

MESURE INDIRECTE DE L'APTITUDE A LA DISPERSION CHEZ LES  
BRYOPHYTES



Travail réalisé  
par

**Virginie HUTSEMEKERS**

Et encadré  
par

**A. VANDERPOORTEN**

Septembre 2006



<b>4 Conclusion et perspectives</b> .....	38
<b>Bibliographie</b> .....	39
<b>Annexes</b> .....	42
Annexe A.....	43
Annexe B.....	47
Annexe C.....	48
Annexe D.....	49
Annexe E.....	53
Annexe F.....	54
Annexe G.....	56
Annexe H.a.....	57
Annexe H.b.....	58
Annexe I.....	59

# Introduction

Les mécanismes de dispersion jouent un rôle clé dans la détermination des distributions de plantes et d'animaux. Ils influencent en effet de nombreux aspects de la végétation, notamment la dynamique et l'évolution des populations, l'expansion d'espèces invasives, la dynamique et la diversité des communautés biologiques et la répartition disjointe de certaines espèces (Cain et al. 2000). Darwin (1859) évoquait déjà le fait que la dispersion des semences et la dispersion accidentelle sur de longues distances avaient très probablement une grande importance pour la biologie des plantes. Malgré cela, le phénomène de dispersion sur de longues distances a souvent été ignoré ou rangé au rang d'anecdote. Ce phénomène n'a été approfondi que récemment pour expliquer la recolonisation des forêts tempérées après la dernière glaciation (voir Cain et al. 1998).

C'est particulièrement vrai chez les bryophytes. Les bryophytes sont un ensemble paraphylétique d'environ 25 000 espèces comprenant les hépatiques, les mousses et les anthocérotes. Ils partagent un cycle de reproduction haplodiplophasique à haplophase prédominante : la fécondation se fait par un spermatozoïde flagellé qui va rechercher une oosphère par chimiotactisme. Cette fécondation se fait en milieu aqueux et ne peut donc avoir lieu que sur de petites distances : autofécondation ou fécondation croisée à très courte distance pour les taxa dioïques, c'est-à-dire 60% des espèces (Shaw 2001). La dispersion est donc essentiellement assurée par les spores ou des diaspores végétatives — dont 50 % tombent à moins de 1 cm de la plante mère et pratiquement aucun à plus de 10 cm (Kimmerer 1991).

La biologie de la reproduction, couplée au parallélisme entre les disjonctions transcontinentales observées entre des populations d'une même espèce et les disjonctions entre taxa de rang supérieur chez les angiospermes, a été interprétée comme une preuve de l'incapacité des bryophytes à évoluer et à se disperser. Beaucoup d'espèces de bryophytes présentent en effet les mêmes disjonctions que celles des angiospermes au niveau du genre, cette observation a conduit beaucoup de scientifiques à penser que les espèces de bryophytes à répartition discontinue et les genres d'angiospermes partagent un contexte historique commun, i.e. une ancienne vicariance associée à la dérive continentale et aux changements climatiques durant le Tertiaire (Schofield & Crum, 1972). Le fait que chez beaucoup de bryophytes, les populations présentes sur plusieurs continents diffèrent très peu au niveau de leurs caractéristiques morphologiques a également longtemps contribué à cette hypothèse (Shaw 2001). De plus, des observations montraient également que la dispersion des bryophytes se limitait essentiellement à de très petites distances de l'ordre de quelques dizaines de centimètres, c'est-à-dire dans le voisinage des populations mères (Miles et Longdon 1992 ; Laaka-Lindberg et al. 2003).

Le phénomène de dispersion sur de longues distances n'a réellement été évoqué que récemment par notamment Muñoz et al. (2004) qui ont mis en évidence une corrélation entre la distribution des espèces et les courants aériens entre des îles éloignées de l'Hémisphère Sud. D'autres études génétiques mettent en évidence le fait que le taux d'évolution moléculaire des bryophytes n'est pas du tout en accord avec l'hypothèse de la vicariance établie sur base de la morphologie (Shaw 2001) et apportent des mesures indirectes de la dispersion sur de longues distances (Snäll et al. 2003). Enfin, Miller & McDaniel (2003) suggèrent l'idée d'une dispersion en routine à l'échelle du paysage.

Il n'existe donc à l'heure actuelle que très peu de données expérimentales sur les facultés de dispersion des bryophytes. Les seules données expérimentales dont nous disposons sont basées sur des observations directes de pièges à diaspores à petite échelle (Kimmerer 1991, Miles et Longdon 1992) et sur la viabilité des propagules dispersées (Miller & Ambrose, 1976), mais aucune expérience n'a été faite à l'échelle du paysage et prenant en compte le facteur temporel.

Les terrils offrent à ce sujet un excellent modèle expérimental naturel d'étude de la dispersion. Les terrils sont des remblais artificiels constitués principalement de schistes et de grès résultant de l'extraction du charbon lors du siècle dernier. Ces milieux nouvellement colonisables peuvent être assimilés à des îles continentales, au même titre que des habitats fragmentés et des massifs montagneux isolés sur un continent (Blondel, 1995). De ce fait, les terrils sont particulièrement intéressants car leur flore est le résultat de la dispersion et non d'un relictualisme d'une distribution passée plus étendue. Par ailleurs, il existe peu d'expériences sur la dynamique de colonisation des îles appliquées aux bryophytes (Tan & Pócs, 2000). Ces terrils offrent le second avantage de parcourir une gamme d'âges contrastés et que ceux-ci peuvent être estimés relativement aisément. Enfin, l'existence d'une base de données sur la cartographie des espèces de bryophytes à l'échelle du paysage wallon permet d'obtenir des informations sur les zones sources possibles des espèces rencontrées sur les terrils.

Un dernier point intéressant est que les terrils hébergent des biocénoses d'intérêt patrimonial et peuvent constituer des zones refuges. Le projet Interreg<sup>1</sup> de revalorisation des terrils<sup>1</sup> s'intéresse à ce propos à la protection et la mise en valeur de la biodiversité floristique et faunistique de différents sites en région liégeoise ainsi qu'à la mise en valeur écotouristique de ce patrimoine naturel. Dans le cadre de ce projet, la question de l'intérêt des bryophytes en tant que patrimoine naturel en biologie de la conservation a été soulevée.

A partir de cet ensemble de données, nous avons cherché dans cette étude à estimer pour la première fois des distances et des vitesses de dispersion chez les bryophytes et ainsi tester différentes hypothèses sur le recrutement des espèces. Nous avons ensuite étudié la dynamique de colonisation des terrils afin de tester une série d'hypothèses sur les mécanismes de la dispersion des bryophytes à l'échelle des paysages: la composition floristique des terrils correspond-elle à un gradient dynamique global ou à plusieurs gradients dynamiques à l'échelle locale ? Comment évolue cette dynamique ? Enfin, quelles informations apportent les bryophytes sur la valeur conservatoire des terrils comme refuges dans un environnement perturbé et quelles dispositions de gestion peuvent être proposées pour pérenniser les biocénoses les plus intéressantes ?

---

<sup>1</sup> projet Interreg IIIA « La Route des terrils »

# Chapitre 1

## Matériel et méthodes

### 1.1. Description des sites étudiés

L'étude a été réalisée dans la région de Liège, Charleroi, La Louvière et Mons. Au total, cinquante deux terrils d'âges différents ont été choisis.

La carte de répartition suivante reprend les terrils que nous avons visités.

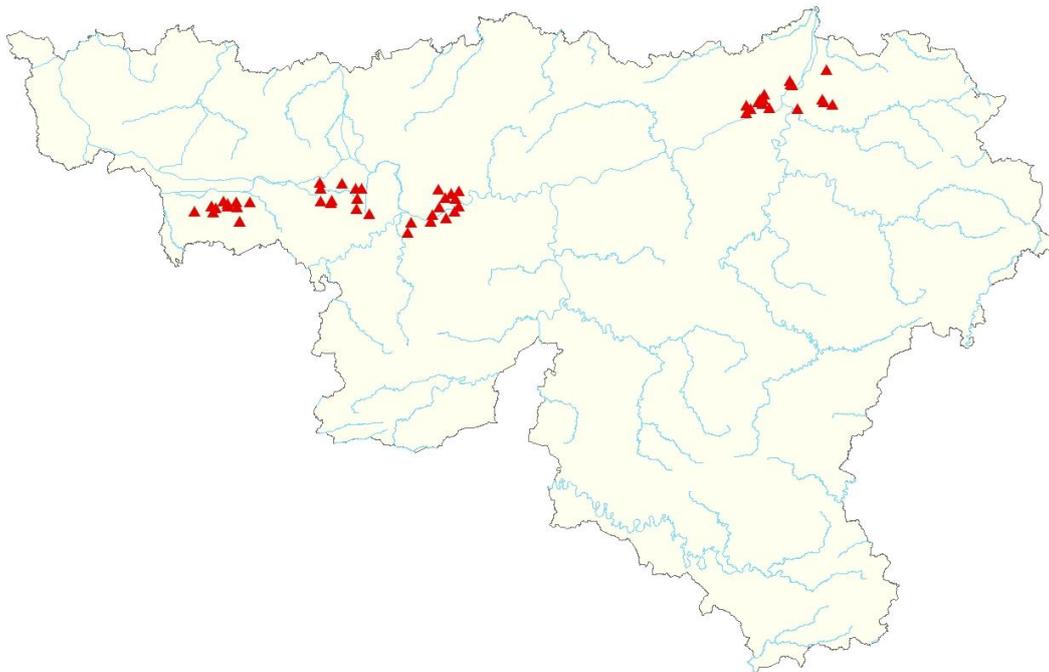


Figure 1. Carte de répartition des 52 terrils visités en Wallonie

Les cinquante deux terrils sont présentés dans le Tableau 1, ainsi que leur localisation et leur date de début et de cessation d'activité (données obtenues par la Région Wallonne).

Parmi ces terrils, douze terrils liégeois auront une application particulière en gestion de l'environnement (Tableau 1). Ces terrils ont été choisis parce qu'ils s'inscrivent dans le cadre du projet Interreg de valorisation floristique et faunistique des terrils, dont une partie concerne les bryophytes.

## **1.2. Récolte des données**

### **1.2.1. Inventaire des espèces**

Un inventaire complet des bryophytes présentes sur chaque terril a été réalisé. Les espèces difficilement déterminables sur le terrain ont été emportées et déterminées à l'aide de la flore de Smith (Smith 1976). Nous avons ainsi identifié 168 espèces de bryophytes, dont quinze hépatiques, sur la totalité des terrils.

Ces espèces sont répertoriées dans la base de données de la distribution des espèces de bryophytes en Wallonie. Cette base de données a été réalisée par A. et O. Sotiaux et A. Vanderpoorten et reprend la liste des espèces présentes par maille de 16 km<sup>2</sup> selon le découpage défini par l'Institut Belgo Luxembourgeois (IFBL) et ceci dans environ 90 % de la Wallonie.

Les relevés concernant les douze terrils liégeois du projet Interreg ont été réalisés en considérant les unités de végétation dans lesquelles les espèces sont présentes. Quatre unités principales de végétation ont été différenciées: la pente mobile, le bois mixte, la boulaie et la zone à combustion, quand elle est présente.

### **1.2.2. Datation et caractérisation écologique des terrils**

Les terrils ont souvent été remaniés. C'est pour cette raison que nous n'avons pas pris l'âge de cessation d'activité pour la suite des analyses mais plutôt l'âge de colonisation.

L'âge de colonisation a été estimé à partir des arbres qui nous paraissaient les plus âgés, c'est-à-dire les plus gros, présents sur le terril. La technique que nous avons utilisée pour déterminer rapidement l'âge des arbres et avec un minimum de dommage est la tarière de Pressler.

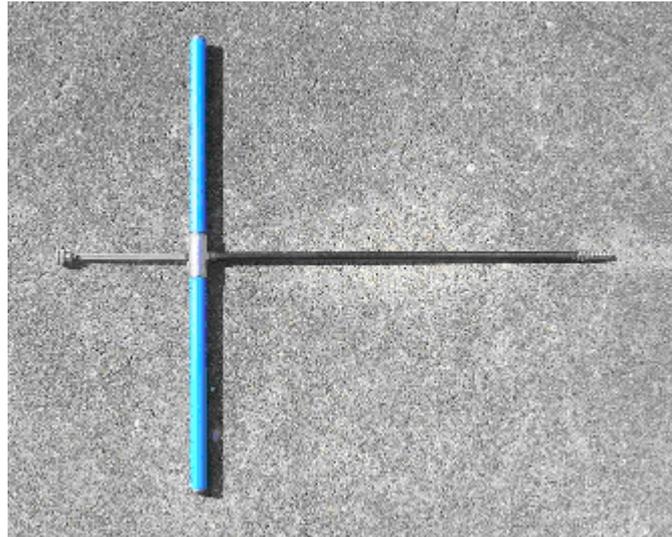
Nous avons ainsi échantillonné en moyenne deux à trois arbres par terril.

**Tableau 1. Liste des 52 terrils visités, de leur localisation ainsi que de leurs dates de début et de fin d'activité.**

Nr	Nom du terril	Synonyme(s)	Région	Commune	Début	Fin
1	14-17 et siège social	Levant	Mons-Borinage	CUESMES	1890	1960
2	Bonne Espérance 2	-	Charleroi-Basse Sambre	FARCIENNES	1931	1953
3	Carabinier n°3	-	Charleroi-Basse Sambre	CHATELET	1912	1956
4	4 Bascoup	Chapelle n°4	Centre	CHAPELLE-LEZ-HERLAIMONT	1853	1951
5	6 Hornu-Wasmes	-	Mons-Borinage	WASMES	1880	1949
6	Gouffre n°7	-	Charleroi-Basse Sambre	CHATELINEAU	1912	1969
7	7 St Antoine Escouffiaux	Marcrasse	Mons-Borinage	WASMES	1880	1958
8	7-8 Hornu-Wasmes	Sept	Mons-Borinage	HORNU	1935	1958
9	Pays Bas n°8	-	Charleroi-Basse Sambre	CHATELINEAU	1936	1967
10	Albert 1er	-	Centre	ST-VAAST	1910	1959
11	Argenteau*	Trembleur	Liège et région	TREMBLEUR	1920	1940
12	Aulniats	-	Charleroi-Basse Sambre	FARCIENNES	1890	1985
13	Bas Bois*	-	Liège et région	SOUMAGNE	1880	1967
14	Basse Hansy Nord*	Basse Rancy Nord	Liège et région	CHENEE		1932
15	Belle Vue	-	Liège et région	HERSTAL	1900	1968
16	Bernalmont	-	Liège et région	VOTTEM		1954
17	Bon Buveur	-	Liège et région	JEMEPPE	1914	1958
18	Boubier 2	-	Charleroi-Basse Sambre	CHATELET	1923	1966
19	Braconnier*	Bonnet	Liège et région	SAINT-NICOLAS	1914	1929
20	Champs d'Oiseaux*	-	Liège et région	FLEMALLE-GRANDE	1876	1953
21	Crachet	-	Mons-Borinage	FRAMERIES	1870	1960
22	Espérance 3*	-	Liège et région	SAINT-NICOLAS		1973
23	Gosson 1*	-	Liège et région	SAINT-NICOLAS	1900	1966
24	Gosson 2*	-	Liège et région	JEMEPPE	1900	1966
25	Héribus	-	Mons-Borinage	CUESMES	1919	1968
26	Horloz*	Malgarny	Liège et région	TILLEUR		1968

Nr	Nom du terril	Synonyme(s)	Région	Commune	Début	Fin
27	La Flache Houillère	La Flache	Mons-Borinage	QUAREGNON		
28	Micheroux 1*	Hasard	Liège et région	RETINNE		1974
29	Micheroux 2*	Pansery	Liège et région	MICHEROUX		1974
30	Nord de Genly	-	Mons-Borinage	FRAMERIES	1910	1920
31	Panama	-	Charleroi-Basse Sambre	ROSELIES	1884	1959
32	Perron Ouest	-	Liège et région	OUGREE		
33	Petite Bacnure	-	Liège et région	HERSTAL		1971
34	Quinconque	Saint Patrice	Centre	TRIVIERES	1800	1936
35	Rieu du Coeur 2	-	Mons-Borinage	QUAREGNON	1885	1923
36	Saint Adolphe	-	Centre	LA HESTRE	1851	1909
37	Saint Albert	-	Centre	PERONNES	1860	1965
38	Saint Antoine	-	Mons-Borinage	DOUR	1890	1960
39	Saint Auguste	-	Charleroi-Basse Sambre	FLEURUS	1868	1932
40	Saint Gaston	-	Charleroi-Basse Sambre	AISEAU	1900	1961
41	Saint Placide	La Croix	Mons-Borinage	QUAREGNON	1880	1905
42	Sainte Barbe	-	Charleroi-Basse Sambre	WANFERCEE-BAULET	1908	1959
43	Sainte Henriette	-	Centre	MORLANWELZ	1850	1940
44	Sainte Marguerite	-	Centre	PERONNES	1922	1969
45	Sainte Marie	-	Charleroi-Basse Sambre	LAMBUSART	1890	1974
46	Sainte Marie Est	-	Centre	PERONNES	1870	1936
47	Siège 1	-	Charleroi-Basse Sambre	FONTAINE-L'EVEQUE	1870	1926
48	Siège 17	Bois des vallées	Centre	CARNIERES	1850	1954
49	Siège 23 Cerisier	Cerisier	Charleroi-Basse Sambre	MARCINELLE		1956
50	Siège 6	Fosse n°6	Centre	ANDERLUES	1850	1969
51	TLC Marcinelle	-	Charleroi-Basse Sambre	MARCINELLE		1967
52	Xhorré*	-	Liège et région	FLEMALLE-HAUTE	1805	1948

\* : Terrils liégeois du projet Interreg



**Figure 2. Tarière de Pressler**

La tarière de Pressler s'apparente à un « vide-pomme » (cf Fig. 2) et permet de prélever à hauteur d'homme (1,30 m) un petit cylindre de bois de 5 mm de diamètre, appelé « carotte » (Fig 3), pris perpendiculairement à l'axe de l'arbre étudié (Schweingruber, 1988). Les carottes sont récupérées dans une gaine en plastique et la surface supérieure de la carotte est aplanie à l'aide d'un cutter. Pour une meilleure estimation de l'âge de colonisation des terrils et étant donné que le comptage des cernes se fait à partir d'un prélèvement situé à 1,30m plus haut que la base de l'arbre, nous avons ajouté deux ans à l'âge de chaque terril<sup>2</sup>.

La datation des arbres se fait en comptant les cernes. Cependant, il est possible de se tromper en raison des faux cernes et des cernes difficilement distinguables. Les faux cernes sont dus à une courte période de croissance défavorable dans l'année. Une étude dendrochronologique rigoureuse d'interdatation aurait permis de dater plus précisément l'âge des arbres. Cette technique consiste à mesurer la largeur des cernes de plusieurs arbres d'un même endroit et de même essence, d'en établir des diagrammes de croissance interannuels, et de vérifier la correspondance entre eux. Dans le cadre de ce travail, nous pouvons nous contenter d'une précision de l'ordre de cinq à dix ans de sorte que seuls les comptages des cernes ont été réalisés.

Plusieurs espèces ont ainsi été carottées :

- Chêne pédonculé (*Quercus robur*)
- Chêne sessile (*Quercus petraea*)
- Robinier, ou acacia (*Robinia pseudoacacia* L.)
- Frêne (*Fraxinus excelsior*)
- Merisier (*Prunus avium*)
- Chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra*)
- Bouleau blanc (*Betula pubescens*)
- Bouleau verruqueux (*Betula pendula*)

<sup>2</sup>Pour améliorer la datation, nous aurions pu ajouter un nombre d'années qui dépend des essences carottées. En l'absence d'informations à ce sujet, la valeur minimale de deux ans a été ajoutée à chaque terril. Quel que soit le nombre d'années ajouté, les résultats statistiques n'en dépendent pas.



**Figure 3. Carotte prélevée dans un chêne pédonculé.**



**Figure 4. Visualisation des cernes sur une carotte prélevée dans un chêne pédonculé.**

Toutes les espèces présentent en général des cernes bien nets et larges en dehors des bouleaux qui ont des cernes assez diffus. Nous avons essayé une coloration à la safranine pour pouvoir mieux distinguer les cernes mais sans résultat. Par contre, il a été possible de les distinguer et les compter grâce à un jeu d'ombres. En général, quand cela était possible, nous avons préféré les chênes qui posent moins de problèmes d'interdatation.

