4)**: 609-689.
- Crundwell, A. C. 1991: Additions and amendments to the mosses of Europe and the Azores. — *J. Bryol.* **16(3)**: 337-356.
- During, H. J. 1979: Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. — *Lindbergia* **5(1)**: 2-18.
- Grolle, R. 1983: Hepatics of Europe including the Azores: an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. — *J. Bryol.* **12(3)**: 403-459.
- Hébrard, J.-P. 1970: Formations muscinales rupicoles de Provence cristalline. — *Ann. Fac. Sci. Marseille* **44**: 99-119.
- 1975: Documents pour une étude comparée de la végétation bryologique des cistaies et maquis dégradés humides de Provence cristalline et du littoral corse oriental. — *Lindbergia* **3(1-2)**: 93-105.
- , Loisel, R. & Gomila, H. 1992: Contribution à l'étude de l'effet du débroussaillage sur le peuplement muscinal, au niveau de quelques formations arborées et arbustives répandues en terrain siliceux dans le massif des Maures (Var, France). — *Cryptogamie, Bryol., Lichénol.* **13(1)**: 15-46.
- & Rolando, C. 1985.: Étude comparée du peuplement bryophytique de taillis de chêne vert d'âge différent en forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var, France). — *Ecol. Medit.* **11(2-3)**: 87-110.
- Roux, M. & Montana, C. 1988: Pondération des contributions en analyse des correspondances quand les nombres de modalités des variables diffèrent grandement: application en écologie. — *Cah. l'Analyse Données* **13**: 459-468.

#### Adresse des auteurs:

Sandrine Jauffret, Jean-Pierre Hébrard & Roger Loisel, Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie, Laboratoire de Botanique et d'Écologie Méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, avenue de l'Escadrille Normandie-Niemen, F-13397 Marseille Cedex 20.