

Que savons-nous de la mousse cactus (*Campylopus introflexus*), exotique envahissante ?

Synthèse bibliographique

La mousse cactus, *Campylopus introflexus* (Hedw.). Brid fait partie de la vingtaine d'espèces végétales exotiques au comportement invasif qui se répandent actuellement en forêt de France métropolitaine, et c'est probablement la plus discrète du fait de sa taille. C'est une mousse originaire de l'hémisphère sud qui se développe dans le paysage forestier français sans porter atteinte à la production de bois mais qui participe aux changements globaux et potentiellement à l'érosion de la biodiversité. Cet article a pour but de synthétiser les connaissances scientifiques acquises sur cette espèce afin d'attirer l'attention des forestiers.

À quoi ressemble-t-elle ?

Campylopus introflexus est une bryophyte de la famille des Dicranacées. De couleur vert olivâtre en conditions humides, elle peut prendre un aspect grisâtre en conditions sèches. Les individus les plus âgés sont constitués d'une succession de nœuds et d'internœuds, la tige est pourvue d'un tomentum brun-rougâtre. La hauteur de cette mousse est généralement de 0,5 à 5 cm, mais peut atteindre 8 cm (Delaunay, 2004). Les feuilles mesurent de 2,5 à 6,5 mm de long. À l'état humide, elles sont dressées-étalées, c'est-à-dire qu'elles forment un angle inférieur à 45° avec la tige, mais sont appliquées à l'état sec. Les feuilles nodales, notamment, sont prolongées par une pointe hyaline¹ qui forme avec le limbe un angle presque droit en condition sèche (photo 1).

¹ hyalin(e) : qui a la transparence, le caractère diaphane du verre



Y. Dumas, Cemagref

(1) *Campylopus introflexus* en sous bois en concurrence avec *Polytrichastrum formosum* (Forêt d'Orléans 2004).

À l'état sec, les pointes hyalines à l'extrémité des feuilles forment une étoile d'où le nom anglais de « Heath Star-moss » ; en français, on parle plutôt de « mousse cactus ».

Cette pointe a généralement une longueur du quart à la moitié de celle du limbe mais il peut arriver qu'elle soit beaucoup plus courte ou absente d'où un risque de confusion avec une espèce autochtone présente en forêt et en milieu rocheux, *Campylopus pilifer* (Rameau et al. 2008). Réciproquement, cette autre espèce porte quelquefois une pointe hyaline assez longue et infléchie dont l'angle n'est toutefois pas aussi prononcé que chez *C. introflexus*. La largeur de la nervure représente 1/3 à 3/4 de celle du limbe. Dans la partie supérieure de la feuille, **la nervure est côtelée, la hauteur des côtes n'excédant pas 1 à 2 cellules** (tandis que chez *C. pilifer* ces côtes ou lamelles

ont une hauteur de 3 à 4 cellules, figure 1). **Les capsules sont fréquentes** chez cette espèce (alors qu'on en observe rarement chez *C. pilifer*). Elles sont profondément sillonnées à l'état sec. Leur soie a une longueur de 7 à 12 mm (Smith, 2004 ; Richards, 1963). Les spores sont petites : diamètre de 10 à 14 µm chez *C. introflexus* contre 14 à 19 µm chez *C. pilifer*.

C. introflexus forme des coussinets qui peuvent n'être constitués que de quelques individus dans la phase initiale d'installation ou en conditions écologiques difficiles (sous bois fermé ou en situation de concurrence parmi d'autres espèces). Mais elle peut aussi former des coussins de l'ordre du m²

voire des tapis de quelques dizaines ou centaines de m² en situation de pleine lumière, en terrain nu (après coupe ou incendie par exemple).

Tentative de reconstitution de l'histoire de son introduction

Cette bryophyte est originaire des régions subantarctiques qui s'étendent notamment au sud du continent africain, au sud du continent américain, à l'Australie et à la Nouvelle Zélande (figure 2). Cette aire naturelle de répartition est complètement disjointe du continent européen sur lequel son introduction fut probablement involontaire. Parallèlement, cette espèce fut aussi introduite sur le continent nord-américain et mentionnée pour la première fois en 1972 en Californie et en Oregon d'après Frahm (1988), ou bien en 1975 à l'Université d'Arcata (Californie) si on se réfère à la flore en ligne eFloras (2009).

La date précise d'introduction restera un mystère, une bryophyte pouvant passer inaperçue pendant un délai difficile à évaluer. De plus **C. introflexus a longtemps été confondue avec C. pilifer** qui lui est proche morphologiquement (et génétiquement). En effet, depuis la flore bryologique de Mitten (1869) pour l'Amérique du Sud, *C. introflexus* était simplement décrite comme ayant les feuilles généralement toutes pilifères sans plus de détail, ce qui ne la distinguait pas de l'espèce européenne. Des nuances ont bien été repérées, mais admises comme des « formes » différentes d'une même espèce : pointe hyaline non courbée et absence (ou rareté) de capsule chez « la forme européenne ». Cependant, comme les bryologistes de l'époque recherchaient activement des capsules de *C. pilifer* pour les décrire dans les flores, on peut penser que l'arrivée en Europe d'une « forme » qui en est généralement pourvue n'aurait pas pu échapper longtemps à leur attention. Or ces capsules ne furent enfin observées qu'en 1879 à Porto