Il faut remarquer que le terril Micheroux 2 (T29) contient des hêtres centenaires que nous n'avons pas pu carotter du fait de leur gabarit, nous l'avons donc retiré des analyses impliquant l'âge. Le terril Rieu du cœur 2 (T35) a été arasé il y a un an, nous avons donc pris cet âge connu comme âge de colonisation.

Outre l'âge, d'autres caractéristiques écologiques des terrils ont été déterminées : l'acidité, l'humidité, l'équilibre thermique, la luminosité et la stratégie de vie des terrils. Ces valeurs, moyennes et médianes, ont été calculées à partir des indices écologiques et traits d'histoire de vie de chaque espèce (Dierßen 2001). Les espèces présentes dans moins de 10 % des terrils n'ont pas été prises en compte dans la détermination des valeurs écologiques des terrils.

Ces indices correspondent à une échelle progressive définie par Dierßen:

- L'acidité correspond à un gradient de basicité croissante, des espèces adaptées aux sites les plus acides (valeur : 2) aux espèces des sites les plus basiques (valeur : 6)
- L'équilibre thermique (ou chaleur) correspond à un gradient d'espèces adaptées aux sites très froids (valeur : 2) à des espèces adaptées aux sites très chauds (valeur : 6-7).
- L'humidité correspond à un gradient du plus humide (valeur : 1) au plus sec (valeur : 6).
- La luminosité, à un gradient d'ombre (valeur : 1) à une forte luminosité (valeur : 5)
- La stratégie de vie, à un gradient d'espèces fugitives (valeur : 2), colonistes (3) à des espèces pérennes et stabilisatrices (6).

## 1.3. Méthodes et analyses

### 1.3.1. Evaluation de la distance et de la vitesse moyenne de colonisation des espèces.

La distribution des 168 espèces a été établie à l'aide de la base de données de distribution des espèces en Wallonie. Nous avons utilisé pour cela le logiciel Arcview de traitement de données géographiques.

A partir de ces répartitions, la distance maximale entre les terrils où sont présentes les espèces et leur zone source la plus proche en Wallonie a été établie pour chaque espèce.

La vitesse de colonisation des espèces a pu être obtenue en divisant la distance par l'âge de colonisation des sites. Les vitesses de colonisation réelles sont forcément supérieures à celles calculées puisque les espèces sont très probablement arrivées avant l'année en cours. Ces vitesses sont établies en considérant que les paramètres de migration et d'établissement sur le terril sont les mêmes pour chaque espèce.

### 1.3.2. Tests d'hypothèses

#### 1.3.2.1. Analyses de parcimonie

Les données de présence/absence des espèces par terril et par carré IFBL ont été analysées de manière à déterminer si l'on est en présence d'une ou plusieurs séries dynamiques en fonction de l'environnement écogéographique. Pour cette analyse, nous avons éliminé les carrés IFBL qui ne contenaient pas plus de 60 espèces, leur relevé étant considéré incomplet.

Nous avons d'abord tenté de modéliser les taux de gains et pertes d'espèces en appliquant un modèle où ces taux de gains et de pertes sont identiques et en maximisant la probabilité que la flore se soit constituée selon ce modèle (Lewis 2001). Ce modèle a été mis en œuvre dans une procédure bayésienne, à l'aide du programme 'Mr Bayes' (Huelsenbeck & Ronquist 2001), dans le but d'obtenir une distribution de probabilités des taux et des topologies échantillonnées selon leur probabilité postérieure. Le programme échantillonne les paramètres et les topologies toutes les 10 000 générations pour un run de 10 000 000 de générations. L'opération a été lancée 4 fois pour que l'analyse commence plusieurs fois avec des valeurs aléatoires différentes. Le graphique des valeurs du logarithme népérien de la probabilité en fonction du nombre de générations a été construit pour déterminer le seuil de convergence selon la loi de Poisson. Malheureusement, les résultats ne convergent pas, probablement en raison de la taille du jeu de données.

Nous avons donc analysé les données dans le contexte du maximum de parcimonie, qui permet d'évaluer un nombre d'arbres beaucoup plus important et de manière beaucoup plus rapide qu'avec le maximum de vraisemblance. Nous avons utilisé pour cela le programme PAUP\*4.0 d'analyse phylogénétique et réalisé une analyse de parcimonie 'ratchet'. Le 'ratchet' est une technique de recherche efficace pour trouver l'arbre le plus court lorsque l'on traite un trop grand nombre de données pour les recherches heuristiques habituelles. Ce qui la différencie de la parcimonie classique est qu'elle économise du temps en visitant un nombre plus grand d'arbres mais leur visite est moins exhaustive. Plutôt que de faire beaucoup de recherches heuristiques indépendantes et plus complètes, la technique 'ratchet' effectue une seule longue recherche, comprenant une série de petites recherches heuristiques, et sélectionne chaque fois l'arbre le plus parcimonieux (Sikes & Lewis 2001). Nous avons ainsi obtenu une série d'arbres les plus courts et utilisé l'arbre consensus à 50 % pour la suite des analyses.

L'arbre consensus obtenu, nous avons déterminé où se situent les transitions d'états de caractères (ici les espèces) en reconstruisant les états de caractères ancestraux sur base du principe de parcimonie. Le but ici est de déterminer les synapomorphies floristiques, c'est-à-dire les pertes ou gains d'espèces caractéristiques pour les différents clades. Le programme 'Mesquite' permet d'optimiser les états ancestraux en effectuant un consensus entre une reconstruction ascendante et descendante de chaque nœud. (Cunningham et al. 1998).

Afin de déterminer des clades floristiques potentiellement rattachés à des conditions écologiques et à un stade de colonisation, une deuxième analyse de parcimonie a été réalisée sur la matrice des espèces avec les terrils uniquement. Cette analyse a été appliquée avec

PAUP\*4.0 avec 300 réplicats, chaque réplicat sélectionnant initialement 3 terrils de manière aléatoire et ajoutant les terrils suivants pas à pas de manière à obtenir l'arbre le plus court. Une fois tous les taxa ajoutés, ces arbres ont été perturbés avec l'algorithme 'TBR', qui 'coupe' une branche de l'arbre et la greffe à un autre endroit ; l'arbre obtenu après cette perturbation est conservé si la longueur de l'arbre s'en trouve réduite. Le processus est perpétué jusqu'à ce que les perturbations n'améliorent plus la longueur de l'arbre, arrivée à un plateau. Dans ce cas, l'analyse initie automatiquement le réplicat suivant. Nous avons obtenu une série d'arbres parcimonieux à partir desquels l'arbre consensus à 50 % a été établi.

Les valeurs écologiques moyennes des clades formés par cet arbre sont calculées pour l'âge, l'humidité, l'acidité, la stratégie de vie (médiane car plus représentative), la luminosité et l'équilibre thermique moyens. Nous avons pu ainsi établir qu'il existait des groupes qui se distinguaient au niveau de leur écologie.

Enfin, la dernière analyse a été de chercher une corrélation entre la longueur des branches de l'arbre pour chaque terril et l'âge des terrils. Cette longueur correspond à une estimation du nombre d'évolutions qu'a subi le milieu, soit le nombre d'espèces qui sont apparues et qui ont disparu au cours du temps d'après la méthode de parcimonie. Les longueurs des branches sont calculées avec le même logiciel PAUP 4\*0.

#### 1.3.2.2. Etude d'un lien entre la dispersion floristique, l'âge et les variables environnementales

Ce volet fait partie de deux séries d'analyses emboîtées:

- une analyse en gradient indirect qui permet de tester l'hypothèse selon laquelle il existe des gradients floristiques liés à l'âge et à l'écologie (analyse des correspondances et analyse en composantes principales)
- une analyse en gradient direct pour étudier la ségrégation des espèces le long de ces gradients (analyse canonique des correspondances).

L'analyse en gradient indirect a pour but de dégager les gradients floristiques sous-jacents à la distribution des données. Elle permet de tester leur corrélation avec des variables explicatives, dans notre cas l'âge et les caractéristiques écologiques des terrils. Il existe pour cela deux méthodes principales : l'analyse en composantes principales (ACP) et l'analyse des correspondances (CA). L'ACP et la CA sont des méthodes d'ordination des données. Elles permettent de détecter différents types de structures sous-jacentes aux données, et d'obtenir ainsi une représentation graphique à moindre dimension (généralement 2 ou 3D) de l'échantillon multivarié, les variables construites étant des sommes pondérées des variables initiales. D'un point de vue écologique, ces deux méthodes diffèrent par la nature de la courbe de réponse des espèces, l'une linéaire et l'autre unimodale respectivement. En l'absence d'information à ce sujet, les deux techniques ont été mises en œuvre. Toutes les analyses ont été faites à partir de la matrice des espèces présentes sur les terrils, toutefois, les espèces présentes dans moins de 10 % des sites ont été retirées des analyses, de manière à distinguer les tendances écofloristiques générales.

### L'analyse en composantes principales (ACP)

L'ACP est une analyse statistique descriptive utilisée pour

- visualiser une combinaison de données a priori non corrélées
- débruiter les données, en considérant que les axes non utilisés sont les axes bruités.
- classer les données en clusters corrélés

C'est la technique d'ordination linéaire qui construit des variables théoriques (ou axes) qui minimisent la variance totale de l'échantillon après avoir ajusté des droites au travers des données des espèces (Jongman, 2005). Ainsi, le premier axe de l'ACP est la variable qui explique le mieux les données des espèces, le deuxième aussi, tout en étant contraint de ne pas être corrélé au premier axe. L'ACP est lié à un modèle de réponse linéaire dans lequel l'abondance des espèces peut croître ou décroître en fonction de la valeur de chacune des variables environnementales. Les scores des espèces ou des sites dans l'ACP sont leurs coordonnées sur les axes. L'ACP a été réalisée à l'aide du logiciel Statistica d'analyses statistiques sur la matrice de présences-absences non standardisées.

A partir des scores des terrils sur les premiers axes, nous avons calculé les coefficients de corrélation de ces scores avec l'âge et avec les variables environnementales. Après visualisation graphique des relations, les changements de variables appropriés ont été effectués de manière à linéariser la relation.

Le degré de signification du coefficient de corrélation est obtenu par un test paramétrique de Bravais-Pearson. Celui-ci s'apparente au test du  $\chi^2$  mais s'applique à des variables quantitatives. Dans ce test, la probabilité que l'hypothèse nulle (c'est-à-dire que le coefficient de corrélation soit égal à 0) soit rejetée doit être inférieure à 0,01. Le degré de liberté (ddl) est calculé comme suit, avec n le nombre d'individus de l'échantillon:  $Ddl = n-2$ .

Le coefficient de corrélation est significatif s'il est plus grand ou égal à  $r_\alpha$ . Celui-ci est trouvé dans les tables de corrélation de Pearson, pour une probabilité donnée (0,001 ; 0,01 ou 0,05) et des degrés de liberté donnés (n - 2).

### L'analyse des correspondances (CA)

L'analyse des correspondances est également une méthode d'ordination de données qui a pour but de trouver les dimensions qui maximisent la dispersion des données, cette technique est souvent considérée comme la meilleure technique d'ordination en écologie, et la plus apte à montrer les corrélations entre variables.

La CA est en soi très similaire à l'ACP mais à la différence de l'ACP, elle étudie de manière symétrique les données des colonnes et des lignes, tandis que l'ACP ne travaille que sur les colonnes. L'analyse des correspondances revient donc à faire l'analyse en composantes principales de deux nuages, les individus et les variables. Pour ce faire, la CA se base sur le

principe des moyennes pondérées réciproques pour calculer les axes sous-jacents. C'est-à-dire qu'en partant de valeurs arbitrairement choisies, les scores des espèces sont obtenus en calculant la moyenne pondérée des scores des sites pour chaque espèce, et ainsi de suite, jusqu'à obtenir les valeurs finales que sont les scores des sites et des espèces sur les axes. Les données des sites et des espèces auront ainsi été analysées de manière symétrique. Cette analyse a été réalisée avec le logiciel Statistica également.

Les corrélations entre les scores des sites ainsi que des espèces avec les six variables environnementales ont ensuite été calculées, et leur degré de signification a été étudié grâce au test de Bravais-Pearson.

### 1.3.3. Etude de la dynamique de colonisation

#### 1.3.3.1. L'analyse canonique des correspondances (CCA)

Une fois qu'une corrélation significative entre les gradients floristiques et les variables écologiques a été démontrée, la façon dont les espèces réagissent à ces variables est examinée à l'aide de l'analyse canonique des correspondances. L'analyse canonique des correspondances est une technique d'ordination qui permet de voir l'effet des variables environnementales sur la composition des espèces. La CCA diffère de la CA par le fait qu'elle considère dès le départ la combinaison de variables environnementales, et cherche ensuite à maximiser la dispersion des scores des espèces ; tandis que la CA n'est pas restreinte au départ mais cherche à expliquer la dispersion des espèces par une combinaison de variables environnementales à trouver (Jongman, 2005).

La CCA a été réalisée avec le logiciel ADE-4, spécialement construit pour les analyses multivariées de données écologiques. Nous avons réalisé ainsi plusieurs CCA, à la fois en utilisant les 6 variables écologiques moyennes et les 6 variables médianes, et en limitant l'analyse aux 4 premiers axes.

Les coefficients de corrélation entre les coordonnées des terrils sur les 4 premiers axes et les valeurs écologiques moyennes des terrils ont été étudiés, et leur degré de signification a été, tout comme pour les deux autres techniques d'analyse statistique, établi par le test de Bravais-Pearson.

#### 1.3.3.2. Espèces liées à l'âge et modèles de prédiction

Cette partie a deux objectifs : chercher les espèces significativement liées à l'âge et établir un modèle de prédiction de présence de ces espèces en fonction de l'âge.

Pour ce faire, nous avons fait une régression logistique avec le programme Statistica sur chacune des 88 espèces présentes dans plus de 10% des terrils, avec :

- l'âge seul, cette régression permet de voir les réponses linéaires de l'occurrence des espèces par rapport à l'âge.
- un terme au carré. Si la régression donne une réponse significativement meilleure, la réponse de l'espèce par rapport à l'âge est en forme de gaussienne.

Dans les deux cas, des transformations de variables ont été testées pour tenter d'améliorer la qualité d'ajustement du modèle sur les données.

Nous avons pu ainsi déterminer les espèces qui sont significativement liées à l'âge ( $p < 0,05$ , avec le test de Student), et établir sur base du coefficient de régression ( $b_1$ ) et de la valeur à l'origine ( $b_0$ ), l'équation de prédiction d'occurrence des espèces en fonction de l'âge.

L'équation de prédiction, dans le cas d'une réponse monotone, est la suivante :

$$P = \frac{e^{b_0 + b_1 x}}{1 + e^{b_0 + b_1 x}}$$

#### 1.3.4. Evaluation de la valeur patrimoniale des terrils

La richesse biologique d'un milieu est établie sur base de sa biodiversité, mais également sur base de la présence d'espèces uniques, ou rares, à l'échelle de la flore régionale. Jusqu'à présent, cette appréciation de rareté reposait sur une liste rouge, établie de manière non systématique (De Zuttere et al. 1984).

Nous proposons ici une définition objective de la rareté des espèces en Wallonie, en exploitant la base de données de distribution des espèces. Ainsi nous pouvons définir les espèces rares de Wallonie par rapport au nombre d'occurrences de l'espèce dans les carrés IFBL, en considérant que le pourcentage limite d'occurrences pour une espèce rare est de 5%. Rappelons que ces espèces rares ne sont définies que pour un faible échantillon de la totalité de la flore bryophytique de Belgique (168 espèces sur environ 700 bryophytes en Belgique), ces espèces rares ne sont donc en rien exhaustives. Les carrés IFBL dont le nombre d'espèces recensées était inférieur à 60 ont été auparavant éliminés de la base de données.

Nous avons ensuite regardé sur quels terrils ces espèces rares se trouvaient et ainsi pu voir dans quelle gamme d'âge de colonisation des terrils les espèces rares s'accumulaient.

# Chapitre 2

## Résultats

### 2.1. Relevés et caractéristiques des terrils

La matrice de relevés de présence-absence des espèces par terril est reprise en ANNEXE A.

L'âge et les valeurs écologiques moyennes des terrils sont repris dans le Tableau 2. Pour plus de facilité par la suite, les terrils ont été numérotés de 1 à 52. Les valeurs écologiques se rapportent à l'échelle progressive définie par Dierßen (cf point 1.2.2).

Les tableaux complets reprenant les valeurs écologiques moyennes et médianes des terrils ainsi que les carottages effectués sont repris en ANNEXES B et C.

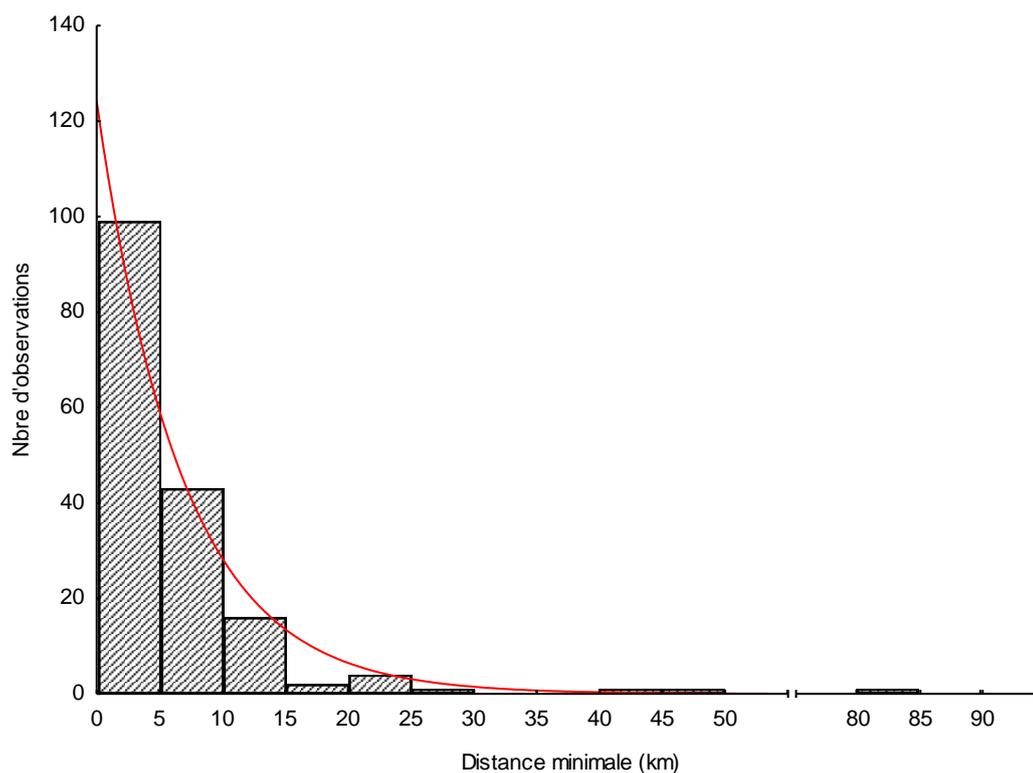
### 2.2. Statistiques descriptives

Le tableau des distances maximales de la distribution des distances entre les terrils et les populations mères les plus proches est en ANNEXE D, ainsi que les vitesses de colonisation correspondantes.

Elles sont synthétisées dans l'histogramme de la Fig. 5, présentant la courbe de distribution des distances maximales entre les terrils et les zones sources les plus proches pour l'ensemble des espèces.

Tableau 2. Synthèse des valeurs écologiques moyennes des terrils

Noms	Age	Acidité	Chaleur	Humidité	Luminosité	Stratégie de vie
T1 14-17 et Siège Social	23	4,468	4,233	4,181	3,638	4,468
T2 2 Bonne Espérance	28	4,100	4,096	4,217	3,383	4,400
T3 3 du carabinier	64	4,477	4,303	4,186	3,616	4,163
T4 4 Bascoup	21	4,420	4,100	4,034	3,420	4,818
T5 6 Hornu Wasmes	38	4,289	4,265	4,053	3,316	4,579
T6 7 du Gouffre	24	4,300	4,214	4,060	3,400	4,160
T7 7 St Antoine Escouffiaux	47	4,333	4,167	4,189	3,433	4,378
T8 7-8 Hornu-Wasmes	11	4,600	4,189	4,138	3,700	4,350
T9 8 Pays Bas	27	4,080	4,152	4,080	3,720	5,040
T10 Albert 1er	30	4,093	4,283	4,037	3,315	4,630
T11 Argenteau	45	4,240	4,205	4,300	3,460	4,440
T12 Aulniats	39	4,438	4,243	4,188	3,875	4,025
T13 Bas Bois	72	4,176	4,190	3,985	3,044	4,412
T14 Basse Hansy Nord	41	4,462	4,348	4,115	3,596	4,115
T15 Belle Vue	46	4,333	4,042	3,981	3,259	4,556
T16 Bernalmont	42	4,182	4,069	4,106	3,242	4,424
T17 Bon buveur	45	4,250	4,186	4,000	3,413	4,650
T18 Boubier 2	54	4,500	4,300	4,121	3,333	4,667
T19 Braconnier	16	4,574	4,258	4,294	3,985	3,853
T20 Champs d'oiseaux	36	4,382	4,267	4,176	3,397	4,382
T21 Crachet	44	4,256	4,038	4,233	3,512	4,395
T22 Espérance 3	57	4,263	4,132	4,039	3,145	4,684
T23 Gosson n°1	56	4,344	4,225	4,122	3,289	4,489
T24 Gosson n°2	13	4,300	4,265	4,225	3,675	3,650
T25 Héribus	28	4,640	4,282	4,058	3,430	4,256
T26 Horloz	18	4,633	4,286	4,300	3,767	4,000
T27 La Flache Houillère	34	4,346	4,229	4,231	3,462	4,615
T28 Micheroux 1	46	4,100	4,130	4,130	3,280	4,780
T30 Nord de Genly	50	4,210	4,232	4,000	2,935	4,903
T31 Panama	58	3,986	4,113	4,083	3,153	5,083
T32 Perron Ouest	17	4,421	4,194	4,092	3,500	4,500
T33 Petite Bacnure	32	4,409	4,000	4,045	3,621	4,333
T34 Quinconque	39	4,225	4,324	3,950	2,750	4,600
T35 Rieu du Cœur 2	1	4,808	4,182	4,115	4,115	3,538
T36 St Adolphe	29	4,000	4,167	4,031	2,984	4,844
T37 St Albert	34	3,688	4,115	4,000	2,938	5,125
T38 St Antoine	49	4,457	4,274	4,112	3,560	4,259
T39 St Auguste	47	4,329	4,222	4,061	3,476	4,585
T40 St Gaston	42	4,171	4,236	4,159	3,439	4,732
T41 St Placide	32	4,271	4,167	4,071	3,329	4,314
T42 Ste Barbe	27	4,262	4,075	4,024	3,738	4,429
T43 Ste Henriette	52	4,317	4,117	4,144	3,394	4,577
T44 Ste Marguerite	30	4,351	4,291	4,191	3,415	4,447
T45 Ste Marie	23	4,321	4,158	4,095	3,679	4,357
T46 Ste Marie Est	40	4,208	4,125	4,167	3,583	4,444
T47 Siège 1	68	4,489	4,256	4,160	3,532	4,128
T48 Siège 17	52	4,500	4,133	4,020	3,408	4,490
T49 Siège 23 du cerisier	42	4,213	4,157	3,975	3,328	4,705
T50 Siège 6	39	4,100	4,250	4,183	3,367	4,367
T51 TLC Marcinelle	38	4,398	4,225	4,239	3,420	4,455
T52 Xhorré	34	4,141	4,157	4,064	3,308	4,718



**Figure 5. Histogramme : distribution des valeurs maximales des distances minimales de dispersion entre les terrils et les populations mères pour l'ensemble des bryophytes recensées.**

L'histogramme (Fig 5) montre que dans la majorité des cas, la dispersion des espèces se fait localement, dans un rayon de cinq kilomètres.

Le Tableau 3 reprend les espèces dont le recrutement se fait à plus de 10 km, ainsi que leur vitesse calculée.

Nous pouvons déduire de ces valeurs une limite inférieure à la vitesse réelle de colonisation des espèces. Ainsi, les vitesses de colonisation les plus importantes sont les suivantes :

- 84,83 km en maximum 50 ans pour *Eurhynchium angustirete*, soit 1697 m minimum par an.
- 46 km en 42 ans maximum pour *Sphagnum capillifolium*, soit une vitesse de 1109 m minimum par an.
- 932 m minimum par an pour *Aulacomium palustre*.

**Tableau 3. Espèces, distances minimales, et vitesses calculées à partir de l'âge du terril correspondant.**

<b>Espèce</b>	<b>Distance minimale (km)</b>	<b>Vitesse (m/an)</b>
<i>Aulacomium palustre</i>	41,96	932
<i>Brachythecium glareosum</i>	10,95	211
<i>Bryum pallens</i>	20,50	436
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	12,15	450
<i>Campylopus pyriformis</i>	12,03	309
<i>Ctenidium molluscum</i>	10,53	234
<i>Dicranella cerviculata</i>	21,42	466
<i>Eurhynchium angustirete</i>	84,83	1697
<i>Hylocomium brevirostre</i>	27,53	586
<i>Lophocolea semiteres</i>	14,27	510
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	10,64	213
<i>Orthotrichum speciosum</i>	10,30	245
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	16,02	763
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	10,33	207
<i>Pogonatum aloides</i>	13,22	441
<i>Pogonatum urnigerum</i>	10,08	252
<i>Polytrichum commune</i>	13,02	310
<i>Polytrichum piliferum</i>	11,64	259
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>	21,33	520
<i>Sphagnum capillifolium</i>	46,57	1109
<i>Sphagnum fallax</i>	13,43	320
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	10,70	255
<i>Tortella tortuosa</i>	12,82	305
<i>Tortula modica</i>	11,59	724
<i>Zygodon conoideus</i>	22,16	568
<i>Zygodon rupestris</i>	18,30	366
<i>Zygodon stirtonii</i>	12,41	239

## 2.3. Tests d'hypothèses

### 2.3.1. Etude des gradients dynamiques dans le contexte de la flore régionale

#### 2.3.1.1. Analyse de parcimonie de la composition floristique des terrils et carrés IFBL

L'arbre du maximum de parcimonie obtenu avec la composition floristique des terrils et des carrés IFBL est représenté -très réduit- sur la Fig. 6.

Les terrils se regroupent ensemble à la base de l'arbre, tandis que les carrés IFBL se rassemblent en fin d'arbre. Il faut remarquer cependant deux terrils isolés dans les carrés IFBL :

- le terril 28, c'est-à-dire le terril Micheroux 1, dit terril du Hasard et
- le terril 49 ou terril du Cerisier.

Nous avons cherché à savoir quelles étaient les espèces qui permettaient d'expliquer cette répartition des terrils, c'est-à-dire voir l'évolution des espèces depuis les terrils les plus jeunes aux carrés IFBL, milieux totalement colonisés. Le nœud ancestral des terrils et des carrés IFBL sont annotés sur la Fig. 6 –respectivement A et B.

La présence des espèces suivantes est synapomorphique pour les terrils (A):

- *Barbula unguiculata*
- *Brachythecium albicans*
- *Brachythecium rutabulum*
- *Bryum argenteum*
- *Ceratodon purpureus*
- *Didymodon tophaceus*
- *Hypnum cupressiforme*

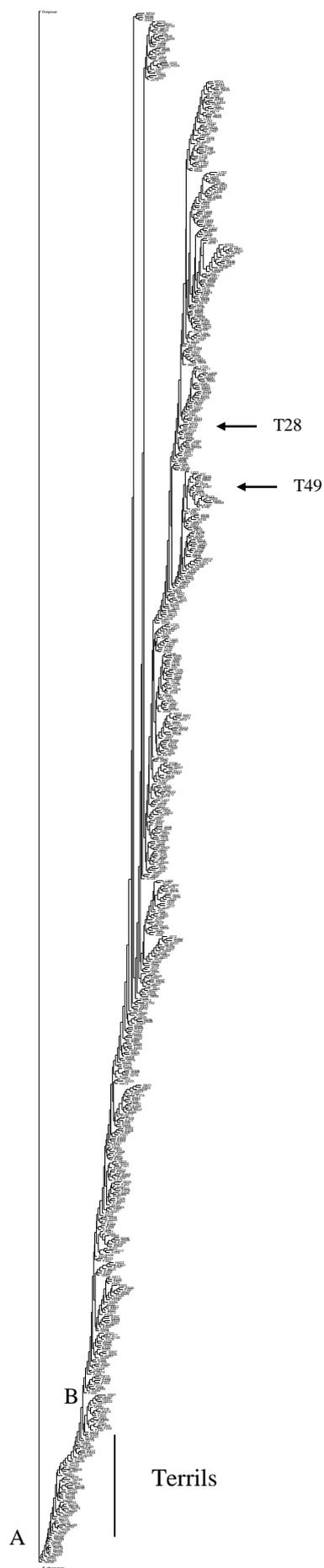
La présence des espèces suivantes est synapomorphique pour tous les terrils, mis à part le T35 (Rieu du cœur) :

- *Atrichum undulatum*
- *Bryum capillare*
- *Campylopus introflexus*
- *Dicranella heteromalla*
- *Lophocolea heterophylla*
- *Polytrichum formosum*
- *Tortula muralis*

Ces espèces forment le nœud de base de l'arbre. Les espèces différenciant les terrils des carrés IFBL sont également étudiées au niveau du nœud ancestral des carrés IFBL.

La présence des espèces suivantes est synapomorphique au niveau des deux premiers embranchements conduisant au clade des carrés IFBL (B) :

- *Brachythecium salebrosum*,
- *Leskea polycarpa*
- *Lunularia cruciata*
- *Marchantia polymorpha*
- *Pohlia melanodon*
- *Rhynchostegium murale*
- *Rhytidiadelphus squarrosus*
- *Cryphaea heteromalla*
- *Dicranella schreberiana*
- *Dicranella staphylina*
- *Didymodon rigidulus*
- *Eurhynchium hians*
- *Lophocolea bidentata*
- *Mnium hornum*
- *Pylaisia polyantha*
- *Radula complanata*
- *Syntrichia papillosa*
- *Tortula acaulon*



**Figure 6.** Arbre du maximum de parcimonie, obtenu par la méthode du parcimonie ‘ratchet’, des terrils et des carrés IFBL. **A** : nœud ancestral des terrils ; **B** : nœud ancestral des carrés IFBL.

Absences synapomorphiques :

- *Campylopus introflexus*
- *Polytrichum juniperinum*
- *Polytrichum piliferum*
- *Dicranella varia*

### 2.3.1.2. Analyse des clusters

L'arbre de la Fig. 7 représente le consensus à 50 % des 11 arbres obtenus par l'analyse du maximum de parcimonie sur les terrils uniquement. Les clades formés sont désignés par une lettre.

Les valeurs écologiques moyennes de chaque clade ont été calculées, elles sont reprises dans le Tableau 4, en même temps que la longueur de branches moyenne.

**Tableau 4. Valeurs écologiques et longueurs de branches moyennes des clades formés par l'arbre consensus à 50 % de parcimonie.**

Clade	Age	Acidité	Equilibre thermique	Humidité	Luminosité	Stratégie de vie (médiane)	Longueur de branches
<b>A</b>	43,80	4,36	4,18	4,14	3,47	3,9	100,2
<b>B</b>	35,67	4,39	4,21	4,12	3,46	4,12	90,33
<b>C</b>	35,57	4,44	4,24	4,19	3,69	3	85
<b>D</b>	48,85	4,14	4,15	4,11	3,12	5,21	65,85
<b>E</b>	27,50	4,09	4,12	4,15	3,55	4,5	42
<b>F</b>	40,60	4,30	4,20	4,15	3,22	4,25	38,5

Nous pouvons ainsi distinguer trois groupes principaux:

- Groupe A, d'âge moyen, tous les facteurs écologiques sont intermédiaires mais la longueur des branches moyenne est maximale.
- Groupe C, d'âge plus jeune, assez basique, équilibre thermique et humidité neutres, mais nécessitant une grande luminosité, et d'une stratégie de vie majoritairement colonisatrice.
- Groupe D, le plus âgé, à tendance plutôt acide, de faible luminosité et de stratégie de vie majoritairement pérenne et stabilisatrice.

Les autres clades correspondent à des variantes écologiques locales. Par exemple, le clade B contient un groupe de terrils contenant plusieurs espèces typiques des zones marécageuses (*Aneura pinguis*, *Drepanocladus aduncus* notamment).

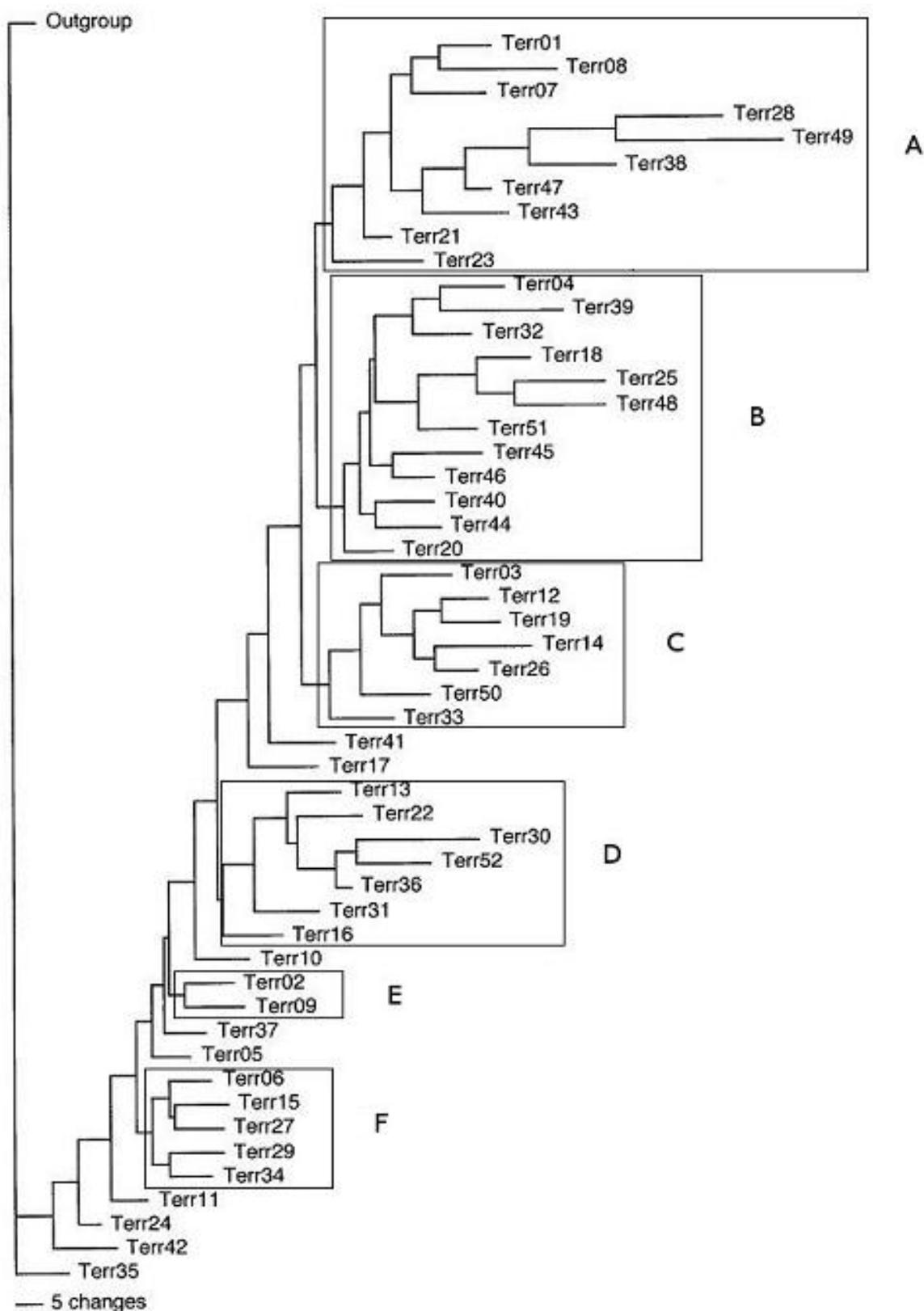


Figure 7. Arbre consensus à 50 % des 11 arbres de parcimonie maximale de la composition bryophytique de 52 terrils. Les clades formés sont encadrés et désignés par une lettre.



**Tableau 5. Coefficients de corrélation entre les scores des espèces sur les deux axes de l'analyse des correspondances et leurs caractéristiques autécologiques.**

Variable écologique	Scores des espèces	
	Dimension 1	Dimension 2
Acidité	-0,50***	NS
Humidité	NS	NS
Equilibre thermique	-0,22*	NS
Luminosité	-0,50***	NS
Stratégie de vie	0,39***	-0,25*

NS = non significatif ; \* = significatif à 95 % ( $p < 0.05$ ) ; \*\* = significatif à 99 % ; \*\*\* = significatif à 99.9 %

La corrélation entre les scores des espèces sur les axes et leurs indices écologiques est présentée dans le Tableau 5. Le degré de signification des liens a été établi avec les tables de Pearson (ddl = 86,  $p = 0,05$  :  $r_{\alpha} = 0,2156$  ;  $p = 0,01$  :  $r_{\alpha} = 0,2838$  ;  $p = 0,001$  :  $r_{\alpha} = 0,3616$ ).

Les coefficients de corrélation des scores des terrils avec leurs caractéristiques écologiques moyennes et médianes ont été également été calculés (Tableau 6).

**Tableau 6. Coefficients de corrélations des scores des terrils sur les deux axes de l'analyse des correspondances avec l'âge et leurs caractéristiques écologiques moyennes et médianes.**

Variable écologique	Scores des sites		
	Dimension 1	Dimension 2	
Age	0,49***	NS	
Moyennes	Acidité	-0,70***	NS
	Equilibre thermique	NS	NS
	Humidité	-0,56***	NS
	Luminosité	-0,88***	0,43**
	Stratégie de vie	0,68***	-0,48***
Médianes	Acidité	-0,62***	NS
	Equilibre thermique	NS	NS
	Humidité	-0,44**	0,47***
	Luminosité	-0,80***	0,34*
	Stratégie de vie	0,63***	NS

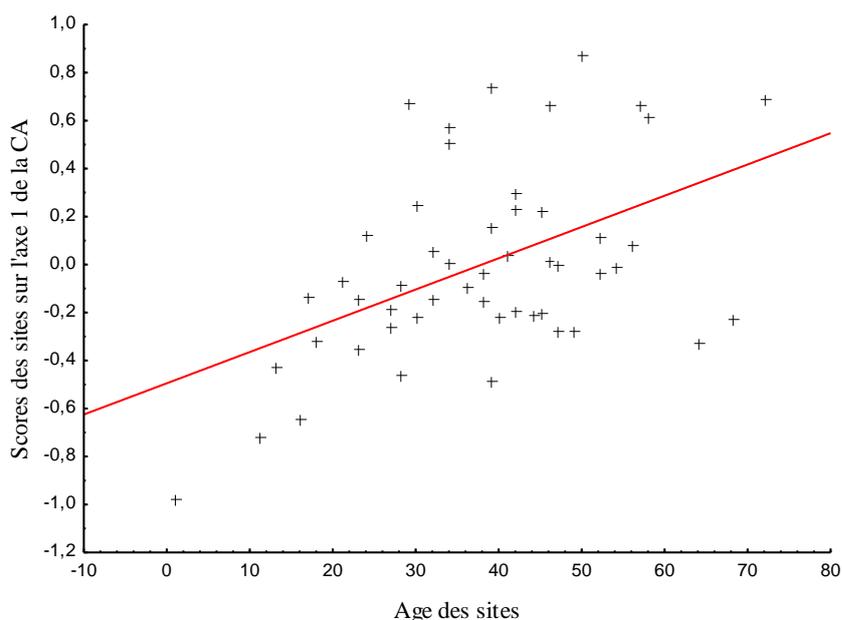
NS = non significatif ; \* = significatif à 95 % ( $p < 0.05$ ) ; \*\* = significatif à 99 % ; \*\*\* = significatif à 99.9 %

Le test de signification de Pearson donne pour  $p = 0,05$  et  $ddl = 50$ , un  $r_\alpha$  de 0,279 ; pour  $p = 0,01$ , un  $r_\alpha$  de 0,361 ; et pour  $p = 0,001$ , un  $r_\alpha$  de 0,451, l'hypothèse nulle est donc rejetée pour les coefficients supérieurs à cette valeur  $r_\alpha$ .