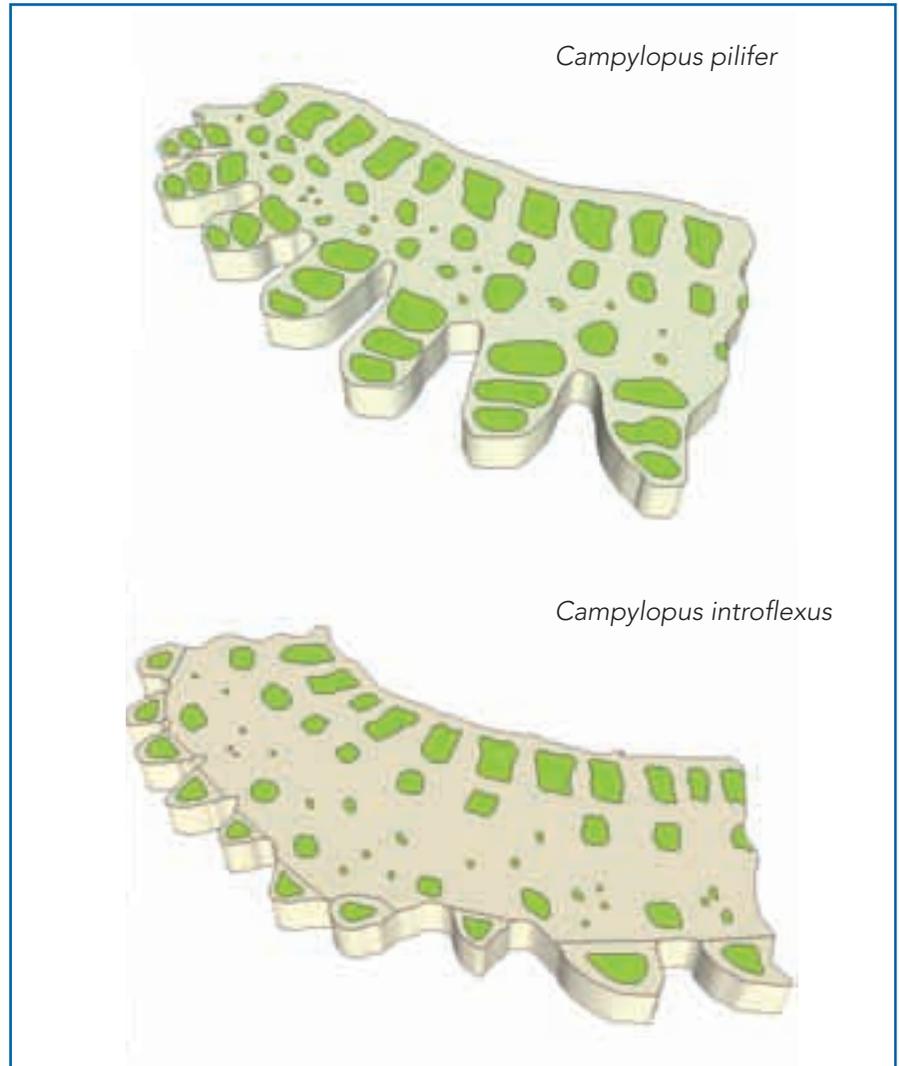


Fig.1 : coupe schématique de la nervure de *Campylopus pilifer* et de *C. introflexus* d'après Richards et Smith, (1975)

Les lamelles sont constituées de deux à trois cellules chez *C. pilifer*, contre une à deux chez *C. introflexus*

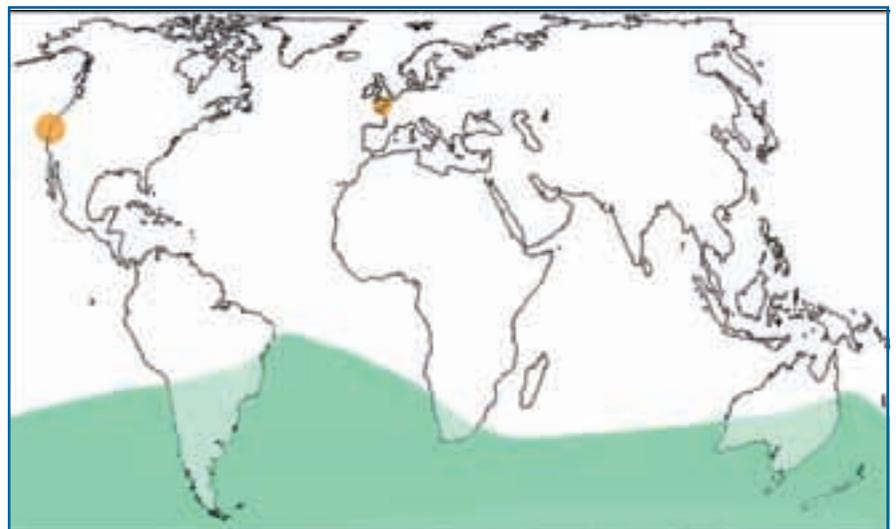


Fig. 2 : distribution mondiale de *C. introflexus* : en vert son aire naturelle et en orangé les aires de son introduction d'après Frahm (1988)

(Portugal) (Venturi, 1880), et il fallut attendre 1908 pour qu'on en trouve en France, à Saint Étienne de Baigorri (64) (Dismier, 1909).

Ce n'est qu'en 1955 que Giacomini établit l'existence de deux espèces distinctes, après la découverte de la « forme de l'hémisphère sud » sur la seule station connue à l'époque en Europe : le Menez-Hom, dans le Finistère (France). *C. introflexus* y avait été collectée par Størmer fin juin 1954 puis par Pierrot le 2 août suivant. Mais la littérature scientifique considère généralement, d'après Richards (1963), que la première mention de sa présence en Europe remonte à 1941, en Angleterre. En effet, sensibilisé par Giacomini (1955) et Størmer (1958) aux possibles confusions avec l'espèce autochtone, Richards entreprit des recherches sur les spécimens conservés dans les herbiers ; il en conclut que l'espèce exotique avait déjà été récoltée plusieurs fois et notamment dans le Sussex, village de Washington, en 1941. Louis Thouvenot a fait, pour le réseau Tela Botanica, une recherche similaire dans les collections du Muséum à Paris (Herbier Dismier) d'où il ressort que l'espèce est sans doute présente en France depuis 1876 à Pont Réan

en Ille et Vilaine (Dumas, 2004). L'identification à partir de vieux échantillons est difficile, donc susceptible d'erreur, mais il s'avère que les nervures des individus étudiés présentent des lamelles dont la hauteur n'excède pas deux cellules. À défaut d'autres analyses pour l'instant, 1876 est donc désormais la plus ancienne mention de l'espèce exotique pour l'Europe.

Quelle est son aire de distribution aujourd'hui ?

Frahm (1974 ; 1988) a retracé la découverte de *Campylopus introflexus* dans son aire d'origine depuis la fin du 19^e siècle et reconstitué son aire de répartition naturelle, reproduite figure 2.

Les zones d'introduction figurent en orangé sur la figure 2. Aux États-Unis, l'espèce se répand aujourd'hui sur l'ensemble de la côte ouest (Oregon, État de Washington) et, depuis 1994, jusqu'en Colombie Britannique au Canada (Klinck, 2009). En Europe, elle est désormais recensée dans la majeure partie des pays et progresse rapidement de façon radiale depuis la France et l'Angleterre (figure 3), après une pé-

riode de latence classique (chez les espèces invasives) mais qui paraît plutôt longue. Le tableau 1 récapitule les signalements dans l'ordre chronologique.

En France, plus précisément, la synthèse bibliographique et les informations recueillies auprès des bryologistes démontrent que l'espèce est installée pratiquement sur l'ensemble du territoire (figure 4). Cependant l'exploration poussée de la littérature naturaliste régionale et des recherches ciblées sur le terrain augmenteraient certainement le nombre de départements concernés, et la fréquence de l'espèce (nombre de communes/département) serait aussi très probablement réévaluée à la hausse.

Quelle est sa dynamique de colonisation ?

Contrairement à *C. pilifer*, qui affecte les milieux non perturbés et ne possède pas de grandes capacités de dispersion, *C. introflexus* est capable de gagner très rapidement de nouveaux sites. En 11 ans par exemple, elle s'est propagée de façon assez fulgurante dans toute la Grande-Bretagne, jusqu'à l'extrême nord de l'Écosse ou de l'Irlande (Richards,

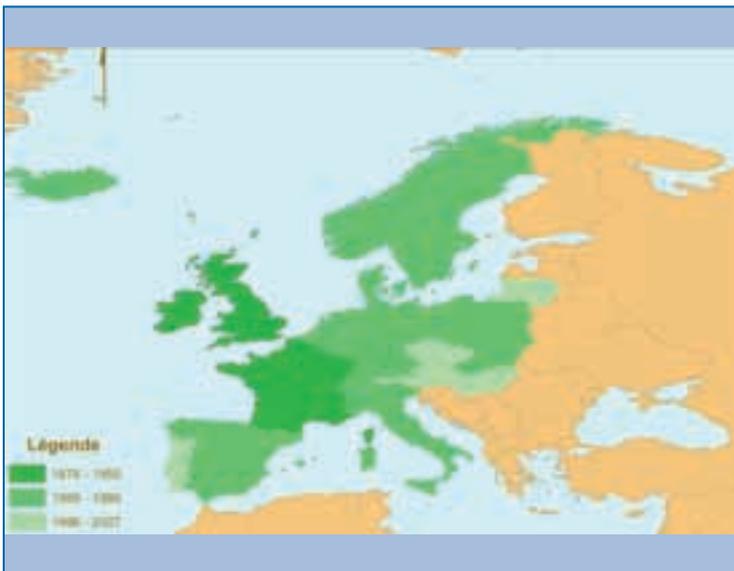


Fig. 3 : progression de *C. introflexus* en Europe en fonction des périodes (les plus anciennes en plus foncé)