L'axe 1 correspond donc à une combinaison des variables environnementales de l'âge, l'acidité, l'humidité, la luminosité et la stratégie de vie. La flore des terrils les plus âgés correspond donc à une flore bryophytique plus acide, plus humide, moins lumineuse et de stratégie de vie majoritairement pérenne. Au travers ces données, l'âge explique 49% de l'axe 1, celui-ci expliquant 10,08 % de la variance totale.

La luminosité et la stratégie de vie sont visiblement aussi liées à l'axe 2 mais plus faiblement qu'à l'axe 1. De la même manière, les coefficients obtenus avec les variables environnementales moyennes sont meilleurs que ceux obtenus avec les médianes, nous prendrons donc uniquement les moyennes pour la suite des analyses.

Le graphique suivant illustre le lien entre les scores des terrils sur le premier axe de la CA et l'âge de ceux-ci.



**Figure 9. Graphique de la corrélation entre les scores des terrils sur le premier axe de l'analyse des correspondances et l'âge des terrils.**

### 2.3.2.2. Analyse en composantes principales

Les deux premiers axes de l'ACP expliquent respectivement 10,25 % et 9,19 % de la variance totale de la matrice de distribution des espèces. Les scores des terrils sur les deux premiers axes sont en ANNEXE G.

Les coefficients de corrélation des scores des terrils sur les deux premiers axes avec les variables environnementales sont présentées dans le Tableau 7.

**Tableau 7. Coefficients de corrélation (r) des scores des terrils sur les axes 1 et 2 de l'ACP avec les variables environnementales.**

<b>Variable écologique</b>	<b>Scores sur l'axe 1</b>	<b>Scores sur l'axe 2</b>
<b>Age</b>	NS	0,554***
<b>Acidité</b>	0,436**	-0,517***
<b>Equilibre thermique</b>	NS	NS
<b>Humidité</b>	0,299*	-0,484***
<b>Luminosité</b>	0,304*	-0,729***
<b>Stratégie de vie</b>	NS	0,617***

NS = non significatif ; \* = significatif à 95 % ( $p < 0.05$ ) ; \*\* = significatif à 99 % ; \*\*\* = significatif à 99.9 %

Le deuxième axe est corrélé significativement à l'âge, l'acidité, l'humidité, la luminosité et la stratégie de vie. Il existe donc un lien significatif entre la composition des espèces et les conditions environnementales.

L'ACP donne un résultat identique à la CA, mais sur le deuxième axe. Ces deux méthodes montrent qu'il y a une corrélation significative entre la composition floristique des terrils et les variables d'âge et d'environnement.

## 2.4. Etude de la dynamique de colonisation

### 2.4.1. Analyse canonique des correspondances

Quatre axes ont été sélectionnés pour lesquels une interprétation écologique peut être donnée, les axes d'ordre supérieur ne sont plus que très faiblement corrélés aux variables explicatives.

Les quatre premiers axes de la CCA expliquent :

- 24,73 % de la variance totale dans le cas des moyennes écologiques
- 21,56 % de la variance totale dans le cas des médianes écologiques

Les coordonnées des sites sur les quatre premiers axes de chaque CCA sont reprises en ANNEXE H et les coordonnées des espèces en ANNEXE I.

Ces coordonnées ont été corrélées aux variables écologiques moyennes et médianes respectivement pour la CCA faite avec les variables environnementales moyennes (CCA<sub>moy</sub>) et pour celle avec les variables médianes (CCA<sub>méd</sub>) (Tableau 8).

**Tableau 8. Coefficients de corrélation entre les scores des terrils sur les 4 premiers axes de la CCA et les variables environnementales des terrils.**

Variable écologique	Scores des sites sur la CCA <sub>moy</sub>				Scores des sites sur la CCA <sub>méd</sub>			
	Axe1	Axe2	Axe3	Axe4	Axe1	Axe2	Axe3	Axe4
<b>Age</b>	0,493***	-0,387**	NS	NS	0,513***	NS	NS	NS
<b>Acidité</b>	-0,793***	-0,427**	0,370**	NS	-0,713***	0,453**	NS	NS
<b>Equilibre thermique</b>	NS	-0,639***	-0,391**	NS	NS	NS	-0,556***	-0,829***
<b>Humidité</b>	-0,604***	NS	-0,420**	-0,395**	-0,490***	-0,653***	-0,319*	NS
<b>Luminosité</b>	-0,962***	0,284*	NS	NS	-0,847***	-0,516***	NS	NS
<b>Stratégie de vie</b>	0,799***	NS	0,293*	-0,537***	0,727***	NS	0,329*	NS

NS = non significatif ; \* = significatif à 95 % (p<0.05) ; \*\* = significatif à 99 % ; \*\*\* = significatif à 99.9 %

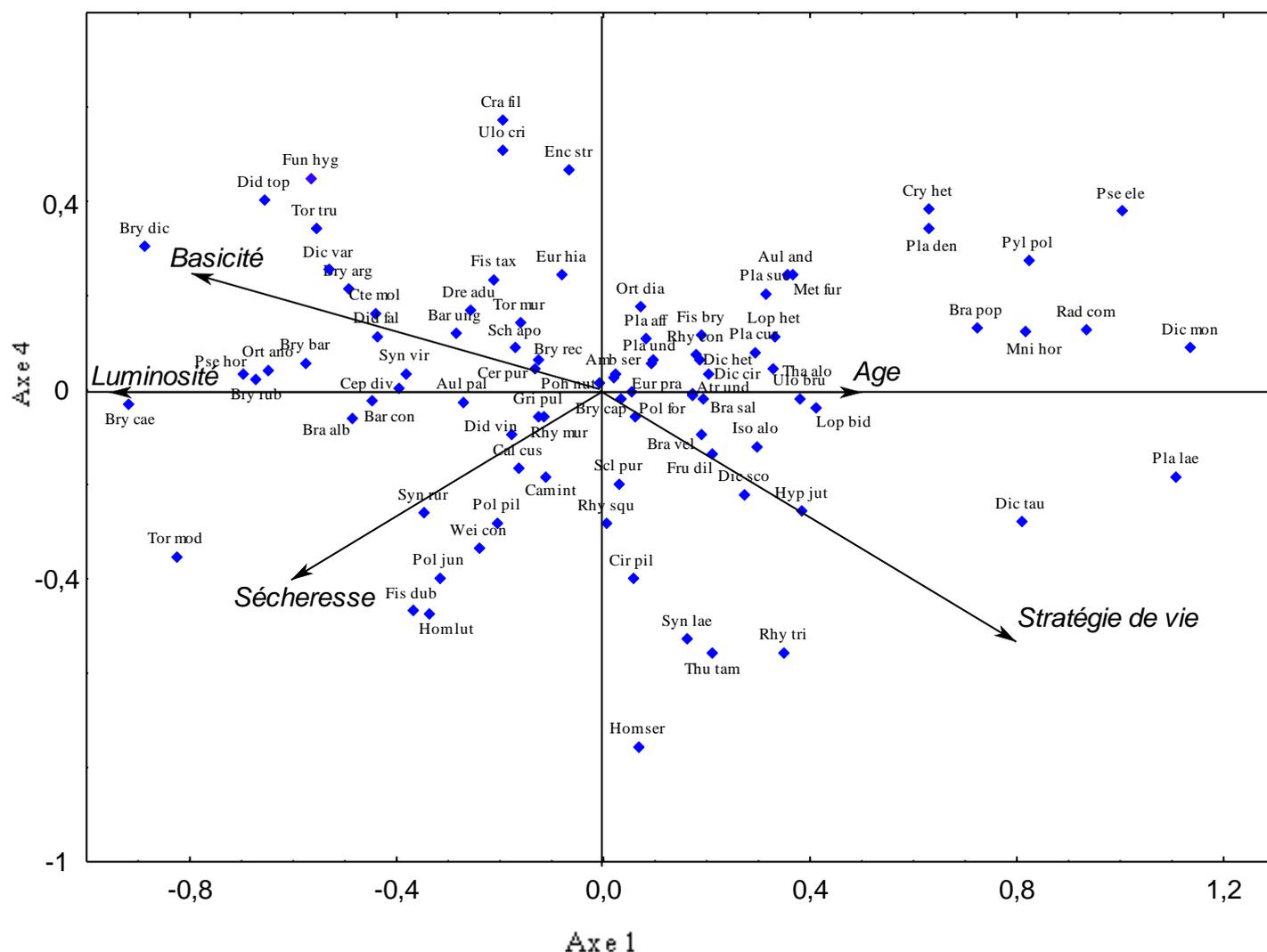
Les coefficients de corrélation obtenus sont meilleurs avec les moyennes qu'avec les médianes.

L'axe 1 est donc expliqué par une combinaison de plusieurs variables écologiques qui sont l'âge, l'acidité, l'humidité, la luminosité et la stratégie de vie, mais principalement la luminosité.

L'axe 2 correspond à un gradient d'équilibre thermique.

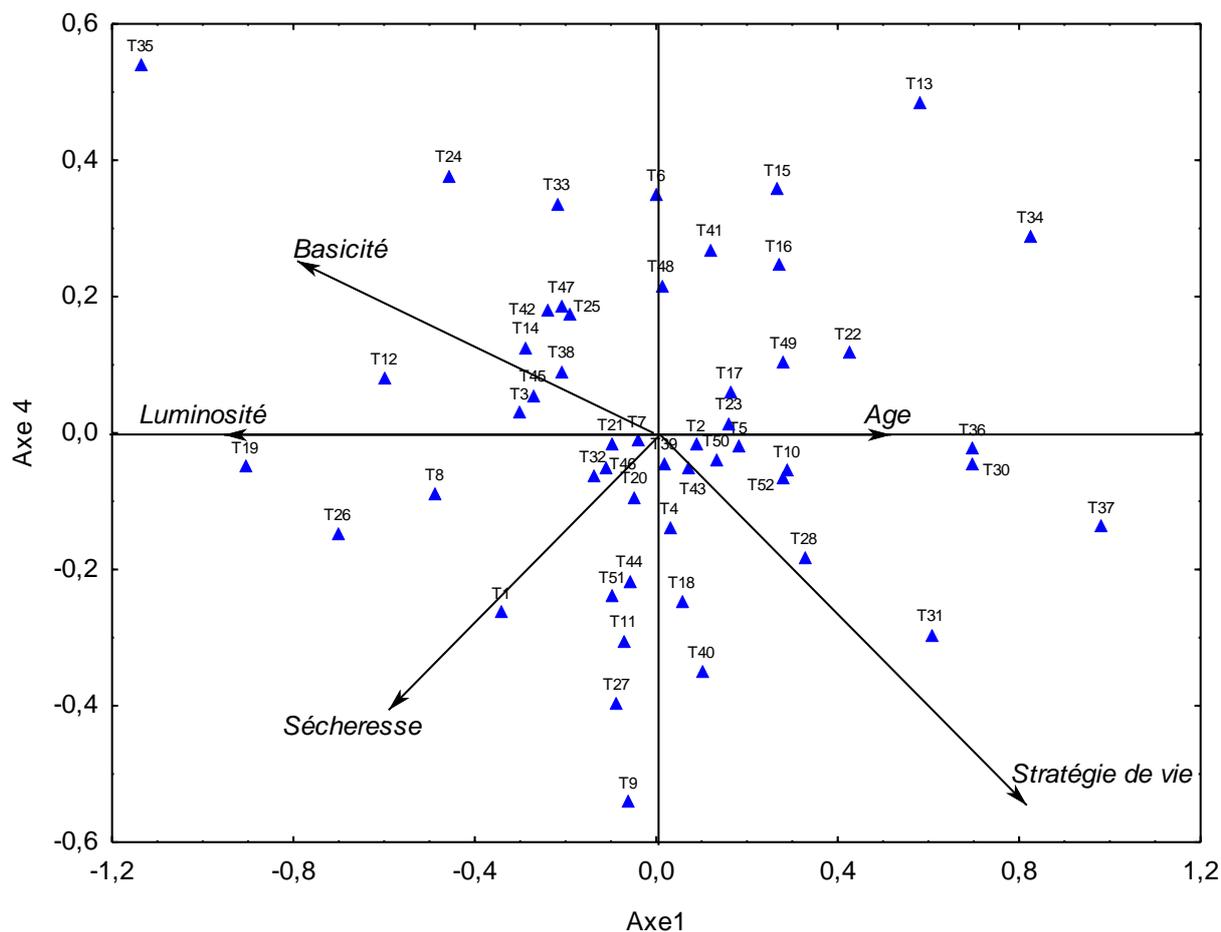
L'axe 3 et 4 ont également des variables significatives mais leur faiblesse empêche de les interpréter plus en détail.

Pour mieux mettre en relief les variables de l'axe 1, nous avons établi les graphiques de la composition des espèces des terrils de l'axe 4 en fonction de l'axe 1. Deux graphiques ont été réalisés : un des espèces (Fig.10) et l'autre des individus, les terrils (Fig.11). Les variables environnementales sont représentées par des flèches. Les positions des têtes des flèches dépendent des coefficients de corrélations obtenus pour chaque variable avec l'axe 1 et 4, et les longueurs des flèches sont proportionnelles à ces coefficients. L'acidité a été remplacée par la basicité et l'humidité par la sécheresse dans ces graphiques pour faciliter la compréhension.



**Figure 10.** Analyse canonique des correspondances : diagramme représentant les données des espèces composant la flore bryophytique des terrils (Axe 4 vs Axe 1). Les flèches représentent les variables environnementales : leurs coordonnées sont proportionnelles aux coefficients de corrélation obtenus entre les scores des terrils sur ces axes et leurs variables environnementales.

*Dicranum montanum*, *Plagiothecium laetum*, *Radula complanata* et *Pseudocrossidium elegans* ont des coordonnées positives sur l'axe 1, donc sont présentes principalement sur des terrils âgés ; elles s'opposent à *Bryum dichotomum*, *Bryum caespiticium*, *Tortula modica* et *Pseudocrossidium hornschurchianum* de coordonnées négatives, qui sont donc majoritairement présentes sur des terrils jeunes, et en même temps sur les sites les plus lumineux. *Dicranum tauricum* et *Rhytidiadelphus triquetrus* sont présentes sur les sites dont la flore est majoritairement pérenne. *Bryum dichotomum* et *Didymodon tophaceus* sont présentes sur les sites basiques. Une grande majorité des espèces ont cependant des coordonnées centrales.



**Figure 11. Analyse canonique des correspondances : diagramme représentant l'axe 4 vs axe 1 des scores des terrils sur les axes. Les variables environnementales sont représentées par des flèches dont les coordonnées sont proportionnelles aux coefficients de corrélation obtenus entre les scores des terrils sur ces axes et les variables environnementales moyennes.**

Le fait que les plots de la CA et de la CCA soient très similaires (corrélation à 95 % pour l'axe1) indique bien que les variables étudiées interviennent dans la distribution écologique des espèces.

#### 2.4.2. Régression logistique

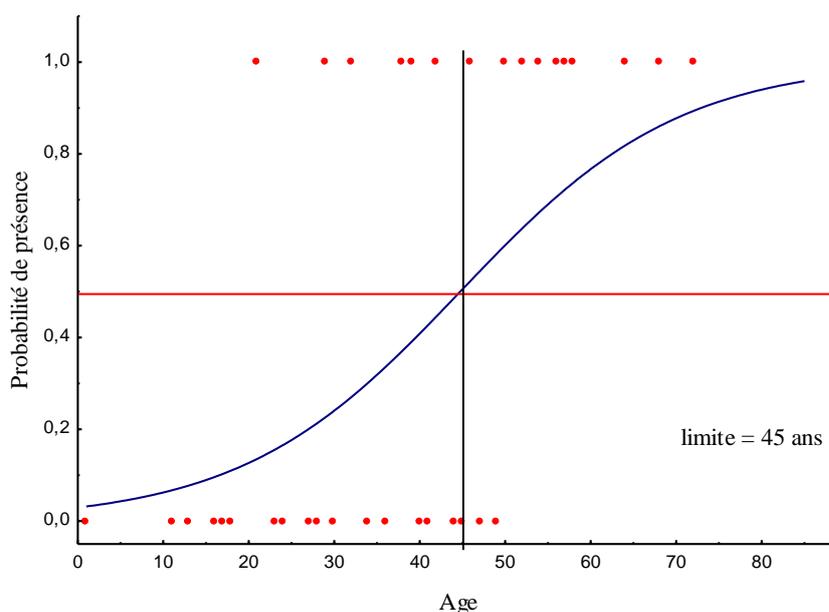
Nous avons réalisé une régression logistique sur chacune des 88 espèces présentes dans plus de 10 % des terrils en utilisant l'âge comme prédicteur. L'ajout d'un terme en carré n'est significatif dans aucun cas. Les paramètres des courbes de réponse monotone sont présentés dans le Tableau 9.

**Tableau 9. Espèces significativement liées à l'âge ( $p < 0,05$ ), et leurs paramètres obtenus par la régression logistique.**

Espèce	Coordonnée à l'origine ( $b_0$ )	Pente ( $b_1$ )
<i>Aulacomnium androgynum</i>	-3,05	0,057
<i>Brachythecium populeum</i>	-3,09	0,053
<i>Brachythecium velutinum</i> *	-0,91	0,060
<i>Dicranum montanum</i>	-3,21	0,053
<i>Eurhynchium striatum</i>	-0,71	0,096
<i>Fissidens bryoides</i> *	-1,45	0,069
<i>Homalothecium sericeum</i> *	-3,34	0,059
<i>Lophocolea heterophylla</i> *	-1,40	0,072
<i>Metzgeria furcata</i> *	-2,15	0,056
<i>Mnium hornum</i> *	-3,49	0,078
<i>Orthotrichum affine</i> *	-1,32	0,088
<i>Plagiomnium affine</i> *	-4,98	0,077
<i>Plagiothecium denticulatum</i> *	-4,35	0,079
<i>Pylaisia polyantha</i>	-5,14	0,072
<i>Rhynchostegium confertum</i>	-0,64	0,052
<i>Ulota bruchii</i> *	-2,43	0,068

\* = espèces pour lesquelles le changement de variable en  $\log x^2$  a été utilisé pour linéariser la relation

Toutes les espèces significativement liées à l'âge sont des espèces forestières, et leurs probabilités d'occurrence augmentent avec l'âge. A titre d'exemple, la probabilité de présence de *Mnium hornum* a été reprise dans la Fig.12. La limite d'âge pour laquelle l'espèce a plus de 50 % de probabilité d'être présente est 45 ans.



**Figure 12. Probabilité de présence de *Mnium hornum* en fonction de l'âge du terril. Les points correspondent aux données de présence/absence de l'espèce observées sur les terrils.**

### 2.4.3. Espèces rares et âge

Les espèces présentes dans moins de 5 % des carrés IFBL que nous avons obtenues ainsi que l'âge du terril sur lequel elles sont présentes sont dans le Tableau 10.

**Tableau 10. Espèces rares et âge des terrils sur lesquels elles sont présentes**

<b>Espèce</b>	<b>Age (ans)</b>
<i>Bryum pallens</i>	52
<i>Dicranella cerviculata</i>	47
<i>Ditrichum flexicaule</i>	46
<i>Eurhynchium angustirete</i>	42
<i>Lophocolea semiteres</i>	50
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>	28
<i>Sphagnum capillifolium</i>	41 et 57
<i>Zygodon stirtonii</i>	42

Environ 80 % de ces espèces rares sont présentes sur des terrils d'âge moyen, entre 25 et 50 ans.

De la même manière, les espèces présentes dans moins de 10 % des terrils sont majoritaires sur les terrils d'âge moyen et se répartissent comme suit dans les classes d'âge, en considérant que certaines espèces peuvent être présentes dans plusieurs classes d'âge :

- 38,75 % sur les terrils de moins de 30 ans
- 70 % sur les terrils entre 30 et 50 ans
- 31,25 % sur les terrils de plus de 50 ans

Enfin, les espèces dont le recrutement se fait à plus de 10 km (voir 3.2) sont principalement présentes sur des terrils d'âge moyen : 85 % des 27 espèces sont présentes sur des terrils dont l'âge est compris entre 25 et 50 ans.

# Chapitre 3

## Discussion

### 3.1. Aptitude à la dispersion à l'échelle du paysage.

L'expérience des terrils offre un contexte unique d'étude spatio-temporelle de la dispersion. Les études menées jusqu'ici concernaient soit des interprétations de la distribution des espèces avec les courants atmosphériques (Muñoz et al 2004), soit des mesures indirectes de la dispersion basées sur des études phylogénétiques (Snäll et al, 2004), et étaient dépourvues de tout contexte temporel. Un dispositif très proche de notre étude a été mis en œuvre par Miller & McDaniel (2003) mais basé sur une seule observation, les observations ne sont donc pas statistiquement supportées et peuvent très bien être dues au hasard. L'étude des terrils offre ceci de particulier que 1) ce sont des îlots dans un paysage fragmenté, constitués de novo : leur flore est donc entièrement liée à la dispersion ; 2) leur âge peut être estimé ; 3) la cartographie des espèces à l'échelle du paysage wallon est disponible. Cet ensemble de données unique permet d'estimer pour la première fois des distances et des vitesses de dispersion et de tester différentes hypothèses sur le recrutement local et lointain des espèces.

Les résultats obtenus au cours de cette étude montrent que le recrutement est local à 60% (c'est-à-dire pour les espèces dont la distance moyenne de dispersion est inférieure à 5 kilomètres). Mais il existe d'autres cas (15,5 % des espèces) où les populations mères sont distantes de plus de 10 kilomètres, dont certaines à plusieurs dizaines de kilomètres : *Sphagnum capillifolium* est ainsi recruté dans une station à une distance de 46 km ; *Aulacomium palustre* à une distance de 41 km et *Eurhynchium angustirete* à 84 km. Étonnamment, ces espèces, mis à part *A. palustre*, n'ont à priori aucune aptitude à la dispersion, car elles ne sont presque jamais fertiles et sont dépourvues de propagules (Smith 1978). Par contre *Aulacomium palustre*, bien que jamais fertile, était pourvu dans les sites visités de nombreuses propagules à l'apex des tiges spécialisées. Par ce mécanisme, il est possible et probable que la présence de cette espèce sur plusieurs terrils soit liée à un événement de dispersion sur de longues distances, ensuite d'événements de dispersion à moyenne distance, les terrils servant d'étapes de progression.

En outre, les estimations des vitesses de dispersion obtenues montrent que les espèces recrutées à plus de 10 km se déplacent sur plusieurs centaines de mètres par an, voire même sur plus d'un kilomètre par an. Ces résultats apportent donc un nouvel aspect à la dispersion des bryophytes : une première approximation de la distance de dispersion et de la vitesse minimale de colonisation de celle-ci. Ces observations réfutent les théories, communément admises jusqu'il y a peu, selon lesquelles l'aptitude à la dispersion des bryophytes serait fortement réduite. Ces théories étaient basées sur le parallélisme entre des disjonctions transcontinentales chez des genres d'angiospermes, imputées à la vicariance, et chez les bryophytes, mais cette fois au niveau de l'espèce. Le corollaire de cette interprétation est que les espèces de mousses n'évoluent pas depuis le Tertiaire (Schofield & Crum 1972, voir Shaw 2001) et ont ainsi été qualifiées de 'sphinx de l'évolution' (Crum, 1972). Ces théories étaient également basées sur des mesures directes de dispersion des spores, dont les 99 % tombent à quelques mètres de la plante mère (Miles & Longdon 1992).

Par contre, nos résultats concordent avec d'autres études plus récentes réalisées sur la dispersion sur de longues et moyennes distances. Muñoz et al (2004) ont ainsi montré que la similarité des flores insulaires de bryophytes de l'Hémisphère Sud est corrélée de façon frappante avec la force et la direction des courants stratosphériques. A l'échelle des paysages, Miller et Mc Daniel (2003) suggèrent que la colonisation d'un substrat calcaire artificiel par une flore calcicole dans le contexte écologique naturel d'une flore de montagne acidophile ne peut s'expliquer que par des apports étrangers en provenance de populations mères distantes de plus de 5 km. Enfin, Pharo et al (2005) justifient l'absence d'impact de la fragmentation des habitats sur les bryophytes par une aptitude importante à la dispersion entre patches. D'autres études indirectes utilisent l'approche moléculaire des flux de gènes entre populations. McDaniel et Shaw (2005) montrent ainsi par une analyse phylogénétique la proche parenté de populations disjointes de *Ceratodon purpureus*. De même, des analyses génétiques des ITS permettent d'interpréter la répartition des espèces grâce à leur structure phylogéographique, celle-ci va à l'encontre des patterns de similarités morphologiques établis sur base de la vicariance : aucun taux d'évolution moléculaire plausible ne peut expliquer une divergence entre des populations californiennes et méditerranéennes par un phénomène de dérive des continents vieux de 20 MA (Shaw et al. 2003). En conséquence, la faible divergence moléculaire et les similarités morphologiques doivent être interprétées par un phénomène de dispersion trans-atlantique beaucoup plus récent. Enfin, ces données sur la dispersion sur de longues distances justifient l'absence d'impact de la fragmentation des habitats car les espèces peuvent se disperser efficacement d'une population à l'autre.

En revanche, les résultats présentés ici suggèrent que les phénomènes de dispersion à moyenne distance sont tout à fait aléatoires. En effet, d'abord, la proportion d'espèces peu courantes (présentes dans moins de 10% des terrils) atteint 47 % de la totalité des espèces, alors que les conditions écologiques sont globalement assez homogènes ; et ensuite la réponse des espèces forestières, c'est-à-dire régionalement potentielles, avec l'âge est modélisable, tandis que cette relation est non significative avec toutes les autres espèces, ceci montre bien le caractère hasardeux de la dispersion des espèces. Si la dispersion aléatoire est possible sur des distances de l'ordre de quelques dizaines de kilomètres en quelques décennies, il est vraisemblable que la dispersion en routine soit limitée à de petites distances. Zartman et Nascimento (2006) montrent que pour des espèces épiphytes, l'isolation d'un habitat à une distance moyenne de 380 m est suffisante pour interrompre la

dispersion en routine, suggérant que la colonisation se fait principalement dans le voisinage des populations mères et que les populations de bryophytes ont donc tendance à avoir une structure spatiale aggrégée plutôt que dispersée de manière aléatoire. Plus récemment, des analyses de la structure spatiale de parenté basées sur des marqueurs génétiques AFLP démontrent l'existence de coefficients de parenté significatifs, et donc d'une dispersion limitée, entre des individus distants de 300-350m (Snäll et al 2004). Les événements de colonisation sur de très longues distances ne sont donc absolument pas routiniers mais tout à fait aléatoires, contrairement à ce qu'affirmaient Miller et McDaniel (2003) en disant que certaines bryophytes se dispersaient en routine à une distance de 5 kilomètres au moins. Des observations faites sur les terrils en 1984 corroborent cette idée, elles témoignent de la présence de sphaignes sur le terril du Bon Buveur à Liège (Frankard 1984), mais ces espèces ont disparu à l'heure actuelle alors que les zones de combustion sont toujours présentes: d'autres événements de colonisation n'ont donc pas eu lieu, ceci met donc bien en évidence le caractère hasardeux de la première colonisation.

En résumé, cette étude montre que les espèces, et pas forcément celles qui semblent a priori les mieux adaptées, peuvent se disperser à l'échelle des paysages sur plusieurs dizaines de kilomètres en quelques décennies. En revanche, des études récentes sur les patterns de répartition à l'échelle locale (Zartman & Nascimento 2006) et sur la répartition des familles d'individus de même génotype dans le paysage (Snäll et al. 2004) corroborent l'hypothèse selon laquelle la dispersion en routine est limitée à quelques centaines de mètres. Les événements de colonisation sur de longues distances observés ici sont donc très aléatoires et imprévisibles.

Les mesures réalisées ici sont en partie affectées d'incertitudes. La base de données sur laquelle nous nous sommes basés étant incomplète, certains lieux de distribution n'ont pas encore été recensés. Cependant, s'il est possible que cela se soit produit pour quelques espèces, il est très peu probable que cela ait un impact sur l'ensemble des résultats. De plus, aucune supposition n'a été faite sur les moyens de dispersion, ce peut être le vent, mais aussi les animaux et l'homme. Il y a toutefois très peu de chances que l'introduction des espèces sur les terrils soit volontaire.

### 3.2. Dynamique de colonisation

Le phénomène de recolonisation des terrils est principalement dynamique et n'est pas affecté par les différences écogéographiques régionales: il y a une seule série évolutive bien que les terrils soient situés dans des régions écofloristiques différentes. Le canevas d'espèces à l'origine de la colonisation des terrils sont des espèces banales, ubiquistes et généralement colonisatrices alors que ce qui différencie un milieu à son stade climax des terrils, c'est l'apparition d'espèces majoritairement forestières et stabilisatrices (typiquement *Mnium hornum* et plusieurs hépatiques) ainsi que la disparition de certaines espèces communes et colonisatrices que l'on retrouve typiquement dans les milieux ouverts (*Campylopus introflexus*, *Polytrichum piliferum*).

Etant donné l'existence d'un gradient dynamique global, l'ACP et la CA dégagent le lien entre la dispersion des données, l'âge et les variables environnementales. Le premier axe de la CA explique 10,08 % de la variance floristique et l'âge n'est corrélé qu'à 48,6 % avec cet axe. Le jeu de données est donc très bruyant et très aléatoire. D'autres variables environnementales expliquent également la dispersion des données et sont corrélées significativement ( $p < 0,01$ ) à l'axe 1 de la CA : l'acidité, la luminosité, l'humidité et la stratégie de vie. Un résultat identique est obtenu avec l'ACP mais avec le deuxième axe, puisque le premier est un axe lié à la taille des terrils et donc au nombre d'espèces, comme c'est souvent le cas avec l'ACP sur matrice non standardisée. En d'autres termes, ces résultats montrent que plus un terril devient âgé, plus sa composition floristique correspond à une flore acide, pérenne, de milieux plus humides et ombragés. Les coefficients de corrélation obtenus avec la CCA n'apportent pas de changements majeurs par rapport aux axes de la CA : l'axe principal qui explique le mieux la distribution des bryophytes est aussi celui qui est le mieux expliqué par les variables écologiques et l'âge. C'est donc bien ces variables qui expliquent au mieux la distribution des espèces sur les terrils.

La dynamique de colonisation des terrils est caractérisée par un pic de biodiversité aux âges intermédiaires. Plusieurs résultats le démontrent. Premièrement, l'analyse de parcimonie met en relief l'existence de plusieurs clades d'écologie différente, notamment un clade forestier (clade D), le plus vieux, composé d'espèces stabilisatrices et de biodiversité relativement basse (65,85 de longueur de branche moyenne); un clade d'âge et de conditions écologiques intermédiaires (clade A), mais dont la biodiversité est maximale (longueur de branches 100,2); et enfin un clade plus jeune (clade C), de milieu ouvert nécessitant une grande luminosité, et biodiversité moyenne (85). La diversité bryophytique des terrils est donc maximale pour des clades de conditions écologiques intermédiaires, et s'appauvrit au stade climax forestier. Deuxièmement, 70 % des espèces présentes dans moins de 10 % des terrils, se retrouvent sur des terrils d'âge compris entre 30 et 50 ans. Parmi ces espèces, les espèces rares patrimoniales, présentes dans moins de 5 % des carrés IFBL de Wallonie, se retrouvent également majoritairement sur des terrils d'âge similaire. Enfin, 85 % des espèces recrutées à plus de 10 km sont observées sur les terrils d'âge compris entre 25 et 50 ans.

Ces résultats suivent typiquement les prédictions de la théorie de la perturbation moyenne (Sheil & Burslem, 2003) : en l'absence de réelle perturbation, les espèces s'accumulent initialement par succession (dispersion et établissement), et une partie est ensuite perdue par compétition. Cette théorie est très bien illustrée ici : les terrils jeunes présentent des espèces ubiquistes pionnières et les terrils vieux des espèces pérennes couvrantes. Entre ces deux pôles, la biodiversité est maximale. Le stade de succession intermédiaire offre des opportunités d'établissement pour les espèces plus rares: l'âge intermédiaire est un compromis entre le temps pour que des événements de dispersion aléatoires aient lieu et l'existence de fenêtres de colonisation encore ouvertes dans le paysage. La probabilité d'établissement y est donc maximale. L'appauvrissement du milieu qui fait suite à cette sursaturation d'espèces est due au principe d'exclusion compétitive : les espèces de faibles capacités compétitives disparaissent au profit d'espèces stabilisatrices plus aptes à la compétition (Sheil & Burslem, 2003). Cette observation suggère donc qu'il existe une compétition interspécifique chez les bryophytes. Pourtant, il a longtemps été pensé que les bryophytes évitaient la compétition par une large tolérance aux stress des habitats (Grime et al. 1990 ; voir Bates, 2000). Nos résultats semblent plutôt concorder avec

d'autres travaux soutenant l'hypothèse d'interactions compétitives - positives ou négatives - au sein de la communauté bryophytique (Zamfir & Goldberg 2000, voir Cleavitt 2005, Vanderpoorten 2007).

La dynamique de colonisation observée ici correspond tout à fait à celle des îles. La distribution de la biodiversité d'une île est régie à la fois par l'immigration, qui maintient ou augmente la richesse spécifique, et l'extinction, due à des facteurs écologiques locaux, notamment la modification des habitats et l'exclusion compétitive. Une île nouvellement colonisable voit donc d'abord sa richesse spécifique augmenter jusqu'à une sursaturation au stade préclimacique, où les espèces de différents stades de succession coexistent – espèces colonisatrices et stabilisatrices (Whittaker 1998), ensuite l'exclusion compétitive et éventuellement la modification des habitats provoquent l'extinction des espèces sensibles.

Par ailleurs, les probabilités de présence des espèces significativement liées à l'âge, obtenues par la régression logistique, augmentent toutes en fonction de l'âge. Cela s'explique par le fait que toutes les espèces significativement liées à l'âge sont des espèces forestières, dont la probabilité de présence est maximale quand le terril est vieux. Etant donné que les espèces rares présentes aux stades intermédiaires répondent à des événements de colonisation aléatoires, il n'y a donc pas de gaussiennes significatives dans les courbes de réponse des espèces.

En résumé, le pattern de colonisation des bryophytes sur les terrils concorde donc avec la théorie des perturbations intermédiaires, prouvant ainsi l'existence d'une compétition inter espèces chez les bryophytes. La probabilité d'établissement des espèces est maximale aux âges intermédiaires, lorsque des habitats sont encore disponibles dans le paysage. Ce modèle est toutefois très imprévisible vu la quantité de terrils de biodiversités différentes aux âges intermédiaires.

### 3.3. Conservation

Les stades intermédiaires sont donc les plus intéressants, ils abritent une flore très riche dont certaines espèces peu communes. En théorie, ce sont ces terrils d'âge intermédiaire qu'il faudrait conserver, notamment les terrils –très riches- du Cerisier, du Hasard, le Saint Antoine, l'Héribus et le Siège 17 ou Bois des Vallées. Ces terrils présentent généralement un couvert forestier en bas de pente et des espaces ouverts au sommet. Ce sont ces espaces dont il faudrait empêcher la colonisation arbustive par une technique d'aménagement du territoire, et ainsi préserver les habitats nécessaires aux processus d'implantation des espèces.

Le maintien de ces communautés végétales à un stade intermédiaire de colonisation sont similaires à la conservation de milieux semi-naturels - pelouses calcaires, landes ou tourbières : tous ont des optima biologiques à des stades intermédiaires de recolonisation. Beaucoup de ces milieux sont devenus des réserves naturelles et doivent faire l'objet d'une gestion active de conservation pour conserver leur flore et empêcher la recolonisation naturelle par des espèces arbustives. Les techniques généralement employées sont le

débroussaillage, le fauchage et le pâturage (Delescaille 2005). Ces modalités de gestion sont cependant généralement orientées vers la préservation des plantes vasculaires et non les bryophytes. L'impact de ces techniques sur les communautés bryophytiques est très peu documenté. Certaines études montrent cependant que le fauchage, souvent utilisé pour la maintenance de sites semi-naturels comme les pelouses calcaires, n'est pas optimal pour la biodiversité bryophytique (Vanderpoorten et al, 2004). De même, les milieux contenant beaucoup de graminées tendent à diminuer la diversité bryophytique. Le pâturage extensif est probablement la technique la plus adaptée à la conservation des bryophytes, mais peu de travaux supportent cette hypothèse (voir Vanderpoorten 2007).

Ce problème a une application directe avec le projet Interreg. La conservation des espèces de bryophytes est intéressante aux stades intermédiaires et devrait donc faire l'objet d'une gestion particulière au niveau des unités écologiques. Les terrils de grande surface proposent des unités écologiques diversifiées qu'il serait intéressant de conserver par la technique du pâturage, notamment les pelouses pionnières. Pour les terrils ayant déjà une flore forestière, une diversité plus riche pourrait être obtenue avec la restauration d'espaces ouverts par le débroussaillage et la coupe des arbres. Si la gestion qui sera mise en œuvre pour la conservation de la nature sur les terrils se concentre surtout sur les phanérogames, la mise en place d'une technique de pâturage peut être d'un intérêt notoire en biologie de la conservation appliquée aux bryophytes.

D'un autre côté, les terrils créent dans un paysage saturé en espèces des opportunités de colonisation; des espèces qui, potentiellement, ne sont pas présentes dans la région s'y installent : *Eurhynchium angustirete*, espèce montagnarde, s'installe ainsi à Mons, *Rhynchostegium megapolitanum* provient de la côte et s'installe à Liège (Smith 1978). De plus, les zones à combustion, qui fournissent des habitats particuliers pour certaines espèces (Sphaignes, et *Aulacomium palustre* notamment), sont des milieux très fugaces (Rommes 1991), mais ce sont des milieux idéaux pour étudier les processus dynamiques de colonisation et pour préserver certaines espèces rares. Dès lors, le problème est de savoir si l'on veut mettre en œuvre une gestion de l'environnement pour conserver des aléas de recolonisation d'espèces potentiellement absentes de la flore régionale ou conserver des opportunités d'étude de processus dynamiques de recolonisation.

# Chapitre 4

## Conclusions et perspectives

Notre étude a porté sur la colonisation bryophytique des terrils et les mesures de dispersion des espèces qui en découlent. Les données de la composition bryophytique d'une cinquantaine de terrils, additionnées à celles de l'âge, des variables environnementales des terrils et de la répartition des espèces en Wallonie, nous ont en effet permis d'obtenir des informations quant aux capacités dispersives et à la dynamique de colonisation des bryophytes.

Grâce aux méthodes statistiques de description des données, nous avons pu obtenir des résultats concernant les distances parcourues et les vitesses de colonisation depuis les zones sources jusqu'aux terrils. Ces résultats apportent pour la première fois des mesures expérimentales de la dispersion sur de longues distances. Ils confirment l'hypothèse d'une dispersion en routine assez limitée (Snäll et al 2004) tout en apportant la preuve de l'existence d'événements de dispersion stochastiques à l'échelle du paysage.

Sur base d'analyses statistiques d'ordination et des méthodes de reconstruction des états de caractères ancestraux, nous avons ensuite étudié la dynamique de colonisation des terrils. La dynamique de colonisation des terrils suit typiquement le modèle des îles, notamment par la présence d'un phénomène de sursaturation préclimacique. Ce dernier point suggère également l'existence d'une compétition interspécifique chez les bryophytes.

Enfin, les stades intermédiaires de colonisation de la végétation des terrils, les plus riches en biodiversité, devraient prochainement faire l'objet d'une conservation active grâce au projet Interreg de mise en valeur de la biodiversité sur les terrils. Cet aménagement des milieux intermédiaires de la végétation pourrait être un sujet intéressant sur l'impact des techniques de gestions, principalement le pâturage, sur les communautés bryophytiques.

Toutefois, l'axe de recherche le plus intéressant de ce travail concerne le fait qu'il apporte de nouvelles données sur les mesures de dispersion. L'étude reste cependant limitée par son aspect statistique, elle ne fournit aucune donnée évolutive liée à la dispersion. Un complément d'analyses statistiques ainsi qu'un approfondissement de ces résultats par des études phylogéographiques et plus particulièrement des liens de parentés entre les populations mères et celles des terrils permettrait des appréciations beaucoup plus précises concernant les distances de colonisation et la fréquence à laquelle les espèces migrent.