On remarque la progression rayonnante depuis la France et l'Angleterre (Carte réalisée par H. Martin, Cemagref)

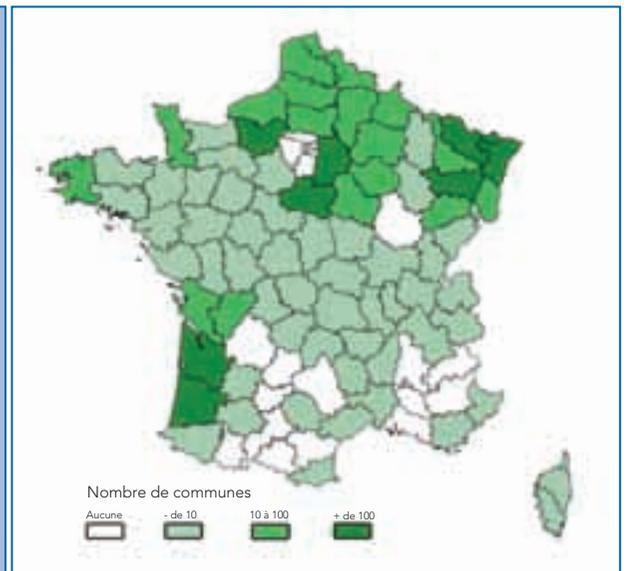


Fig. 4 : distribution connue de la mousse cactus en France

Elle semble absente de certains départements, mais il faut plutôt considérer qu'elle n'y a pas encore été décelée !

1975). Le même scénario se répète généralement dans chaque pays nouvellement colonisé (Stefanska *et al.* 2006 ; Sérgio *et al.* 2003 ; Mikulášková, 2006 ; Klinck, 2009).

La dynamique de dispersion d'une espèce invasive dans une zone géographique donnée répond généralement à un modèle logistique (ou sigmoïde, forme en S) : après une première phase de latence, l'expansion devient extrêmement rapide et fait penser à une évolution exponentielle (cf. figure 5), mais la courbe tend ensuite à s'infléchir pour atteindre une asymptote, quand l'espèce a investi l'essentiel des habitats possibles. Pour la Grande Bretagne, Hassel *et al.* (2005) ont pu compiler les recensements bryologiques réguliers effectués par vice-comté depuis plus de 100 ans et modéliser l'évolution dans le temps de la distribution de plusieurs mousses : ils confirment la dynamique extrêmement rapide, en « S » très redressé, de *Campylopus introflexus* (qui y a déjà atteint son « plafond ») par rapport aux autres espèces et notamment par rapport à une autre mousse exotique envahissante, *Orthodontium lineare*.

En France, faute de données suffisamment homogènes, on ne peut pas déterminer dans quelle phase de la dynamique elle se trouve. Mais on suppose qu'elle est encore loin du maximum possible. Elle est par exemple la seule espèce à progresser en fréquence sur le réseau des placettes suivies par Jun (2006) sur les dunes atlantiques françaises : présente au départ sur 6 des 62 placettes étudiées, elle l'est déjà sur 10 placettes deux ans plus tard. Au Danemark, sa fréquence a doublé entre 2004 et 2008 sur les placettes des dunes côtières étudiées par Klinck (2009).

Quels types de milieux est-elle capable de coloniser ?

C. introflexus a une grande tolérance écologique et ses milieux de prédilection varient selon les pays (ou secteurs biogéographiques) d'introduction.

Pays	Année	Auteur
France (Bretagne)	1876 - (1954)	Thouvenot (in Dumas, 2004) – Størmer, 1958
Angleterre	1941	Marshall (in Richards, 1963)
Irlande	1942	Thomson (in Richards, 1963)
Pays-Bas	1963	Barkman & Mabelis (in Klinck, 2009)
Italie	1965	Klinck, 2009
Belgique	1966	Jacques & Lambinon 1968
Allemagne	1967	Benkert (in Frahm, 1974)
Danemark	1968	Ollgard (in Frahm, 1974)
Iles Féroé	1973	Boesen (in Weidema, 2006)
Suède	1976	Johansson, 1977
Norvège	1978	Ovstedal, 1978
Luxembourg	1979	Werner, 1981
Espagne	1980	Casas et al, 1988
Suisse	1980	Bisang, 1998
Islande	1983	Johansson (in Weidema, 2006)
Autriche	1985	Grims, 2001
Pologne	1986	Lisowski et al. (in Weidema, 2006)
République Tchèque	1988	Novotný (in Razgulyaeva, 2001)
Slovaquie	1995	Holotová et al, 1997
Portugal	1996	Sérgio (in Sérgio, 2003)
Lituanie	1996	Jukoniene (in Weidema, 2006)
Russie	2000	Razgulyaeva, 2001 - Isthme de Courlande uniquement
Lettonie	2000	Abolina & Reriha (in Klinck, 2009)
Hongrie	2006	Blockeel, T.L. 2007
Estonie	2007	Vellak et al. (in Klinck, 2009)

Tab. 1 : premiers signalements de *Campylopus introflexus* dans les différents pays d'Europe, par ordre chronologique

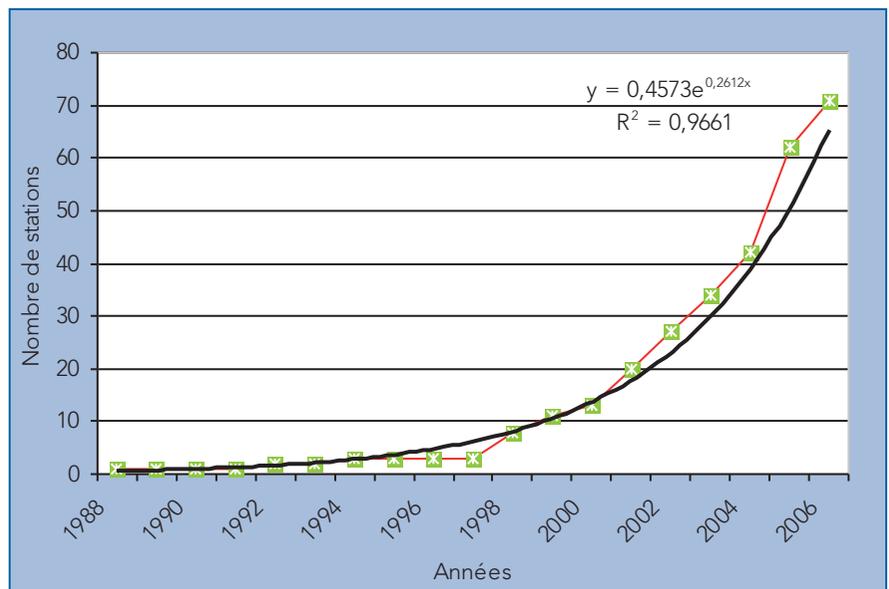


Fig. 5 : évolution du nombre des stations connues en République Tchèque selon Mikulasova (2006)

Le graphique laisse apparaître une dynamique exponentielle. Un suivi plus long devrait démontrer une dynamique répondant à un modèle logistique (en forme de S).