# Bibliographie

BATES, J.W. (2000). Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution, Bryophyte biology, *Cambridge university press*, pp 248-311.

BLONDEL J. (1995). Biogéographie: Approche écologique et évolutive, Chap 6: Biologie insulaire et le syndrome d'insularité, Collection écologie n°27, *Ed Masson*, 297 p.

CAIN, M.L., BROOK, G.M. & STRAND, A.E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* **87**(9) : 1217-1277.

CAIN M.L., DAMMAN, H., & MUIR A. (1998). Seed dispersal and the Holocene migration of woodland herbs. *Ecological monographs* **68**: 325-347.

CLEAVITT (2005) Patterns, hypotheses and processes in the biology of rare bryophytes. *Bryologist*, **108**, 554-66.

CUNNINGHAM C.W., OMLAND K.E. & OAKLEY T.H. (1998) Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal ; *Trends in ecology & evolution* **13** (9): 361-366

CRUM, H.A. (1972) The geographic origins of the mosses of North America's eastern deciduous forest. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, **35**: 269-298

DARWIN C. (1859) The Origin of species. John Murray, London, UK.

DE ZUTTERE, P. & SHUMACKER, R. (1984). Bryophytes nouvelles, méconnues, rares, menacées ou disparues de Belgique.

DELESCAILLE L.M. (2005) La gestion des pelouses sèches en région wallonne, *Biotechnol.Agron.Soc.Environ.* **9**(2) :116-124.

DIERBEN K. (2001) Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes, *Bryophytorum Bibliotheca* **56**, 289 p.

FRANKARD Ph.(1984), *Flore, végétation et écologie des terrils charbonniers de la région liégeoise*, Mémoire de licence, Université de Liège, 1984

- GRIME, J. P., RINCON, E. R. & WICKERSON, B. E. (1990) Bryophytes and plant strategy theory. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **104**, 175-86.
- HUELSENBECK J.P. & RONQUIST F. (2001), Mr Bayes: Bayesian inference of phylogenetic trees, *Bioinformatics* **17** (8): 754-755
- JONGMAN R.H.G., TER BRAAK C.J.F., VAN TONGEREN O.F.R. (1995), Data analysis in community and landscape ecology, *Cambridge university press*, 299 p.
- KIMMERER RW (1991b), Reproductive ecology of *tetrarhis-pelucida* II. Differential success of sexual and asexual propagules, *Bryologist* **94** (3):284-288.
- LAAKA-LINDBERG S., KORPELAINEN H. & POHJAMO M. (2003) Dispersal of sexual propagules in bryophytes, *J. Hattori Bot. Lab.* **93**: 319-330.
- LEWIS P.O. (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data, *Systematic biology* **50** (6): 913-925
- McDANIEL, S. F. & SHAW, A. J. (2005) Selective sweeps and intercontinental migration in the cosmopolitan moss *Ceratodon purpureus* (Hedw). *Molecular Ecology*, **14**, 1121–32.
- MILES C.J., LONGTON R.E., (1992) Deposition of moss spores in relation to distance from parent gametophytes, *Journal of bryology* **17**: 355-368 1992
- MILLER N. & AMBROSE J. (1976) Growth in culture of wind-blown bryophyte gametophyte fragments from arctic Canada. *Bryologist* **79**: 55-63
- MILLER N.G. and Mc DANIEL S.F., (2004) Bryophyte dispersal inferred from colonization of an introduced substratum on Whiteface Mountain, New York. *American Journal of Botany*, **91**, 1173-82.
- MUÑOZ J., FELICISIMO A.M., CABEZAS F., BURGAS A.R., MARTINEZ I., (2004) Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern hemisphere. *Science*, 304, 1144-7.
- PHARO, E. J., KIRKPATRICK, J. B., GILFEDDER, L., MENDEL, L. & TURNER, P.A.M. (2005) Predicting bryophyte diversity in grassland and eucalypt-dominated remnants in subhumid Tasmania. *Journal of Biogeography*, **32**, 2015-24.
- ROMMES J. (1991), Les terrils: intérêt biologique et écologique, *Réserves naturelles*, **4**, pp. 93-101.
- SCHWEINGRUBER F.H. (1988). Tree rings, basic and applications of dendrochronology. 276p.
- SHAW A.J., (2001) Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes. *Journal of Biogeography*, **28**, 253-61.

- SCHOFIELD, W.B. & CRUM H.A (1972) Disjunctions in bryophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **59**: 174-202
- SIKES D.S. & LEWIS P.O. (2001) Software manual for PAUPRat: A tool to implement Parsimony Ratchet searches using PAUP\*, <http://www.ucalgary.ca/~dsikes/software2.htm>
- SHAW, A. J., WERNER, O., & ROS, R. M. (2003) Intercontinental Mediterranean disjunct mosses: morphological and molecular patterns. *American Journal of Botany*, **90**, 540-50.
- SHEIL, D. & BURSLEM D. (2003) Disturbing hypotheses in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 18-26.
- SMITH, A.J.E. 1978. The Moss flora of Britain and Ireland. *Cambridge University Press*. 706 pp.
- SNÄLL, T., RIBEIRO, P. J. & RYDIN, H. (2003) Spatial occurrence and colonizations in patch-tracking metapopulations of epiphytic bryophytes: local conditions vs dispersal. *Oikos*, **103**, 566-78.
- SNÄLL, T., FOGELQVIST, J., RIBEIRO, P. J. & LASCOUX, L. (2004a) Spatial genetic structure in two congeneric epiphytes with different dispersal strategies analysed by three different methods. *Molecular Ecology*, **13**, 2109-19.
- TAN B.C. and PÓCS T. (2000), Bryogeography and conservation of bryophytes, *Bryophyte biology*, Cambridge university press, pp.403-444.
- VANDERPOORTEN, A., DELESCAILLE, L. & JACQUEMART, A.-L. (2004) The bryophyte layer in a calcareous grassland after a decade of contrasting mowing regimes. *Biological Conservation*, **117**, 11-8.
- VANDERPOORTEN, A (2007) Bryogeography and conservation of bryophytes, *Bryophyte biology*, second edition (*à paraître*).
- WHITTAKER R.J. (1998), *Island Biogeography: Ecology, evolution, and conservation*, Oxford, 1998, 285 p.
- ZAMFIR, M. & GOLDBERG, D.E. (2000) The effect of initial density on interactions between bryophytes at individual and community levels. *Journal of Ecology*, **88**, 243-55.
- ZARTMAN, C. E. & NASCIMENTO, H. E. M. (2006) Are habitat-tracking metacommunities dispersal-limited? Inferences from abundance-occupancy patterns of epiphylls in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation*, **127**, 46-54.

# **ANNEXES**

**ANNEXE A. Echantillon de la matrice de présence/absence des 168 espèces pour 5 terrils.**

<b>Nom des espèces</b>	<b>14-17 Siège Social</b>	<b>2 Bonne Espérance</b>	<b>3 Carabinier</b>	<b>4 Bascoup</b>	<b>6 Hornu Wasmes</b>
<i>Aloina aloides</i>	0	0	0	0	0
<i>Amblystegium serpens</i>	1	1	1	1	0
<i>Aneura pinguis</i>	0	0	0	0	0
<i>Atrichum undulatum</i>	1	1	1	1	1
<i>Aulacomnium androgynum</i>	0	1	1	0	0
<i>Aulacomnium palustre</i>	1	0	0	0	0
<i>Barbula convoluta</i>	1	0	1	1	1
<i>Barbula unguiculata</i>	1	1	1	1	1
<i>Bartramia pomiformis</i>	0	0	0	0	0
<i>Brachythecium albicans</i>	1	1	1	1	0
<i>Brachythecium glareosum</i>	0	0	0	0	0
<i>Brachythecium populeum</i>	0	0	0	0	0
<i>Brachythecium rutabulum</i>	1	1	1	1	1
<i>Brachythecium salebrosum</i>	0	0	0	1	0
<i>Brachythecium velutinum</i>	1	1	1	1	1
<i>Bryoerythroph. recurvirostrum</i>	1	1	0	0	0
<i>Bryum argenteum</i>	1	1	1	1	0
<i>Bryum barnesii</i>	1	0	1	0	0
<i>Bryum caespiticium</i>	0	1	0	0	0
<i>Bryum capillare</i>	1	1	1	1	1
<i>Bryum dichotomum</i>	0	0	1	1	0
<i>Bryum gemmiferum</i>	0	0	0	0	0
<i>Bryum pallescens</i>	0	0	0	0	0
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0	0	0	0	0
<i>Bryum rubens</i>	0	0	1	0	0
<i>Calliergonella cuspidata</i>	1	0	0	1	0
<i>Calypogeia fissa</i>	0	0	0	0	0
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i>	0	0	0	0	0
<i>Campylophyllum calcareum</i>	0	0	0	0	0
<i>Campylopus introflexus</i>	1	1	1	1	1
<i>Campylopus pyriformis</i>	0	0	0	0	0
<i>Cephaloziella divaricata</i>	1	1	0	0	0
<i>Ceratodon purpureus</i>	1	1	1	1	1
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	1	0	0	1	0
<i>Climacium dendroides</i>	0	0	0	0	0
<i>Cratoneuron filicinum</i>	0	0	0	0	0
<i>Cryphaea heteromalla</i>	0	0	0	0	0
<i>Ctenidium molluscum</i>	0	0	0	1	0
<i>Dicranella cerviculata</i>	0	0	0	0	0
<i>Dicranella heteromalla</i>	1	1	1	1	1
<i>Dicranella schreberiana</i>	0	0	0	0	0
<i>Dicranella staphylina</i>	0	0	0	0	0
<i>Dicranella varia</i>	1	0	0	0	0
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	1	1	1	1	0
<i>Dicranum montanum</i>	0	0	0	1	0
<i>Dicranum scoparium</i>	1	1	0	1	0
<i>Dicranum tauricum</i>	0	0	0	0	0

<i>Didymodon fallax</i>	1	0	1	0	0
<i>Didymodon insulanus</i>	0	0	0	0	0

Nom	14-17 Siège Social	2 Bonne Espérance	3 Carabinier	4 Bascoup	6 Hornu Wasmes
<i>Didymodon luridus</i>	0	0	0	0	0
<i>Didymodon rigidulus</i>	0	0	0	0	0
<i>Didymodon sinuosus</i>	0	0	1	0	0
<i>Didymodon tophaceus</i>	0	0	0	1	0
<i>Didymodon vinealis</i>	0	0	0	0	0
<i>Ditrichum flexicaule</i>	0	0	0	0	0
<i>Drepanocladus aduncus</i>	0	0	0	1	0
<i>Encalypta streptocarpa</i>	0	0	0	1	0
<i>Entodon concinnus</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurhynchium angustirete</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurhynchium crassinervium</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurhynchium hians</i>	1	0	0	0	0
<i>Eurhynchium praelongum</i>	1	1	1	1	1
<i>Eurhynchium pumilum</i>	0	0	0	0	0
<i>Eurhynchium striatum</i>	1	1	1	1	1
<i>Fissidens adiantoides</i>	0	0	0	0	0
<i>Fissidens bryoides</i>	1	1	1	1	1
<i>Fissidens dubius</i>	1	0	1	1	0
<i>Fissidens exilis</i>	0	0	0	0	0
<i>Fissidens gracilifolius</i>	0	0	1	0	0
<i>Fissidens incurvus</i>	0	0	0	0	0
<i>Fissidens taxifolius</i>	1	0	1	0	0
<i>Fissidens viridulus</i>	0	0	0	0	0
<i>Frullania dilatata</i>	0	0	0	0	0
<i>Funaria hygrometrica</i>	0	0	1	0	0
<i>Grimmia pulvinata</i>	1	1	1	1	0
<i>Herzogiella seligeri</i>	0	0	0	0	0
<i>Homalia trichomanoides</i>	0	0	1	0	0
<i>Homalothecium lutescens</i>	1	0	1	1	0
<i>Homalothecium sericeum</i>	1	0	1	0	0
<i>Hylocomium brevirostre</i>	0	0	0	0	0
<i>Hylocomium splendens</i>	0	0	0	1	0
<i>Hypnum cupressiforme</i>	1	1	1	1	1
<i>Hypnum jutlandicum</i>	0	1	0	0	1
<i>Hypnum lacunosum</i>	0	0	0	0	0
<i>Isothecium alopecuroides</i>	0	0	0	0	0
<i>Isothecium myosuroides</i>	1	0	0	0	0
<i>Leptobryum pyriforme</i>	0	0	0	0	0
<i>Leptodictyum riparium</i>	0	0	0	0	0
<i>Leskea polycarpa</i>	0	0	0	0	0
<i>Lophocolea bidentata</i>	0	0	0	1	1
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0	1	1	1	0
<i>Lophocolea semiterres</i>	0	1	0	0	0
<i>Lophozia excisa</i>	0	0	0	0	0
<i>Lunularia cruciata</i>	0	0	0	0	0
<i>Marchantia polymorpha</i>	0	0	0	0	0
<i>Metzgeria furcata</i>	0	0	0	0	0

<i>Mnium hornum</i>	0	0	1	1	0
<i>Orthotrichum affine</i>	1	0	1	1	0
<i>Orthotrichum anomalum</i>	1	0	1	0	0
<i>Orthotrichum cupulatum</i>	0	0	0	0	0

<b>Nom</b>	<b>14-17 Siège Social</b>	<b>2 Bonne Espérance</b>	<b>3 Carabinier</b>	<b>4 Bascoup</b>	<b>6 Hornu Wasmes</b>
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	1	0	1	1	0
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichum pallens</i>	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichum pulchellum</i>	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichum pumilum</i>	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichum speciosum</i>	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichum stramineum</i>	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichum tenellum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pellia endiviifolia</i>	0	0	0	0	0
<i>Pellia epiphylla</i>	0	0	0	0	0
<i>Plagiomnium affine</i>	0	0	1	0	1
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	0	0	0	1	0
<i>Plagiomnium rostratum</i>	0	0	0	0	0
<i>Plagiomnium undulatum</i>	1	0	0	1	0
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0	0	0	0	0
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Plagiothecium laetum</i>	0	0	0	0	0
<i>Plagiothecium nemorale</i>	0	0	0	0	0
<i>Plagiothecium succulentum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pleuroidium acuminatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pleurozium schreberi</i>	0	0	0	0	0
<i>Pogonatum aloides</i>	0	0	0	0	0
<i>Pogonatum urnigerum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pohlia melanodon</i>	0	0	0	0	0
<i>Pohlia nutans</i>	0	1	0	0	0
<i>Polytrichum commune</i>	0	0	0	0	0
<i>Polytrichum formosum</i>	1	1	1	0	0
<i>Polytrichum juniperinum</i>	1	0	1	1	0
<i>Polytrichum piliferum</i>	1	1	0	1	0
<i>Pseudocross. hornschuchianum</i>	1	0	1	0	0
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	0	0	0	0	0
<i>Pylaisia polyantha</i>	0	0	0	0	0
<i>Racomitrium canescens</i>	0	0	0	0	0
<i>Radula complanata</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhizomnium punctatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchostegium confertum</i>	1	1	1	1	1
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhynchostegium murale</i>	1	0	0	0	0
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	0	0	0	1	0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	1	0	0	1	0
<i>Schistidium apocarpum</i>	0	0	1	1	0
<i>Scleropodium purum</i>	1	1	1	1	1
<i>Sphagnum capillifolium</i>	0	0	0	0	0
<i>Sphagnum fallax</i>	0	0	0	0	0
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	0	0	0	0	0

<i>Sphagnum palustre</i>	0	0	0	0	0
<i>Syntrichia laevipila</i>	1	0	0	0	0
<i>Syntrichia papillosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Syntrichia ruralis</i>	0	1	1	0	0
<i>Syntrichia virescens</i>	0	0	1	0	0
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	0	0	1	0	0

<b>Nom</b>	<b>14-17 Siège Social</b>	<b>2 Bonne Espérance</b>	<b>3 Carabinier</b>	<b>4 Bascoup</b>	<b>6 Hornu Wasmes</b>
<i>Thuidium tamariscinum</i>	1	1	0	1	0
<i>Tortella tortuosa</i>	0	0	0	0	0
<i>Tortula acaulon</i>	0	0	1	0	0
<i>Tortula lanceola</i>	0	0	0	0	0
<i>Tortula modica</i>	0	0	0	0	0
<i>Tortula muralis</i>	1	0	1	0	1
<i>Tortula protobryoides</i>	0	0	0	0	0
<i>Tortula subulata</i>	0	0	1	0	0
<i>Tortula truncata</i>	0	0	0	0	0
<i>Ulota bruchii</i>	0	0	0	1	0
<i>Ulota crispa</i>	0	0	0	0	0
<i>Weissia controversa</i>	1	0	0	0	1
<i>Zygodon conoideus</i>	0	0	0	0	0
<i>Zygodon rupestris</i>	0	0	0	0	0
<i>Zygodon stirtonii</i>	0	0	0	0	0
<i>Zygodon viridissimus</i>	0	0	0	0	0

**ANNEXE B. Valeurs écologiques moyennes et médianes des terrils**

Nom du terril	Moyennes					Médianes				
	Acid.	Chal.	Humi.	Lumi.	Stra.	Acid.	Chal.	Humi.	Lumi.	Strat.
14-17 et Siège Social	4,47	4,23	4,18	3,64	4,47	4,5	4	4	4	3
2 Bonne Espérance	4,10	4,10	4,22	3,38	4,40	4	4	4	3,25	3
3 du carabinier	4,48	4,30	4,19	3,62	4,16	4,5	4,25	4	4	3
4 Bascoup	4,42	4,10	4,03	3,42	4,82	4,5	4	4	3	6
6 Hornu Wasmes	4,29	4,26	4,05	3,32	4,58	4,5	4	4	3	4
7 du Gouffre	4,30	4,21	4,06	3,40	4,16	4,5	4	4	3	3
7 St Antoine Escouff.	4,33	4,17	4,19	3,43	4,38	4,5	4	4	3,5	3
7-8 Hornu-Wasmes	4,60	4,19	4,14	3,70	4,35	4,5	4	4	3,75	3
8 Pays Bas	4,08	4,15	4,08	3,72	5,04	4	4	4	4	6
Albert 1er	4,09	4,28	4,04	3,31	4,63	4	4	4	3	6
Argenteau	4,24	4,20	4,30	3,46	4,44	4,5	4	4	3,5	3
Aulniats	4,44	4,24	4,19	3,88	4,03	4,5	4	4	4	3
Bas Bois	4,18	4,19	3,99	3,04	4,41	4	4	4	3	3,5
Basse Hansy Nord	4,46	4,35	4,12	3,60	4,12	4,5	4	4	3,5	3
Belle Vue	4,33	4,04	3,98	3,26	4,56	4,5	4	4	3	4
Bernalmont	4,18	4,07	4,11	3,24	4,42	4,5	4	4	3	3
Bon buveur	4,25	4,19	4,00	3,41	4,65	4,5	4	4	3	5
Boubier 2	4,50	4,30	4,12	3,33	4,67	4,5	4,5	4	3,5	6
Braconnier	4,57	4,26	4,29	3,99	3,85	4,5	4	4,5	4	3
Champs d'oiseaux	4,38	4,27	4,18	3,40	4,38	4,5	4	4	3	3
Crachet	4,26	4,04	4,23	3,51	4,40	4,5	4	4	3,5	3
Espérance 3	4,26	4,13	4,04	3,14	4,68	4,5	4	4	3	6
Gosson n°1	4,34	4,23	4,12	3,29	4,49	4,5	4	4	3	4
Gosson n°2	4,30	4,26	4,23	3,68	3,65	4,5	4	4,25	4	3
Héribus	4,64	4,28	4,06	3,43	4,26	4,5	4	4	3,5	3
Horloz	4,63	4,29	4,30	3,77	4,00	4,5	4	4,5	4	3
La Flache Houillère	4,35	4,23	4,23	3,46	4,62	4,5	4	4	3,5	5
Micheroux 1	4,10	4,13	4,13	3,28	4,78	4	4	4	3	6
Nord de Genly	4,21	4,23	4,00	2,94	4,90	4	4	4	3	6
Panama	3,99	4,11	4,08	3,15	5,08	4	4	4	3	6
Perron Ouest	4,42	4,19	4,09	3,50	4,50	4,5	4	4	3,5	3,5
Petite Bacnure	4,41	4,00	4,05	3,62	4,33	4,5	4	4	3,5	3
Quinconque	4,23	4,32	3,95	2,75	4,60	4	4,5	4	2,5	5
Rieu du Cœur 2	4,81	4,18	4,12	4,12	3,54	4,5	4	4,5	4,5	3
Saint Adolphe	4,00	4,17	4,03	2,98	4,84	4	4	4	3	6
Saint Albert	3,69	4,12	4,00	2,94	5,13	4	4	4	2,75	6
Saint Antoine	4,46	4,27	4,11	3,56	4,26	4,5	4	4	3,5	3
Saint Auguste	4,33	4,22	4,06	3,48	4,59	4,5	4	4	3,5	6
Saint Gaston	4,17	4,24	4,16	3,44	4,73	4,5	4	4	3,5	6
Saint Placide	4,27	4,17	4,07	3,33	4,31	4,5	4	4	3	3
Sainte Barbe	4,26	4,08	4,02	3,74	4,43	4	4	4	4	3
Sainte Henriette	4,32	4,12	4,14	3,39	4,58	4,25	4	4	3,25	5
Sainte Marguerite	4,35	4,29	4,19	3,41	4,45	4,5	4	4	3	3
Sainte Marie	4,32	4,16	4,10	3,68	4,36	4,5	4	4	4	3
Sainte Marie Est	4,21	4,13	4,17	3,58	4,44	4,25	4	4	3,75	3,5
Siège 1	4,49	4,26	4,16	3,53	4,13	4,5	4	4	3,5	3
Siège 17	4,50	4,13	4,02	3,41	4,49	4,5	4	4	3,5	3
Siège 23 du cerisier	4,21	4,16	3,98	3,33	4,70	4	4	4	3	6
Siège 6	4,10	4,25	4,18	3,37	4,37	4	4	4	3,25	3