Elle est bien plus tolérante vis-à-vis des contraintes du milieu que l'espèce autochtone *C. pilifer*, qui se développe en milieu sec et bien éclairé. Elle est notamment capable de coloniser des milieux humides tels que landes et tourbières (Richards, 1963). Elle supporte également l'ombrage. En forêt, sa présence est avérée dans de petites trouées où l'éclairement n'excède pas 13 % de l'éclairement incident (Dumas, 2006). Elle a même été observée à un éclairement relatif mesuré de l'ordre de 2 % dans un peuplement non éclairci (RDI = 1) de la Coopérative de données chêne en Forêt de Bonsmoulins (61) (observ. pers. 2009). Mais le milieu le plus extraordinaire que peut coloniser l'espèce est sans nul doute celui qui correspond aux stations géothermales décrites par Convey *et al.* (2006) dans les îles Sandwich en Antarctique maritime. Dans ces milieux extrêmes, cette bryophyte est la seule capable de résister à des températures atteignant 75 °C sous son couvert et jusqu'à 47 °C à sa surface ! La colonisation de ce type de milieu a été observée en Islande (Weidema, 2006). Verdus (1979) mentionne un milieu d'une hostilité comparable où la température atteint plus de 40°C à savoir les zones d'émission de vapeur des terrils en combustion du nord de la France.

Cette grande amplitude écologique, combinée à sa faculté de dispersion, rend la prédiction de sa distribution assez difficile (Vanderpoorten *et al.* 2002). Les exemples de substrats cités en France sont très variés et généralement acides: humus, souches, touradons de molinie, fourmilières, sols arénacés, argiles, dalles rocheuses ou rochers, falaises, murets, tourbières, fissures de routes, toitures en tuiles de pays, tas de sciures, terrils (Dumas, 2004). Il peut aussi arriver qu'on la rencontre en milieu calcicole, dans des microsites d'accumulation d'humus sous hêtraie ; elle a même été trouvée en tant qu'épiphyte sur aulne en marais alcalin (Mahevas, 2000). C'est toutefois dans les coupes résineuses sur substrat acide ou dans les landes

qu'elle est la plus fréquente et elle y constitue des tapis de surface parfois conséquente.

Quelles sont les particularités de sa biologie et de son écologie qui expliquent cette dynamique ?

Ses facultés de reproduction, de dissémination ?

La mousse cactus utilise les deux modes de reproduction possibles, sexué et asexué (végétatif), avec une remarquable efficacité. Pour la reproduction sexuée, elle produit très fréquemment et en grand nombre des capsules qui émettent des spores. Ces spores lui donnent la possibilité de se disséminer avec le vent, leur faible dimension pouvant expliquer sa faculté de dissémination à grande distance (Hassel & Söderström, 2005). Ainsi, malgré les conditions climatiques extrêmes, elle est présente jusque sur des îles volcaniques de l'antarctique maritime (îles Sandwich), qu'elle peut atteindre, depuis les zones subantarctiques, sous forme de spores et où elle a trouvé refuge dans les stations géothermales (Convey *et al.* 2000). Dans l'hémisphère nord, elle s'est installée de façon similaire aux Îles Féroé en Mer

du Nord, à plusieurs centaines de kilomètres de l'Écosse, de la Norvège et de l'Islande (Weidema, 2006).

La reproduction végétative s'opère à partir de fragments de plante plus ou moins importants, les propagules. Il est expérimentalement démontré qu'une feuille seule est capable de se bouturer en laboratoire, mais plus lentement qu'un rameau (Verdus, 1979). En conditions naturelles, il est très courant d'observer à l'automne, à la surface des coussinets de la mousse cactus ou au voisinage, de petits rameaux détachés comptant 10 à 20 feuilles et pourvus de rhizoïdes. Ce sont des propagules dont chacune peut donner dès la fin de l'hiver un nouvel individu (gamétophyte) feuillé. Ces « boutures » sont elles-mêmes capables d'émettre de nouvelles propagules dès l'automne suivant (Verdus, 1978) ! En outre, l'espèce présente à l'aisselle des feuilles des poils mucigènes² qui peuvent, grâce à l'eau qu'ils retiennent, assurer la survie des propagules en cas de sécheresse ou encore accélérer la multiplication végétative (Verdus, 1978). En effet, cette auteure observe la survie de propagules conservées 4 mois au sec, en enveloppe ; et si le milieu est suffisamment humide, les propagules



(2) Les pointes hyalines des feuilles captent l'humidité de la rosée ; peut-être un avantage par rapport aux autres espèces en milieu aride ?
(Domaine des Barres, Nogent sur Vernisson (45) – 2010)

développent non seulement des rhizoïdes, mais aussi un réseau de protonéma³ où apparaissent de nombreux bourgeons qui donnent chacun naissance à un individu (gamétophyte) feuillé. La colonie s'étend ainsi encore plus rapidement aux dépens des espèces voisines (Verdus, 1979).

Ses caractéristiques morphologiques ?

Les pointes hyalines qui s'orientent horizontalement en périodes sèches forment une surface brillante et poreuse qui réfléchit une partie du rayonnement solaire tout en retenant à la surface des feuilles une couche d'air isolant. Ces pointes limitent ainsi les écarts de température et les pertes en eau, ce qui est un avantage pour la survie face à ses concurrentes (forestières) qui n'en sont généralement pas pourvues. Elles ont aussi la particularité de retenir l'humidité de la rosée qui s'y dépose en gouttelettes (photo 2). L'eau ainsi piégée est ensuite utilisable par la plante (Malcom et al. 2006 ; Glime, 2009).

Quels facteurs externes favorisent sa dynamique de colonisation ?

Dans un milieu faiblement concurrentiel tel qu'une pelouse dunaire, cette espèce profite pour s'installer d'un sol nu ou à végétation basse et discontinue. Or dans les milieux dunaires, très contraignants, de simples périodes de stress climatique (étés secs et hivers froids et secs) peuvent suffire à réduire la végétation autochtone, exposée alors à une plus forte pression de consommation et de piétinement par les herbivores sauvages et aboutir finalement à la complète dominance de *C. introflexus* (Biermann et al. 1997). Dans les landes également, le surpâturage facilite la dynamique de cette espèce (Bullock et al. 1997). D'une façon générale, le passage répété de l'animal (Pakeman et al. 1997 ; Piessens, 2007) ou de l'homme

(Dumas, 2004) lui fournit un substrat sans concurrence et favorise la dispersion de propagules. La pression récréative, en particulier, est un facteur non négligeable comme on peut le constater le long de chemins de randonnées (ex : GR 3 parcelle 342 — forêt d'Orléans – 2008 – obs. pers.), au pied d'arbres remarquables (chêne Morat — forêt domaniale de Tronçais – 2005 obs. pers.) ou sur des parcours d'escalade (Mahevas, 1999 in Dumas, 2004).

Les pratiques de gestion des espaces semi-naturels peuvent aussi l'avantager indirectement. Dans les espaces dunaires d'Europe du Nord ou dans une lande, une fauche ou *a fortiori* d'autres actions de contrôle plus intensif de la végétation ont pour elle un effet favorable, qui dure au moins 3 ans (Ketner-Oostra et al. 2000 ; Cox et al. 2007), de même que les incendies (Ketner-Oostra et al. 2006). Dans les landes du Yorkshire en Angleterre, les traitements herbicides à l'asulame contre la domination de la fougère lui ont été très bénéfiques : sept ans après traitement, son recouvrement a atteint 50 % sur les dispositifs expérimentaux suivis par Pakeman et al. (1992) contre seulement 5 % dans les sites non traités, tandis que la végétation "native" (de lande) ne se rétablit que partiellement. Plus généralement, le contrôle de la végétation par traitement herbicide lui profite d'autant plus qu'il laisse le terrain plus dégagé. Ainsi, un traitement à l'asulame, produit à l'efficacité ciblée essentiellement sur *Pteridium aquilinum*, lui est profitable (Pakeman et al. 2005) mais moins qu'un traitement au glyphosate (Dumas, 2006), dont le spectre très large favorise le développement des espèces héliophiles (Dumas, 2003) en réduisant le recouvrement de l'ensemble des espèces dominantes. Quant à son propre niveau de sensibilité aux produits, il n'est pas encore connu pour le gly-

phosate, mais nous savons qu'elle est résistante à l'asulame (Rowntree et al. 2003). Enfin, dans une tourbière, l'exploitation de la tourbe lui est également bénéfique ; elle est très fréquente sur ce substrat dénudé (Cooper et al. 2001).

L'homme intervient aussi via les circuits commerciaux. En effet, *C. introflexus* est très fréquente dans les paysages de landes où elle s'installe notamment sur humus brut qui, commercialisé comme terre de bruyère, suscite une dissémination rapide et sur de longues distances. Son introduction au jardin botanique de Nancy (Mahevas, 2000) est ainsi due à un substrat provenant de Sologne. Untereiner signale qu'elle a été observée sur des godets de Douglas avant plantation en Alsace (in Dumas, 2004), ce qui représente aussi un vecteur de dissémination important si on songe, par exemple, que les plants forestiers sont produits en grande quantité dans le département des Landes où *Campylopus introflexus* est très abondant.

À plus grande échelle encore, les changements globaux auraient également une influence. Selon certains auteurs, sa dynamique de colonisation sur les milieux dunaires serait favorisée par les dépôts azotés atmosphériques (Riksen et al. 2006 ; Haworth et al. 2007), mais ce résultat n'est toutefois pas toujours vérifié (Hasse et al. 2006). En région Antarctique elle se trouve sous forme de spores dans le sol et pourrait rapidement s'établir partout à la faveur d'un réchauffement climatique même modeste comme elle le fait déjà sur les zones géothermales et à proximité des fumeroles volcaniques (Kennedy, 1996) ; cela laisse imaginer une possibilité du même ordre dans du Nord.

2 poil mucigène : filament d'origine épidermique à cellule terminale spécialisée dans la production de mucilage, substance constituée de polysaccharides qui gonfle au contact de l'eau pour former une sorte de gel

3 protonema : chaîne de cellules filiforme qui constitue le premier stade (phase haploïde) du cycle de vie d'une bryophyte ; habituellement cette structure résulte de la germination d'une spore.

A-t-elle un impact sur la biodiversité ?

Comportement pionnier...

Cette espèce n'est généralement pas considérée comme ayant une grande longévité dans un contexte de concurrence avec des végétaux supérieurs. En milieu dunaire aux Pays-Bas, la mousse cactus démontre une dynamique de colonisation dans la phase pionnière (végétalisation spontanée de sable nu) avant de régresser du fait de l'arrivée et de la concurrence de plantes supérieures telles que *Corynephorus canescens* (Hasse *et al.* 2006). De même, Hutsemekers *et al.* (2008) la classent parmi les espèces à courte durée de présence sur les terrils en Belgique. Dans l'hémisphère sud (Australie et Nouvelle-Zélande), elle « explose » puis décline assez rapidement après incendies de forêt (2 à 6 ans) d'après les études compilées par Ryömä *et al.* (2005). Après une coupe à blanc de pin sylvestre en forêt d'Orléans, elle forme des tapis de plusieurs mètres carrés mais dans les plantations de 10 à 15 ans elle ne se manifeste plus qu'en petits coussinets très épars (fréquence est inférieure à 5 %) (Dumas *et al.* 2003).

... mais impacts prolongés

Pour autant, son impact est moins transitoire qu'il y paraît. En forêt résineuse, elle ne disparaît pas dans les peuplements matures

mais subsiste (ou se réinstalle), à la faveur des éclaircies et trouées de chablis (Eycott *et al.* 2006 ; Dumas, obs.pers.), en coussinets très réduits mais susceptibles de concurrencer des mousses acidiphiles autochtones telles que *Polytrichum formosum*, *Leucobryum glaucum* ou *Hypnum cupressiforme* (photo 1).

■ Dans les vastes espaces dunaires d'Europe du Nord, elle peut occasionner la formation d'un horizon humique qui limite la dynamique ordinaire d'érosion éolienne et déclenche l'installation des ligneux (Riksen *et al.* 2006), précipitant ainsi la succession végétale au détriment de stades précoces originaux et déjà rares. Suite à un incendie, son expansion concurrence le développement normal de *Ceratodon purpureus* puis *Polytrichum juniperinum*, dans les dunes côtières ou de *P. piliferum* dans les dunes continentales (Ketner-Oostra *et al.* 2006 ; Klinck, 2009). Grâce à un réseau de placettes de suivi, Klinck (2009) montre aussi que l'expansion de la mousse cactus dans les dunes danoises n'affecte pas seulement les quelques mousses et lichens les plus sensibles mais qu'elle affecte aussi significativement le recouvrement d'autres espèces, y compris de plantes supérieures comme *Corynephorus canescens*, *Hypochoeris radicata* ou *Festuca ovina*. Globalement, l'indice de diversité

de Simpson diminue lorsque le recouvrement de la mousse cactus dépasse 30 %. Les résultats d'Isermann (2005) en Allemagne mettent en évidence un lien entre le caractère dominant d'espèces telles que *Campylopus introflexus*, l'homogénéisation du pH du sol et la faiblesse de la diversité floristique. Ainsi, en homogénéisant le milieu naturel par la formation de tapis mono spécifiques, cette espèce semble pouvoir réduire la gamme des micro-habitats et supplanter certaines communautés bryolichéniques caractéristiques, comme l'ont aussi observé Biermann et Daniels (1997). Notons encore que l'appauvrissement de la végétation dunaire par cette colonisation entraîne aussi la raréfaction des invertébrés (sauterelles, carabes et araignées) dont certains sont rares, d'après Riksen *et al.* (2006), Vogels *et al.* (2005), Schirmel (2011) ou Schirmel *et al.* (2011).

■ Les références manquent pour les dunes littorales françaises mais Jun (2006) va dans le même sens en observant sur la durée très courte de son suivi la disparition d'*Hypnum cupressiforme* sur l'une des placettes de son réseau.

■ Pour les landes du Nord-Ouest de l'Europe enfin, Piessens *et al.* (2007) remarquent que le recouvrement de *Campylopus introflexus* est



(3) et (4) Quelques années après son apparition sur un site, la mousse cactus peut former des tapis de plusieurs dizaines voire centaines de m².

L'épaisseur, ici assez modeste, peut atteindre 8 cm ; aucune espèce, mis à part quelques lichens, ne parvient alors à s'installer, parfois pendant plus d'une dizaine d'années (Domaine des Barres, Nogent sur Vernisson (45) – 2009).

notablement plus important à la lisière d'une forêt adjacente qu'en pleine lande, alors même que la richesse bryologique y est en moyenne plus faible.