TLC Marcinelle	4,40	4,23	4,24	3,42	4,45	4,5	4	4	3,5	3,5
Xhorré	4,14	4,16	4,06	3,31	4,72	4	4	4	3	6

**ANNEXE C Liste des comptages des arbres par essence et par terril**

*Acid. : acidité ; Chal. : chaleur ; Humi. : humidité ; Lumi. : luminosité ; Stra. : Stratégie de vie*

<b>Nom du Terril</b>	<b>Bouleau</b>	<b>Chêne</b>	<b>Frêne</b>	<b>Robinier</b>	<b>Erable</b>	<b>Merisier</b>	<b>Hêtre</b>
14-17 Siège Social	21	.	.	.	.	.	.
2 Bonne Espérance	26; 15	.	.	.	.	.	.
3 Carabinier	.	62	.	.	.	.	.
4 Bascoup	19	.	.	.	.	.	.
6 Hornu Wasmes	.	.	34	36	.	.	.
7 du Gouffre	.	22	.	.	.	.	.
7 St Antoine Escouff.	.	.	45	40	.	.	.
7-8 Hornu-Wasmes	9	.	.	.	.	.	.
8 Pays Bas	25	.	.	.	.	.	.
Albert 1er	.	.	.	.	.	28	.
Argenteau	.	.	.	43; 39	.	.	.
Aulniats	23	.	.	23	25	37	.
Bas Bois	.	70; 39	.	.	.	.	.
Basse Hansy Nord	35	30; 34; 39	.	.	.	.	.
Belle Vue	44	.	.	.	.	.	.
Bernalmont	33	.	.	.	.	.	40
Bon buveur	27	23	.	43	.	.	.
Boubier 2	.	52	.	44	.	.	.
Braconnier	14	.	.	.	.	.	.
Champs d'oiseaux	.	.	.	34	.	.	.
Crachet	.	42	.	.	.	.	.
Espérance 3	.	.	.	55; 51	.	.	.
Gosson n°1	.	.	.	54	.	.	.
Gosson n°2	11	.	.	.	.	.	.
Héribus	24	.	.	.	.	26	.
Horloz	16	.	.	.	.	.	.
La Flache Houillère	.	.	32; 27	.	.	.	.
Micheroux 1	.	36; 44	.	.	.	.	.
Micheroux 2	.	.	.	.	.	.	.
Nord de Genly	.	.	.	.	48	.	.
Panama	.	56	.	.	.	.	.
Perron Ouest	8	.	.	15	.	.	.
Petite Bacnure	.	.	.	60; 41	.	.	.
Quinconque	.	.	.	.	37	.	.
Rieu du Cœur 2	.	.	.	.	.	.	.
Saint Adolphe	15	.	.	.	.	27	15
Saint Albert	.	32	.	.	27	31	.
Saint Antoine	.	.	.	.	.	47; 42	.
Saint Auguste	.	45	.	.	.	.	.
Saint Gaston	.	.	.	40	.	.	.
Saint Placide	.	.	.	25	.	30	.
Sainte Barbe	25	18	.	.	.	.	.
Sainte Henriette	.	.	.	.	50	.	.
Sainte Marguerite	28	.	.	.	.	.	.
Sainte Marie	21	.	.	.	.	.	.
Sainte Marie Est	.	.	.	38; 36	.	.	.
Siège 1	.	66	.	.	.	.	.

Siège 17	.	47; 42	.	.	.	.
Siège 23 du Cerisier	.	40	.	.	.	.
Siège 6	.	.	.	.	37	.
TLC Marcinelle	.	.	.	36	.	.
Xhorré	28	.	32	.	.	.

**ANNEXE D. Liste des distances maximales aux foyers les plus proches, âges des terrils correspondants et vitesses de colonisation calculées pour chaque espèce.**

<b>Nom des espèces</b>	<b>Distance (m)</b>	<b>Age (ans)</b>	<b>Vitesse (m/an)</b>
<i>Aloina aloides</i>	6354	39	162,9
<i>Amblystegium serpens</i>	3085	30	102,8
<i>Aneura pinguis</i>	7258	17	426,9
<i>Atrichum undulatum</i>	3311	30	110,4
<i>Aulacomnium androgynum</i>	7598	13	584,5
<i>Aulacomnium palustre</i>	41957	45	932,4
<i>Barbula convoluta</i>	2788	38	73,4
<i>Barbula unguiculata</i>	3928	41	95,8
<i>Bartramia pomiformis</i>	2700	47	57,4
<i>Brachythecium albicans</i>	2788	38	73,4
<i>Brachythecium glareosum</i>	10953	52	210,6
<i>Brachythecium populeum</i>	4509	30	150,3
<i>Brachythecium rutabulum</i>	3085	30	102,8
<i>Brachythecium salebrosum</i>	4682	41	114,2
<i>Brachythecium velutinum</i>	3775	30	125,8
<i>Bryoerythroph. recurvirostrum</i>	2788	38	73,4
<i>Bryum argenteum</i>	2788	38	73,4
<i>Bryum barnesii</i>	3928	41	95,8
<i>Bryum caespiticium</i>	9050	34	266,2
<i>Bryum capillare</i>	3085	30	102,8
<i>Bryum dichotomum</i>	8543	18	474,6
<i>Bryum gemmiferum</i>	5487	49	112,0
<i>Bryum pallens</i>	20495	47	436,1
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	12145	27	449,8
<i>Bryum rubens</i>	5660	41	138,0
<i>Calliergonella cuspidata</i>	2788	38	73,4
<i>Calypogeia fissa</i>	6500	45	144,4
<i>Campyliadelphus crysophyllus</i>	4500	28	160,7
<i>Campylophyllum calcareum</i>	8626	32	269,6
<i>Campylopus introflexus</i>	5076	42	120,9
<i>Campylopus pyriformis</i>	12032	39	308,5
<i>Cephaloziella divaricata</i>	2788	38	73,4
<i>Ceratodon purpureus</i>	2788	38	73,4
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	4070	27	150,7
<i>Climacium dendroides</i>	8500	42	202,4
<i>Cratoneuron filicinum</i>	1283	68	18,9
<i>Cryphaea heteromalla</i>	4682	41	114,2
<i>Ctenidium molluscum</i>	10533	45	234,1

<i>Dicranella cerviculata</i>	21415	46	465,5
<i>Dicranella heteromalla</i>	2788	38	73,4
<i>Dicranella schreberiana</i>	6468	32	202,1
<i>Dicranella staphylina</i>	3302	47	70,3
<i>Dicranella varia</i>	7721	56	137,9
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	2788	38	73,4
<i>Dicranum montanum</i>	966	52	18,6
<i>Dicranum scoparium</i>	4712	27	174,5

<b>Nom</b>	<b>Distance</b>	<b>Age</b>	<b>Vitesse</b>
<i>Dicranum tauricum</i>	6454	30	215,1
<i>Didymodon fallax</i>	9900	42	235,7
<i>Didymodon insulanus</i>	7543	47	160,5
<i>Didymodon luridus</i>	4977	18	276,5
<i>Didymodon rigidulus</i>	8100	47	172,3
<i>Didymodon sinuosus</i>	2100	64	32,8
<i>Didymodon tophaceus</i>	4339	17	255,2
<i>Didymodon vinealis</i>	2788	38	73,4
<i>Ditrichum flexicaule</i>	7552	47	160,7
<i>Drepanocladus aduncus</i>	4738	17	278,7
<i>Encalypta streptocarpa</i>	6218	70	88,8
<i>Entodon cocinnus</i>	4700	28	167,9
<i>Eurhynchium angustirete</i>	84825	50	1696,5
<i>Eurhynchium crassinervium</i>	404	54	7,5
<i>Eurhynchium hians</i>	2788	38	73,4
<i>Eurhynchium praelongum</i>	3928	41	95,8
<i>Eurhynchium pumilum</i>	3095	54	57,3
<i>Eurhynchium striatum</i>	3928	41	95,8
<i>Fissidens adianthoides</i>	8089	13	622,2
<i>Fissidens bryoides</i>	3095	54	57,3
<i>Fissidens dubius</i>	9401	21	447,7
<i>Fissidens exilis</i>	5500	42	131,0
<i>Fissidens gracilifolius</i>	3559	54	65,9
<i>Fissidens incurvus</i>	2500	28	89,3
<i>Fissidens taxifolius</i>	3404	17	200,2
<i>Fissidens viridulus</i>	1377	16	86,1
<i>Frullania dilatata</i>	1098	52	21,1
<i>Funaria hygrometrica</i>	1965	41	47,9
<i>Grimmia pulvinata</i>	2788	38	73,4
<i>Herzogiella seligeri</i>	4700	29	162,1
<i>Homalia trichomanoides</i>	3095	54	57,3
<i>Homalothecium lutescens</i>	1477	27	54,7
<i>Homalothecium sericeum</i>	3632	38	95,6
<i>Hylocomium brevirostre</i>	27525	47	585,6
<i>Hylocomium splendens</i>	7828	21	372,8
<i>Hypnum cupressiforme</i>	3928	41	95,8
<i>Hypnum jutlandicum</i>	4530	27	167,8

<i>Hypnum lacunosum</i>	7600	47	161,7
<i>Isothecium alopecuroides</i>	4081	30	136,0
<i>Isothecium myosuroides</i>	4071	49	83,1
<i>Leptobryum pyriforme</i>	5118	24	213,3
<i>Leptodictium riparium</i>	4103	17	241,4
<i>Leskea polycarpa</i>	2513	41	61,3
<i>Lophocolea bidentata</i>	3095	54	57,3
<i>Lophocolea heterophylla</i>	2788	38	73,4
<i>Lophocolea semiteres</i>	14268	28	509,6
<i>Lophozia excisa</i>	722	42	17,2

<b>Nom</b>	<b>Distance</b>	<b>Age</b>	<b>Vitesse</b>
<i>Lunularia cruciata</i>	1546	23	67,2
<i>Marchantia polymorpha</i>	152	23	6,6
<i>Metzgeria furcata</i>	3928	41	95,8
<i>Mnium hornum</i>	3095	54	57,3
<i>Orthotrichum affine</i>	3404	17	200,2
<i>Orthotrichum anomalum</i>	2513	41	61,3
<i>Orthotrichum cupulatum</i>	9329	18	518,3
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	3404	17	200,2
<i>Orthotrichum lyelii</i>	7434	56	132,8
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>	10644	50	212,9
<i>Orthotrichum pallens</i>	7904	45	175,6
<i>Orthotrichum pulchellum</i>	4682	41	114,2
<i>Orthotrichum pumilum</i>	3908	41	95,3
<i>Orthotrichum speciosum</i>	10298	42	245,2
<i>Orthotrichum stramineum</i>	2788	38	73,4
<i>Orthotrichum tenellum</i>	336	50	6,7
<i>Pellia endiviifolia</i>	1098	52	21,1
<i>Pellia epiphylla</i>	1098	52	21,1
<i>Plagiomnium affine</i>	3744	57	65,7
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	16015	21	762,6
<i>Plagiomnium rostratum</i>	7517	72	104,4
<i>Plagiomnium undulatum</i>	2753	70	39,3
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	6980	42	166,2
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	10330	50	206,6
<i>Plagiothecium laetum</i>	9656	46	209,9
<i>Plagiothecium nemorale</i>	6156	54	114,0
<i>Plagiothecium succulentum</i>	1098	52	21,1
<i>Pleuroidium acuminatum</i>	5876	42	139,9
<i>Pleurozium schreberi</i>	7363	42	175,3
<i>Pogonatum aloides</i>	13216	30	440,5
<i>Pogonatum urnigerum</i>	10078	40	252,0
<i>Pohlia melanodon</i>	722	42	17,2
<i>Pohlia nutans</i>	7874	34	231,6
<i>Polytrichum commune</i>	13017	42	309,9

<i>Polytrichum formosum</i>	2788	38	73,4
<i>Polytrichum juniperinum</i>	7500	42	178,6
<i>Polytrichum piliferum</i>	11642	45	258,7
<i>Pseudocross.hornschuchianum</i>	4159	41	101,4
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	1098	52	21,1
<i>Pylaisia polyantha</i>	6669	56	119,1
<i>Racomitrium canescens</i>	3632	38	95,6
<i>Radula complanata</i>	722	42	17,2
<i>Rhizomnium punctatum</i>	5700	56	101,8
<i>Rhynchostegium confertum</i>	2788	38	73,4
<i>Rhynchost.megapolitanum</i>	21327	41	520,2
<i>Rhynchostegium murale</i>	3632	38	95,6
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	1956	41	47,7

<b>Nom</b>	<b>Distance</b>	<b>Age</b>	<b>Vitesse</b>
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	3536	17	208,0
<i>Schistidium apocarpum</i>	1956	41	47,7
<i>Scleropodium purum</i>	4682	41	114,2
<i>Sphagnum capillifolium</i>	46570	42	1108,8
<i>Sphagnum fallax</i>	13430	42	319,8
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	10695	42	254,6
<i>Sphagnum palustre</i>	722	42	17,2
<i>Syntrichia laevipila</i>	8700	46	189,1
<i>Syntrichia papillosa</i>	5146	34	151,4
<i>Syntrichia ruralis</i>	3632	38	95,6
<i>Syntrichia virescens</i>	6426	18	357,0
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	3632	38	95,6
<i>Thuidium tamariscinum</i>	4070	27	150,7
<i>Tortella tortuosa</i>	12820	42	305,2
<i>Tortula acaulon</i>	6851	16	428,2
<i>Tortula lanceola</i>	4283	16	267,7
<i>Tortula modica</i>	11591	16	724,4
<i>Tortula muralis</i>	3632	38	95,6
<i>Tortula protobryoides</i>	9760	30	325,3
<i>Tortula subulata</i>	6200	42	147,6
<i>Tortula truncata</i>	4358	38	114,7
<i>Ulotia bruchii</i>	2788	38	73,4
<i>Ulotia crispa</i>	2521	24	105,0
<i>Weissia controversa</i>	4338	38	114,2
<i>Zygodon conoideus</i>	22162	39	568,3
<i>Zygodon rupestris</i>	18303	50	366,1
<i>Zygodon stirtonii</i>	12412	52	238,7
<i>Zygodon viridissimus</i>	336	50	6,7

**ANNEXE E. Scores des sites sur les deux premiers axes de l'analyse des correspondances**

<b>Nom du terri</b>	<b>Scores Axe 1</b>	<b>Scores Axe 2</b>
14-17 et Siège Social	-0,35	-0,14
2 Bonne Espérance	-0,08	0,30
3 du carabinier	-0,33	0,11
4 Bascoup	-0,07	-0,34
6 Hornu Wasmes	-0,03	-0,22
7 du Gouffre	0,12	0,43
7 St Antoine Escouffiaux	-0,27	-0,12
7-8 Hornu-Wasmes	-0,72	-0,38
8 Pays Bas	-0,26	-0,02
Albert 1er	0,25	-0,38
Argenteau	-0,20	-0,31
Aulniats	-0,48	0,29
Bas Bois	0,69	-0,12
Basse Hansy Nord	0,04	0,52
Belle Vue	0,02	-0,24
Bernalmont	0,24	-0,17
Bon buveur	0,22	0,20
Boubier 2	-0,01	-0,51
Braconnier	-0,64	0,49
Champs d'oiseaux	-0,09	0,13
Crachet	-0,20	-0,11
Espérance 3	0,66	-0,14
Gosson n°1	0,08	-0,18
Gosson n°2	-0,42	-0,01
Héribus	-0,46	-0,56
Horloz	-0,32	0,37
La Flache Houillère	0,01	0,17
Micheroux 1	0,66	0,37
Micheroux 2	0,55	0,11
Nord de Genly	0,88	0,30
Panama	0,62	-0,39
Perron Ouest	-0,14	-0,20
Petite Bacnure	-0,14	-0,28
Quinconque	0,74	-0,02
Rieu du Cœur 2	-0,97	1,08
Saint Adolphe	0,67	-0,17
Saint Albert	0,51	-0,30
Saint Antoine	-0,28	0,36
Saint Auguste	0,00	-0,01
Saint Gaston	-0,20	-0,23
Saint Placide	0,06	0,18
Sainte Barbe	-0,19	0,52
Sainte Henriette	0,12	-0,01
Sainte Marguerite	-0,22	-0,10
Sainte Marie	-0,14	0,40
Sainte Marie Est	-0,22	-0,18
Siège 1	-0,23	0,21
Siège 17	-0,03	-0,37
Siège 23 du Cerisier	0,30	0,03

Siège 6	0,16	0,18
TLC Marcinelle	-0,15	-0,13
Xhorré	0,57	0,43

**ANNEXE F. Scores des espèces sur les deux premiers axes de l'analyse des correspondances.**

<b>Nom</b>	<b>Scores Axe1</b>	<b>Scores Axe2</b>
<i>Amblystegium serpens</i>	0,03	0,04
<i>Atrichum undulatum</i>	0,13	-0,03
<i>Aulacomnium androgynum</i>	0,33	0,12
<i>Aulacomnium palustre</i>	-0,32	-0,07
<i>Barbula convoluta</i>	-0,45	-0,01
<i>Barbula unguiculata</i>	-0,23	0,24
<i>Brachythecium albicans</i>	-0,44	0,29
<i>Brachythecium populeum</i>	0,63	-0,80
<i>Brachythecium rutabulum</i>	0,04	0,09
<i>Brachythecium salebrosum</i>	0,33	-0,15
<i>Brachythecium velutinum</i>	0,16	-0,09
<i>Bryoerythroph. recurvirostrum</i>	-0,29	-0,31
<i>Bryum argenteum</i>	-0,45	0,19
<i>Bryum barnesii</i>	-0,55	0,22
<i>Bryum caespiticium</i>	-0,73	1,50
<i>Bryum capillare</i>	0,05	0,02
<i>Bryum dichotomum</i>	-0,71	0,64
<i>Bryum rubens</i>	-0,38	0,57
<i>Calliergonella cuspidata</i>	-0,23	-0,21
<i>Campylopus introflexus</i>	-0,16	-0,10
<i>Cephaloziella divaricata</i>	-0,26	0,66
<i>Ceratodon purpureus</i>	-0,10	0,06
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	-0,12	-0,42
<i>Cratoneuron filicinum</i>	-0,13	0,44
<i>Cryphaea heteromalla</i>	0,98	1,10
<i>Ctenidium molluscum</i>	-0,72	-1,27
<i>Dicranella heteromalla</i>	0,08	-0,18
<i>Dicranella varia</i>	-0,66	-0,36
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	0,22	0,02
<i>Dicranum montanum</i>	1,19	-0,23
<i>Dicranum scoparium</i>	0,22	-0,19
<i>Dicranum tauricum</i>	0,99	-0,25
<i>Didymodon fallax</i>	-0,65	-0,31
<i>Didymodon tophaceus</i>	-0,62	0,57
<i>Didymodon vinealis</i>	-0,37	-0,40
<i>Drepanocladus aduncus</i>	-0,37	-0,61
<i>Encalypta streptocarpa</i>	-0,14	-0,65
<i>Eurhynchium hians</i>	-0,07	-0,31
<i>Eurhynchium praelongum</i>	0,05	0,02
<i>Eurhynchium striatum</i>	0,13	-0,08
<i>Fissidens bryoides</i>	0,07	-0,16
<i>Fissidens dubius</i>	-0,73	-0,74
<i>Fissidens taxifolius</i>	-0,26	0,03
<i>Frullania dilatata</i>	0,19	0,27
<i>Funaria hygrometrica</i>	-0,52	0,13