Espèces rares

La dynamique de colonisation est telle qu'elle pourrait menacer certaines espèces, notamment si elles sont inféodées à des milieux particuliers. Mahevas (2000) redoute, dans les Vosges du Nord, que l'envahissement par *C. introflexus* à partir des voies d'escalade compromette l'existence de plusieurs espèces d'hépatiques liées aux parois rocheuses (*Barbilophozia attenuata*, *Anastrophyllum minutum*, *Cephaloziella divaricata*, *Ptilidium pulcherrimum*). Dans d'autres cas ce sont des espèces signalées comme rares ou peu fréquentes qui risquent de disparaître ou régresser. Ainsi, ce même auteur cite une mousse rare, *Bartramia ithyphylla* Brid. dont la seule station connue de Meurthe et Moselle risque de disparaître du fait de cet envahissement. Sur les sites d'émanations géothermales en Islande, des espèces rares de bryophytes sont également menacées (Weidema, 2006).

Pouvoir concurrentiel, interférence

Ces observations contredisent l'idée généralement admise que les bryophytes ne manifestent pas de caractère concurrentiel entre elles, le jeu des facilitations venant contrebalancer les interférences. En fait, il pourrait s'agir là de la résultante d'une coévolution que Connell (1980) nomme « ghost of competition past » et que l'on pourrait traduire par « effet mémoire des compétitions passées ». Dans le cas d'une espèce exotique cet « effet mémoire » n'existe pas et l'invasion peut intervenir (During *et al.* 2001).

En dehors des exemples portant sur des végétaux au développement limité et par conséquent mal armés pour la concurrence, il n'est pas impossible que la mousse cactus menace également les plantes supé-

rieures, dans la mesure où le pouvoir concurrentiel a été prouvé expérimentalement sur une espèce semi-ligneuse, la callune (*Calluna vulgaris*) : Equihua *et al.* (1993) ont effectivement montré une réduction de son taux de germination de 60 % dans un tapis de *C. introflexus*. Le pouvoir d'interférence de cette espèce pourrait s'expliquer par l'épaisseur et la densité des tapis qu'elle forme (photo 4). La végétation peut mettre longtemps à s'y réinstaller (Pakeman *et al.* 1992) comme l'illustre la photo (3) d'une station de quelques ares bloquée depuis une dizaine d'années.

Diversité génétique

Cette espèce exotique pourrait aussi induire des effets génétiques. On rencontre parfois une forme intermédiaire à pointe hyaline droite (comme chez *pilifer*) mais à lamelles courtes (2 cellules comme chez *introflexus*). Cette forme s'avère génétiquement proche de *C. pilifer* dont elle est une variété d'après Frahm *et al.* (2006) qui proposent de la dénommer *C. pilifer var. brevirameus*. Mais elle pourrait être, selon eux, un hybride entre l'espèce autochtone et l'espèce exotique. Car les 2 espèces sont proches génétiquement⁴ mais, selon Stech *et al.* (2004), la variabilité génétique de *C. introflexus* est très faible comparée à celle de *C. pilifer*.

Peut-elle avoir des effets positifs ?

Les travaux scientifiques n'ont pas mis en évidence pour l'instant d'effet positif particulier, mais ne les excluent pas. Du fait de sa propension à envahir rapidement des terrains nus, la mousse cactus pourrait limiter la lixiviation des éléments fertilisants contenus dans le sol et l'humus après perturbation. Groeneveld *et al.* (2002) évoquent un rôle éventuel de nurserie pour d'autres espèces végétales dans des milieux à forte contrainte climatique. Sa présence peut éventuellement aider à freiner l'arrivée d'autres espèces exotiques encore plus problématiques qu'elle-

même (Morgan, 2006). Enfin elle peut constituer un habitat intéressant pour certains organismes vivants tels que les insectes notamment au stade larvaire (Todd, 1996 ; Schirmel, 2011).

Peut-on la contenir ?

En amont, il est potentiellement utile de limiter les introductions non intentionnelles de la mousse cactus via des substrats de culture ou des godets de plants forestiers. On peut imaginer de sensibiliser les professionnels à ce problème et d'instaurer un système de contrôle des plants en conteneurs en sortie de pépinière, associé à un traitement en cas de besoin. Mais cette démarche préventive serait coûteuse et n'aurait de réelle efficacité que dans des régions encore indemnes.

En milieux dunaires, l'ensablement

(par réactivation des dynamiques éoliennes naturelles) est réputé défavorable à cette espèce et peut provoquer sa disparition (Ketner-Oostra *et al.* 2000). Mais Hasse *et al.* (2006) n'observent pas de réaction négative à un apport expérimental de 6 mm de sable. Il faudrait donc pour la contrôler un ensablement plus important. Le gestionnaire de milieu dunaire peut-il utiliser ses connaissances en dynamique des dépôts de sables pour gérer localement le contrôle de l'espèce ? Klinck (2009) est le premier auteur à avoir testé d'autres modalités de contrôle sur des dispositifs expérimentaux. Les méthodes qu'il a été amené à étudier sont les suivantes: application à différentes concentrations de sel, d'eau salée, d'eau de javel, de sulfate de fer et différents temps de brûlage et de traitement à la vapeur. L'efficacité du sel et de l'eau salée dépend des doses appliquées : ces applications sont très efficaces aux plus fortes doses, mais elles ne sont pas homologuées, peu efficaces et donc polluantes. Les applications d'eau de Javel et de sulfate de fer ne sont pas efficaces. L'exposition à la vapeur n'a pas d'effet suffisant même pour une durée de

⁴ elles proviendraient Frahm (1988) d'une même espèce dont l'aire se serait étendue puis scindée et se seraient différenciées au cours du quaternaire.

2 minutes ! Enfin, le brûlage est efficace pour des expositions de plus de 30 secondes, mais les autres espèces étant sensibles à ce traitement, il ne semble pas d'un grand intérêt.

En forêt, comme *C. introflexus* est qualifiée d'héliophile, la présence d'espèce à couvert dense telles que hêtre et charme lui est probablement défavorable. Au-delà, il est tentant de penser à maintenir un couvert dense pour que l'éclaircissement reste en deçà de ses besoins vitaux. Mais malgré l'absence de travaux spécifiques sur le sujet, nous avons vu qu'elle est capable de survivre, en coussinets très réduits, à un niveau d'éclaircissement relatif inférieur à 5 % : une forêt assez sombre peut donc aider à contrôler (temporairement) son développement, mais sans l'éradiquer. Inversement, les sylvicultures dynamiques envisagées dans le cadre du Plan Action Forêt pourraient quant à elles favoriser sa dissémination, à moins que les plantes supérieures soient davantage favorisées. Car *C. introflexus* semble pouvoir être exclue par une couverture herbacée, aussi le maintien d'une couverture herbacée permanente est une façon de prévenir son extension : limiter notamment les perturbations qui découvrent le sol sur de grandes surfaces (herbicides, a fortiori ceux à large champ d'activité, feu, travail du sol) car elles correspondent à une situation idéale pour sa colonisation (Jacques et al. 1968). Pour les stations envahies et bloquées dans leur dynamique, on peut envisager si les enjeux le justifient (et moyennant certaines précautions) de fracturer la couche formée par cette espèce et l'humus sous-jacent pour mettre en contact les graines avec le sol.

Comment approfondir nos connaissances ?

D'une façon générale, et concernant plus particulièrement le milieu forestier, il reste à **mieux cerner l'écologie de cette espèce** pour mieux évaluer sa capacité de survie et de reproduction. Quelles conditions écologiques supporte-t-elle

en termes de lumière, humidité, essence dominante ? Par ailleurs, certains aspects de sa biologie très simples à observer manquent encore dans la littérature tels que l'âge à partir duquel l'espèce développe des capsules et produit des spores, le niveau minimum d'éclaircissement qu'il lui faut pour cela, ou encore la quantité de biomasse qu'elle peut produire.

En matière d'impact sur la biodiversité, il serait utile de mener des travaux in situ pour comparer les stations envahies aux non envahies sur un même type d'habitat et mettre en place des expérimentations de mise en concurrence de *C. introflexus* avec d'autres espèces pour comprendre les effets de l'espèce sur la flore indigène. Ces travaux seraient utilement complétés par un suivi temporel d'un réseau de placettes de référence à concevoir pour bien analyser l'impact de l'envahissement sur les autres espèces, la dynamique et ses conséquences.

Au sujet de sa dynamique, le seul réseau existant actuellement pour un suivi dynamique de la flore forestière à l'échelle du territoire français est celui constitué par les placettes de l'IFN. Mais il n'est pas adapté à la détection précoce des espèces invasives forestières dont la fréquence est encore faible. Et dans le cas de la mousse cactus, il faut former les botanistes à son identification pour qu'elle soit prise en compte dans les relevés. Le Cemagref a créé une base de données spécifique pour synthétiser les données existantes. Les forestiers pourraient d'ailleurs contribuer à son alimentation : vu la prédilection de la mousse cactus pour les landes et les coupes résineuses sur sol acide, c'est dans ce type de milieux qu'on peut la rechercher en priorité pour affiner rapidement sa chorologie.

Yann DUMAS

Unité de Recherche Écosystèmes
Forestiers
Cemagref Nogent-sur-Vernisson

Bibliographie

Biermann R, Daniels FJA. Changes in a lichen-rich dry sand grassland vegetation with special reference to lichen synusiae and *Campylopus introflexus*. *Phytocoenologia* 1997;27:257-273

Bisang, I.; Geissler, P.; Müller, N.; Schnyder, N.; Schubiger-Bossard, C.; Urmli, E. Die Verbreitung von Moosen in der Schweiz und in Liechtenstein, *Botanica Helvetica* 1998, 108, 197-216

Blockeel TL. New national and regional bryophyte records, 16. *Journal of Bryology* 2007;29:198-204

Bullock, J. M.; Pakeman, R. J. Grazing of lowland heath in England: management methods and their effects on heathland vegetation. *Biol. Conserv.* 1997, 79, 1-13

Casas C, Heras, P. Reinoso J. Rodríguez-Oubina J. Consideraciones sobre la presencia en España de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. y *C. pilifer* Brid. *Orsis*, 1988 ; 3: 21-26

Connell JH. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 1980;35:131-138

Convey P, Lewis Smith RI, Hodgson DA, Peat, H.J. The flora of the South Sandwich Islands, with particular reference to the influence of geothermal heating. *Journal of Biogeography*, 2000;27:1295

Convey P, Lewis Smith R. Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, maritime Antarctic. *Journal of Vegetation Science* 2006;17:529-538

Cooper A, Mccann T, Hamill B. Vegetation regeneration on blanket mire after mechanized peat-cutting. *Global Ecology and Biogeography* 2001;10:275-289

Cox E, Marrs R, Pakeman R, Le Duc M. Factors Affecting the Restoration of Heathland and Acid Grassland on *Pteridium aquilinum*-Infested Land across the United Kingdom: A Multisite Study. *Restoration Ecology* 2007;

Delaunay, G. Contribution à l'étude de la

- bryoflore du Maine et Loire : Une nouvelle espèce pour la dition : *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., Mant. Musc., 1819 - Dicranacées. Bulletin de la Société d'études scientifiques de l'Anjou 2004, 18, 45-50
- Dismier G. Première localité française du *Campylopus polytrichoides* De Not. fructifié. Bulletin de la Société Botanique de France 1909;56:273-276
- Dumas Y, Gama A, Bergès L. Substitution de flore après traitement herbicides : mise au point d'une méthode d'étude de la dynamique de la végétation après traitements, Nogent-sur-Vernisson: Cemagref, 2003
- Dumas, Y.; *Campylopus introflexus*; 2004; Synthèse des forums; http://www.tela-botanica.org/page:Campylopus_introflex
- Dumas Y. Contribution à la connaissance de deux espèces invasives en forêt, *Campylopus introflexus* et *Phytolacca americana*, AFPP - 1ère Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles ; Avignon: 2006
- During HJ, Lloret F. The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobotanica* 2001;36:63-70
- eFloras, Flora of North America. <http://www.efloras.org>; Year of access 2009
- Equihua M, Usher MB. Impact of carpets of the invasive moss *Campylopus introflexus* on *Calluna vulgaris* regeneration. *Journal of Ecology* 1993;81:359-365
- Eycott A, Watkinson A, Dolman P. Ecological patterns of plant diversity in a plantation forest managed by clearfelling. *Journal of Applied Ecology* 2006;43:1160-1171
- Frahm, J.-P. Zur Unterscheidung und verbreitung von *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. und *C. polytrichoides* De Not. *Revue de Bryologie et Lichénologie* 1974, XL, 33-44
- Frahm J-P. The subantarctic and southern hemispheric species of *Campylopus* (Dicranaceae) with contributions to the origin and speciation of the genus. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 1988;64:367-387
- Frahm J-P, Stech M. The taxonomic status of intermediate forms of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. pilifer* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) newly discovered in Europe. *Cryptogamie, Bryologie* 2006;27:213-223
- Giacomini V. Sull' autonomia specifica e sul ciclo di forme de *Campylopus polytrichoides* De Not. *Atti Ist. Bot. Univ. e. Lab. Critt. Pavia, Ser.* 1955;5:1-41
- Glime, Janice M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Chapter 7-4 Water relations: leaf strategies Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on 2009-12-22 at <<http://www.bryocol.mtu.edu/>>.
- Grims, F. Geschichte des Moosherbariums am Biologiezentrum des Oberösterreichischen Landesmuseums. *Beiträge zur Naturkunde Oberösterreichs* 2001, 10, 477-502
- Groeneveld, E.; Rochefort, L. Nursing plants in peatland restoration: on their potential use to alleviate frost heaving problems. *Suo (Mires and peat)* 2002, 53, 73-85
- Hasse T, Daniëls F. Species responses to experimentally induced habitat changes in a *Corynephorus* grassland. *Journal of Vegetation Science* 2006;17:135-146
- Hassel K, Söderström L. The expansion of the alien mosses *Orthodontium lineare* and *Campylopus introflexus* in Britain and continental Europe. *Journal of Hattori Botanical Laboratory* 2005;97:183-193
- Haworth, B.; Ashmore, M.; Headley, A. Effects of Nitrogen Deposition on Bryophyte Species Composition of Calcareous Grasslands. *Water Air Soil Pollut:Focus* 2007, 7, 111-117
- Holotova, E.; Soltés, R. *Campylopus introflexus* new moss species to the Slovakian moss flora. *Biologia* 1997, 52, 494-494
- Hutsemekers V, Dopagne C, Vanderpoorten A. How far and how fast do bryophytes travel at the landscape scale? *Diversity and Distributions* 2008;
- Isermann M. Soil pH and species diversity in coastal dunes. *Plant Ecology* 2005;178:111-120
- Jacques, E.; Lambinon, J. *Campylopus polytrichoides* De Not. et *C. introflexus* (Hedw.) Brid. en Belgique. *Bulletin du Jardin botanique national de Belgique* 1968, 38, 147-153
- Johansson, T. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. New to the Swedish Flora. *Lindbergia* 1977, 4, 165
- Jun, R. Les mousses et lichens des dunes grises atlantiques : Caractéristiques structurales, Dynamique et Typologie fonctionnelle des communautés.; Rennes 1: Rennes, 2006; pp 1-188
- Kennedy A. Antarctic fellfield response to climate change: A tripartite synthesis of experimental data. *Oecologia* 1996;107:141-150
- Ketner-Oostra R, Sykova, K.V.; Vegetation succession and lichen diversity on dry coastal calcium-poor dunes and the impact of management experiments. *Journal of Coastal Conservation* 2000;6:191-206
- Ketner-Oostra R, van der Peijl M, Sykora K. Restoration of lichen diversity in grass-dominated vegetation of coastal dunes after wildfire. *Journal of Vegetation Science* 2006;17:147-156
- Klinck, J. The alien invasive moss *Campylopus introflexus* in the Danish coastal dune system : Preferences – Development – Effects – Control; Copenhagen University: Copenhagen, 2009; pp 1-105
- Mahevas, T.; Signoret J. Impact des activités de loisirs sur le patrimoine naturel des rochers des Vosges du Nord et du Palatinat. Expertise sur les aspects bryo-lichéniques., Parc Naturel Régional des Vosges du Nord - Univ. De Metz, Conservatoire Et Jardins Botaniques de Nancy, 1999
- Mahevas T. Contribution à l'étude de la