<i>Grimmia pulvinata</i>	-0,12	0,10
--------------------------	-------	------

<b>Nom</b>	<b>Scores Axe1</b>	<b>Scores Axe2</b>
<i>Homalothecium lutescens</i>	-0,58	-0,48
<i>Homalothecium sericeum</i>	0,04	0,02
<i>Hypnum jutlandicum</i>	0,04	-0,35
<i>Isothecium alopecuroides</i>	0,03	-0,86
<i>Lophocolea bidentata</i>	0,30	-0,33
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0,25	-0,12
<i>Metzgeria furcata</i>	0,37	0,12
<i>Mnium hornum</i>	0,82	-0,27
<i>Orthotrichum affine</i>	0,17	0,01
<i>Orthotrichum anomalum</i>	-0,48	0,33
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	0,17	0,12
<i>Plagiomnium affine</i>	0,11	0,31
<i>Plagiomnium undulatum</i>	0,10	0,17
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0,33	0,18
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	0,89	0,13
<i>Plagiothecium laetum</i>	1,38	0,19
<i>Plagiothecium succulentum</i>	0,34	0,01
<i>Pohlia nutans</i>	0,36	1,05
<i>Polytrichum formosum</i>	0,03	0,06
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-0,37	0,02
<i>Polytrichum piliferum</i>	-0,24	0,01
<i>Pseudocross. hornschurchianum</i>	-0,64	0,36
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	1,26	0,42
<i>Pylaisia polyantha</i>	1,29	0,75
<i>Radula complanata</i>	1,11	0,31
<i>Rhynchostegium confertum</i>	0,16	-0,16
<i>Rhynchostegium murale</i>	0,24	0,16
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	0,17	0,36
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,28	-0,60
<i>Schistidium apocarpum</i>	0,04	-0,06
<i>Scleropodium purum</i>	0,00	-0,05
<i>Syntrichia laevipila</i>	0,31	0,37
<i>Syntrichia ruralis</i>	-0,33	0,16
<i>Syntrichia virescens</i>	-0,27	0,39
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	0,16	-0,27
<i>Thuidium tamariscinum</i>	0,07	-0,21
<i>Tortula modica</i>	-1,11	-0,24
<i>Tortula muralis</i>	-0,16	-0,06
<i>Tortula truncata</i>	-0,72	0,03
<i>Ulota bruchii</i>	0,39	0,04
<i>Ulota crispa</i>	0,06	1,08
<i>Weissia controversa</i>	-0,47	-0,40

**ANNEXE G. Scores des sites sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales.**

<b>Nom du terril</b>	<b>Scores Axe 1</b>	<b>Scores Axe 2</b>
14-17 et Siège Social	4,43	-1,98
2 Bonne Espérance	-1,54	-1,30
3 du carabinier	2,55	-1,87
4 Bascoup	2,00	1,10
6 Hornu Wasmes	-3,98	-2,44
7 du Gouffre	-2,99	-0,56
7 St Antoine Escouffiaux	3,26	-0,19
7-8 Hornu-Wasmes	3,39	-5,54
8 Pays Bas	-2,38	-2,75
Albert 1er	-2,48	1,33
Argenteau	-2,63	-2,91
Aulniats	2,75	-2,88
Bas Bois	-2,78	4,10
Basse Hansy Nord	-2,69	-1,38
Belle Vue	-2,24	-0,77
Bernalmont	-1,09	1,78
Bon buveur	-0,16	1,73
Boubier 2	0,14	-0,13
Braconnier	1,15	-4,80
Champs d'oiseaux	0,32	-0,88
Crachet	2,69	-0,58
Espérance 3	-1,76	5,02
Gosson n°1	1,72	1,46
Gosson n°2	-3,32	-4,49
Héribus	4,85	-2,21
Horloz	-0,35	-2,70
La Flache Houillère	-1,75	-1,34
Micheroux 1	0,20	6,69
Nord de Genly	-3,09	4,64
Panama	-1,98	4,19
Perron Ouest	1,26	-0,48
Petite Bacnure	-1,09	-1,87
Quinconque	-5,09	1,56
Rieu du Cœur 2	-4,70	-5,61
Saint Adolphe	-2,26	4,48
Saint Albert	-5,71	-0,44
Saint Antoine	5,91	-0,81
Saint Auguste	2,15	1,57
Saint Gaston	1,82	-0,73
Saint Placide	-0,10	1,08
Sainte Barbe	-3,88	-3,77
Sainte Henriette	3,57	2,94
Sainte Marguerite	4,54	0,09
Sainte Marie	2,77	-0,13
Sainte Marie Est	1,62	-0,72
Siège 1	4,33	-0,25
Siège 17	3,33	1,39
Siège 23 du cerisier	3,81	6,25
Siège 6	-1,71	0,48

TLC Marcinelle	3,00	-0,14
Xhorré	-1,51	4,00

**ANNEXE H.a. Scores des sites sur les quatre premiers axes de l'analyse canonique des correspondances des valeurs écologiques moyennes**

Nom du terril	CCA <sub>moy</sub>			
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
14-17 et Siège Social	-0,34	-0,05	0,14	-0,26
2 Bonne Espérance	0,09	0,27	-0,34	-0,02
3 du carabinier	-0,30	-0,29	-0,18	0,03
4 Bascoup	0,03	0,09	0,60	-0,14
6 Hornu Wasmes	0,18	-0,09	-0,03	-0,02
7 du Gouffre	0,00	0,11	-0,23	0,35
7 St Antoine Escouffiaux	-0,04	-0,10	-0,08	-0,01
7-8 Hornu-Wasmes	-0,49	-0,01	0,37	-0,09
8 Pays Bas	-0,06	0,70	0,17	-0,54
Albert 1er	0,29	0,19	-0,29	-0,05
Argenteau	-0,07	-0,12	-0,32	-0,30
Aulniats	-0,60	0,18	-0,22	0,08
Bas Bois	0,58	-0,17	-0,20	0,49
Basse Hansy Nord	-0,29	-0,18	-0,23	0,13
Belle Vue	0,27	0,10	0,38	0,36
Bernalmont	0,27	0,13	-0,09	0,25
Bon buveur	0,16	0,18	0,13	0,06
Boubier 2	0,05	-0,53	0,24	-0,25
Braconnier	-0,91	0,07	-0,23	-0,05
Champs d'oiseaux	-0,05	-0,26	-0,13	-0,09
Crachet	-0,10	0,19	-0,04	-0,01
Espérance 3	0,42	-0,14	0,17	0,12
Gosson n°1	0,16	-0,29	-0,03	0,02
Gosson n°2	-0,46	0,21	-0,77	0,38
Héribus	-0,19	-0,40	0,26	0,18
Horloz	-0,70	-0,28	-0,10	-0,15
La Flache Houillère	-0,09	-0,17	0,00	-0,40
Micheroux 1	0,32	0,14	-0,06	-0,18
Nord de Genly	0,69	-0,34	0,12	-0,04
Panama	0,60	0,17	0,03	-0,29
Perron Ouest	-0,14	0,04	0,21	-0,06
Petite Bacnure	-0,22	0,41	0,38	0,34
Quinconque	0,82	-0,54	-0,17	0,29
Rieu du Cœur 2	-1,14	0,27	0,18	0,54
Saint Adolphe	0,70	0,10	-0,16	-0,02
Saint Albert	0,98	0,52	-0,34	-0,14
Saint Antoine	-0,21	-0,16	-0,04	0,09
Saint Auguste	0,02	0,02	0,11	-0,04
Saint Gaston	0,10	0,07	-0,14	-0,35
Saint Placide	0,12	0,07	-0,12	0,27
Sainte Barbe	-0,24	0,67	0,16	0,18
Sainte Henriette	0,07	-0,04	0,14	-0,05
Sainte Marguerite	-0,06	-0,23	-0,17	-0,22
Sainte Marie	-0,27	0,37	0,02	0,06
Sainte Marie Est	-0,11	0,31	-0,12	-0,05

siège 1	-0,21	-0,33	-0,11	0,19
Siège 17	0,01	-0,13	0,44	0,22
Siège 23 du cerisier	0,28	0,21	0,16	0,10
Siège 6	0,13	0,08	-0,55	-0,04
TLC Marcinelle	-0,10	-0,29	-0,05	-0,24
Xhorré	0,28	0,21	-0,01	-0,07

**ANNEXE H.b. Scores des sites sur les quatre premiers axes de l'analyse canonique des correspondances des valeurs écologiques médianes.**

Nom	CCA <sub>méd</sub>			
	Axe1	Axe2	Axe3	Axe4
14-17 et Siège Social	-0,52	0,00	0,26	-0,14
2 Bonne Espérance	0,14	-0,20	-0,03	-0,10
3 du carabinier	-0,29	-0,08	-0,32	-0,37
4 Bascoup	0,12	0,33	0,25	0,01
6 Hornu Wasmes	0,07	0,26	-0,08	0,12
7 du Gouffre	-0,08	0,31	-0,10	0,06
7 St Antoine Escouffiaux	-0,18	0,06	-0,07	0,08
7-8 Hornu-Wasmes	-0,48	0,13	0,25	-0,16
8 Pays Bas	0,02	-0,42	0,57	-0,29
Albert 1er	0,48	-0,12	0,20	-0,07
Argenteau	-0,19	0,07	-0,06	0,07
Aulniats	-0,44	-0,06	0,16	-0,06
Bas Bois	0,52	-0,30	-0,34	0,17
Basse Hansy Nord	-0,21	0,09	-0,03	0,05
Belle Vue	0,11	0,22	-0,13	0,16
Bernalmont	0,02	0,24	-0,21	0,15
Bon buveur	0,18	0,23	-0,01	0,15
Boubier 2	0,10	0,22	-0,41	-0,79
Braconnier	-0,55	-0,59	-0,39	0,22
Champs d'oiseaux	-0,02	0,26	-0,17	0,12
Crachet	-0,19	0,07	-0,05	0,06
Espérance 3	0,32	0,19	0,02	0,20
Gosson n°1	0,16	0,18	-0,19	0,21
Gosson n°2	-0,57	-0,27	-0,03	0,00
Héribus	-0,28	0,14	0,05	-0,02
Horloz	-0,54	-0,60	-0,40	0,23
La Flache Houillère	-0,10	0,12	0,23	-0,01
Micheroux 1	0,56	-0,18	0,10	0,01
Nord de Genly	0,59	-0,20	0,08	0,03
Panama	0,63	-0,23	0,02	0,07
Perron Ouest	-0,30	0,18	0,18	-0,08
Petite Bacnure	-0,26	0,12	0,03	0,00
Quinconque	0,69	0,17	-0,76	-0,79
Rieu du Cœur 2	-0,85	-0,69	-0,12	0,04
Saint Adolphe	0,47	-0,11	0,21	-0,08
Saint Albert	0,61	-0,06	0,09	0,00
Saint Antoine	-0,16	0,05	-0,08	0,09
Saint Auguste	0,04	0,07	0,26	0,05
Saint Gaston	0,02	0,09	0,29	0,02
Saint Placide	-0,04	0,28	-0,15	0,10
Sainte Barbe	-0,20	-0,43	0,24	-0,26

Sainte Henriette	0,26	-0,08	0,04	0,07
Sainte Marguerite	-0,05	0,29	-0,14	0,09
Sainte Marie	-0,52	0,00	0,26	-0,14
Sainte Marie Est	-0,13	-0,19	0,12	-0,08
Siège 1	-0,06	-0,02	-0,20	0,19
Siège 17	-0,15	0,04	-0,10	0,10
Siège 23 du cerisier	0,54	-0,17	0,13	-0,01
Siège 6	0,20	-0,24	-0,10	-0,04
TLC Marcinelle	-0,19	0,10	0,04	0,03
Xhorré	0,50	-0,13	0,18	-0,05

**ANNEXE I. Scores des espèces sur les quatre premiers axes de l'analyse canonique des correspondances (CCA<sub>moy</sub>).**

<b>Nom</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>	<b>Axe 3</b>	<b>Axe 4</b>
<i>Amblystegium serpens</i>	0,02	-0,05	-0,11	0,03
<i>Atrichum undulatum</i>	0,17	0,11	-0,17	-0,01
<i>Aulacomnium androgynum</i>	0,35	0,04	-0,58	0,25
<i>Aulacomnium palustre</i>	-0,27	0,88	0,68	-0,02
<i>Barbula convoluta</i>	-0,45	-0,02	0,13	-0,02
<i>Barbula unguiculata</i>	-0,29	0,21	-0,02	0,12
<i>Brachythecium albicans</i>	-0,49	0,20	0,17	-0,06
<i>Brachythecium populeum</i>	0,72	-0,47	0,15	0,13
<i>Brachythecium rutabulum</i>	0,02	0,11	-0,12	0,04
<i>Brachythecium salebrosum</i>	0,19	-0,04	0,13	-0,02
<i>Brachythecium velutinum</i>	0,19	0,07	-0,02	-0,09
<i>Bryoerythroph. recurvirostrum</i>	-0,13	-0,18	0,18	0,07
<i>Bryum argenteum</i>	-0,49	0,11	-0,01	0,22
<i>Bryum barnesii</i>	-0,58	-0,08	-0,34	0,06
<i>Bryum caespiticium</i>	-0,92	0,90	-0,19	-0,03
<i>Bryum capillare</i>	0,03	-0,02	-0,12	-0,02
<i>Bryum dichotomum</i>	-0,89	-0,02	-0,01	0,31
<i>Bryum rubens</i>	-0,67	-0,05	-0,81	0,03
<i>Calliergonella cuspidata</i>	-0,17	0,21	0,37	-0,16
<i>Campylopus introflexus</i>	-0,11	0,17	-0,05	-0,18
<i>Cephaloziella divaricata</i>	-0,40	0,45	-0,14	0,01
<i>Ceratodon purpureus</i>	-0,14	0,11	-0,07	0,05
<i>Cirriphyllum piliferum</i>	0,05	-0,30	0,79	-0,40
<i>Cratoneuron filicinum</i>	-0,20	0,55	0,55	0,57
<i>Cryphaea heteromalla</i>	0,63	-0,29	-0,26	0,39
<i>Ctenidium molluscum</i>	-0,44	-0,10	1,22	0,16
<i>Dicranella heteromalla</i>	0,19	0,09	-0,11	0,06
<i>Dicranella varia</i>	-0,53	-0,18	0,14	0,26
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	0,20	0,19	-0,08	0,04
<i>Dicranum montanum</i>	1,14	0,23	0,26	0,09
<i>Dicranum scoparium</i>	0,27	0,24	0,08	-0,22
<i>Dicranum tauricum</i>	0,81	0,31	0,15	-0,28
<i>Didymodon fallax</i>	-0,44	0,02	0,14	0,12
<i>Didymodon tophaceus</i>	-0,66	0,45	0,72	0,40
<i>Didymodon vinealis</i>	-0,18	-0,78	0,38	-0,09
<i>Drepanocladus aduncus</i>	-0,26	0,00	1,16	0,17
<i>Encalypta streptocarpa</i>	-0,07	0,29	0,99	0,47
<i>Eurhynchium hians</i>	-0,08	-0,07	0,39	0,25
<i>Eurhynchium praelongum</i>	0,05	0,01	-0,05	0,00

<i>Eurhynchium striatum</i>	0,17	-0,03	-0,15	-0,01
<i>Fissidens bryoides</i>	0,19	-0,06	-0,04	0,12
<i>Fissidens dubius</i>	-0,37	-0,56	0,42	-0,47
<i>Fissidens taxifolius</i>	-0,21	-0,15	0,17	0,24
<i>Frullania dilatata</i>	0,21	0,11	-0,22	-0,14
<i>Funaria hygrometrica</i>	-0,57	-0,09	-0,13	0,45
<i>Grimmia pulvinata</i>	-0,13	-0,18	-0,17	-0,05
<i>Homalothecium lutescens</i>	-0,34	0,00	0,27	-0,47
<i>Homalothecium sericeum</i>	0,07	-0,43	0,04	-0,75
<i>Hypnum jutlandicum</i>	0,38	0,55	-0,17	-0,25
<i>Isothecium alopecuroides</i>	0,29	0,06	0,18	-0,12

<b>Nom</b>	<b>Axe 1</b>	<b>Axe 2</b>	<b>Axe 3</b>	<b>Axe 4</b>
<i>Lophocolea bidentata</i>	0,41	0,03	0,26	-0,04
<i>Lophocolea heterophylla</i>	0,33	0,04	-0,11	0,12
<i>Metzgeria furcata</i>	0,37	-0,31	-0,03	0,25
<i>Mnium hornum</i>	0,81	-0,15	0,19	0,12
<i>Orthotrichum affine</i>	0,10	-0,14	-0,02	0,06
<i>Orthotrichum anomalum</i>	-0,65	-0,29	-0,30	0,04
<i>Orthotrichum diaphanum</i>	0,07	-0,12	-0,04	0,18
<i>Plagiomnium affine</i>	0,08	-0,40	0,05	0,11
<i>Plagiomnium undulatum</i>	0,09	-0,20	0,44	0,06
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	0,29	-0,03	-0,12	0,08
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	0,63	0,04	0,26	0,35
<i>Plagiothecium laetum</i>	1,11	0,29	0,17	-0,18
<i>Plagiothecium succulentum</i>	0,31	0,21	0,30	0,21
<i>Pohlia nutans</i>	-0,01	0,87	-0,10	0,02
<i>Polytrichum formosum</i>	0,06	0,27	-0,24	-0,05
<i>Polytrichum juniperinum</i>	-0,32	0,16	-0,22	-0,40
<i>Polytrichum piliferum</i>	-0,21	0,26	-0,06	-0,28
<i>Pseudocross.hornschuchianum</i>	-0,70	-0,21	-0,07	0,04
<i>Pseudotaxiphyllum elegans</i>	1,00	-0,06	-0,42	0,38
<i>Pylaisia polyantha</i>	0,82	-0,42	-0,29	0,28
<i>Radula complanata</i>	0,93	0,20	0,05	0,13
<i>Rhynchostegium confertum</i>	0,18	-0,15	0,05	0,08
<i>Rhynchostegium murale</i>	-0,12	-0,69	-0,04	-0,06
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	0,01	0,34	0,09	-0,28
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,35	0,04	0,59	-0,55
<i>Schistidium apocarpum</i>	-0,17	-0,09	0,07	0,09
<i>Scleropodium purum</i>	0,03	0,04	-0,02	-0,20
<i>Syntrichia laevipila</i>	0,16	-0,51	0,09	-0,53
<i>Syntrichia ruralis</i>	-0,35	-0,32	-0,19	-0,26
<i>Syntrichia virescens</i>	-0,38	-0,78	0,03	0,04
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	0,33	-1,42	0,09	0,05
<i>Thuidium tamariscinum</i>	0,21	0,03	0,12	-0,55
<i>Tortula modica</i>	-0,83	-0,43	0,04	-0,35
<i>Tortula muralis</i>	-0,16	-0,19	-0,02	0,15
<i>Tortula truncata</i>	-0,56	-0,09	-0,10	0,34
<i>Ulota bruchii</i>	0,38	-0,01	-0,09	-0,02

<i>Ulota crispa</i>	-0,20	0,51	-0,32	0,51
<i>Weissia controversa</i>	-0,24	-0,38	-0,32	-0,33

---