- bryoflore Lorraine. Cryptogamie, Bryologie 2000;21:247-256
- Malcolm, B.; Malcom, N. Mosses and other bryophytes, an illustrated glossary; Micro optics press: Nelson, New Zealand, 2006
- Mitten W. Musci Austro-Americani. Journal of Linnean Society of London 1869;12:1-659
- Mikulášková, E. Development in distribution of the neophytic moss *Campylopus introflexus* in the Czech Republic. Bryonora 2006, 38, 1-10
- Morgan, J. Bryophyte mats inhibit germination of non-native species in burnt temperate native grassland remnants. Biological Invasions 2006, 8, 159-168
- Ovstedal, D. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. new to Norway. Lindbergia 1978, 4, 336
- Pakeman RJ, Marrs RH. Vegetation development on moorland after control of *Pteridium aquilinum* with asulam. Journal of Vegetation Science 1992;3:707-710
- Pakeman RJ, LeDuc MG, Marrs RH. Moorland vegetation succession after the control of bracken with asulam. Agriculture Ecosystems & Environment 1997;62:41-52
- Pakeman,R.J., Small, Le Duc, Marrs RH. Recovery of moorland vegetation after aerial spraying of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) with Asulam. Restoration Ecology 2005;13:718-724
- Piessens,K., Stieperaere,H., Honnay O, Hermy M. Effects of management and adjacent forest on the heathland bryophyte layer. Basic and Applied Ecology 2007;
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G, Gauberville C, Bardat J, Brunot E, Keller R. Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 3 : Région méditerranéenne, Paris: Institut pour le Développement Forestier, 2008
- Razgulyaeva, L.; Napreenko, M.; Wolfram, C.; Ignatov, M. *Campylopus introflexus* (Dicranaceae, musci) - an addition to the moss flora of Russia. Artoa 2001, 10, 185-189
- Richards P. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* De Not. in the British Isles; a preliminary account. Transactions of the British bryological society 1963;4:
- Richards P, Smith A. A progress report on *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. polytrichoides* De Not. in Britain and Ireland. Journal of Bryology 1975;8:293-298
- Riksen M, Ketner-Oostra R, van Turnhout C, Nijssen M, Goossens D, Jungerius P, Spaan W.; Will we lose the last active inland drift sands of Western Europe? The origin and development of the inland drift-sand ecotype in the Netherlands. Landscape Ecology 2006;21:431-447
- Rowntree JK, Lawton K, Rumsey F, Sheffield E. Exposure to Asulox Inhibits the Growth of Mosses. Annals of Botany 2003;92:547-556
- Ryömä R, Laaka-Lindberg S. Bryophyte recolonization on burnt soil and logs. Scandinavian Journal Of Forest Research 2005;20:5-16
- Schirmel, J.; Timler, L.; Buchholz, S. Impact of the invasive moss *Campylopus introflexus* on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) in acidic coastal dunes at the southern Baltic Sea. Biological Invasions 2011, 13, 605-620 DOI 10.1007/s1053
- Schirmel, J. Response of the grasshopper *Myrmeleotettix maculatus* (Orthoptera: Acrididae) to invasion by the exotic moss *Campylopus introflexus* in acidic coastal dunes. Journal of coastal conservation 2011, 15, 159-162
- Sérgio, C.; Séneca, A.; Vieira, C.; Garcia, C.; Ferreira, J.; Figueira, R. *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. em Portugal. Novos dados sobre uma espécie invasora. Notulae Bryoflorae Lusitanicae IX. 3. Portugalia acta Biologica, Sér B, Sist. 2003, 21, 285-288
- Smith A. The Moss Flora of Britain and Ireland, Cambridge University Press, 2004
- Stech M, Dohrmann J. Molecular relationships biogeography two Gondwanan *Campylopus* species *C. pilifer* and *C. introflexus*, Dicranaceae. Molecular systematics of bryophytes 2004;98:415-431
- Stefanska E, Staniaszek M, Wierzycholska S. New localities of *Campylopus introflexus* (Musci, Dicranaceae) in southwestern Poland. Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica 2006;13:224-227
- Størmer P. Some mosses from the Phytogeographical Excursion 1-9 through the Armorican Massive in 1954. Revue de bryologie et lichénologie 1958;27:13-16
- Todd, C. Temperature threshold for growth and temperature-dependent weight gain of field-collected *Tipula montana* (diptera: Tipulidae). European Journal of Entomology 1996, 93, 185-194
- Venturi. Nouvelles. Revue bryologique 1880; 96-96
- Verdus, M.-C. Etude ultrastructurale des propagules de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. (Bryopsida, Dicranales). Bulletin de la société Botanique du Nord de la France 1978, 33-40
- Verdus, M.-C. Etude biologique des propagules de *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. ses. restr. (Bryopsida, dicranales) en relation avec sa dispersion. Bulletin de la Société Linnéenne de Lyon 1979, 48, 135-143
- Vanderpoorten A, Engels P. The effects of environmental variation on bryophytes at a regional scale. Ecography 2002;25:513-522
- Vogels, J.; Nijssen, M.; Verberk, W.; Esselink, H. Effects of moss-encroachment by *Campylopus introflexus* on soil-entomofauna of dry-dune grasslands (*Viola-coryneporetum*); 2005; pp 71-80
- Weidema I. (2006): NOBANIS - Invasive Alien Species Fact Sheet – *Campylopus introflexus*. - From: Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species - NOBANIS <http://www.nobanis.org/>, Date of access x/x/ 2007
- Werner, J. Observations bryologiques au Grand-Duché du Luxembourg - première série 1978-1979. Bulletin de la société Naturaliste Luxembourgeoise 1981, 83-84, 97-111