

Évaluation statistique d'un protocole de relevés bryologiques pour inventorier et suivre la biodiversité en forêt

Marion GOSSELIN, Serge CADET, Denis CARTIER, Yann DUMAS,
Thierry GAUTROT, Frédéric RITZ, Mirham BLIN, Johann KELLER,
Jean-Christophe GATTUS, Mickaël KAZMAR, Christian MARCK,
Nicolas DEBAIVE, Vincent BOULANGER, Yoan PAILLET & Frédéric GOSSELIN

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colembert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (UMS PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Oliveau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (UMS PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (UMS PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (UMS PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Mise en œuvre du protocole de relevés bryologiques dans le cadre du projet Gestion forestière, Naturalité, Biodiversité. Crédit photo: Yoan Paillet, INRAE.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*
Adansonia, Zoosystema, Anthropozoologica, European Journal of Taxonomy, Geodiversitas, Cryptogamie sous-sections **Algologie, Bryologie, Mycologie, Comptes Rendus Palevol.**

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <http://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2021
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Évaluation statistique d'un protocole de relevés bryologiques pour inventorier et suivre la biodiversité en forêt

Marion GOSSELIN

Institut national de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE),
Unité de Recherche Ecosystèmes forestiers (EFNO),
Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson (France)
marion.gosselin@inrae.fr

Serge CADET

Office national des Forêts (ONF),
46 avenue Paul Cézanne, F-13098 Aix-en-Provence (France)
serge.cadet@onf.fr

Denis CARTIER

Office national des Forêts (ONF), Service Forêts, Agence Vosges Montagne,
13, rue Pasteur F-88110 Raon-l'Étape (France)
denis.cartier@onf.fr

Yann DUMAS

Institut national de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE),
Unité de Recherche Ecosystèmes forestiers (EFNO),
Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson (France)
yann.dumas@inrae.fr

Thierry GAUTROT

Office national des Forêts (ONF), Unité territoriale Bourges,
20 avenue d'Orléans, F-18700 Aubigny-sur-Nère (France)
thierry.gautrot@onf.fr

Frédéric RITZ

Office national des Forêts (ONF), Unité territoriale du Saulnois,
Maison forestière du Romersberg, F-57260 Guermange (France)
frederic.ritz@onf.fr

Mirham BLIN

Office national des Forêts (ONF), Agence Étude BFC,
11c rue René Char, F-21078 Dijon (France)
mirham.blin@onf.fr

Johann KELLER

Office national des Forêts (ONF), Service Forêt,
14 rue Plançon, Boîte postale 51581, F-25010 Besançon Cedex 3 (France)
johann.keller@onf.fr

Jean-Christophe GATTUS

Office national des Forêts (ONF), Agence Étude MIME,
5 rue des Silos, CS 36003, F-05007 Gap (France)
jean-christophe.gattus@onf.fr

Mickaël KACZMAR

Office national des Forêts (ONF), Unité territoriale Haute Ariège – Donezan,
4 avenue Général Leclerc, F-09110 Ax-les-Thermes (France)
mickael.kaczmar@onf.fr

Christian MARCK

Office national des Forêts (ONF), Maison Forestière,
211 route de Frébugue, F-73210 Aime (France)
christian.marck@onf.fr

Nicolas DEBAIVE

Réserves naturelles de France, La Bourdonnerie,
2 allée Pierre Lacroute, CS 67524, F-21075 Dijon cedex (France)
nicolas.debaive-rnf@espaces-naturels.fr

Vincent BOULANGER

Office national des Forêts (ONF), Département Recherche Développement et Innovation,
Boulevard de Constance, F-77300 Fontainebleau (France)
vincent.boulanger@onf.fr

Yoan PAILLET

Frédéric GOSSELIN

Institut national de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement (INRAE),
Unité de Recherche Ecosystèmes forestiers (EFNO),
Domaine des Barres, F-45290 Nogent-sur-Vernisson (France)
yoan.paillet@inrae.fr
frederic.gosselin@inrae.fr

Soumis le 16 juillet 2020 | Accepté le 18 janvier 2021 | Publié le 25 août 2021

Gosselin M., Cadet S., Cartier D., Dumas Y., Gautrot T., Ritz F., Blin M., Keller J., Gattus J.-C., Kaczmar M., Marck C., Debaive N., Boulanger V., Paillet Y. & Gosselin F. 2021. — Évaluation statistique d'un protocole de relevés bryologiques pour inventorier et suivre la biodiversité en forêt. *Naturae* 2021 (18): 243-270. <https://doi.org/10.5852/naturae2021a18>

RÉSUMÉ

Les Bryophytes représentent une partie importante de la biodiversité forestière. Pour étudier l'évolution de leur diversité dans le temps, ou entre modalités de gestion forestière, les protocoles de relevés doivent être adaptés à la diversité des supports colonisés, et reproductibles sans biais. Nous présentons le protocole standardisé que nous avons conçu et testé sur 14 massifs forestiers de plaine et de montagne en France métropolitaine (193 placettes). Sa faisabilité a été évaluée par retour d'expérience des opérateurs, et l'exhaustivité par la part d'espèces captées par le protocole en comparaison à des richesses de référence sur chaque placette. La reproductibilité a été évaluée par un test d'effet opérateur, sur des supports ayant chacun été inventorié par plusieurs opérateurs et fait l'objet d'un relevé de consensus. En combinant un inventaire dirigé par supports prédéfinis et un inventaire complémentaire en plein, notre protocole capte, pour les principaux types de supports, plus de 80 % de la richesse théorique calculée par l'indice Chao2. Augmenter le nombre de supports dans l'inventaire dirigé consommerait du temps pour un gain faible en espèces. L'effet opérateur joue sur le taux de détection des espèces, et peut être soit pris en compte dans les modélisations, soit réduit par entraînement. Notre protocole offre donc un bon compromis entre faisabilité, répétabilité et exhaustivité pour évaluer la diversité bryologique des peuplements forestiers de France métropolitaine dans la strate 0-2 m, dans le cadre de suivis temporels ou de comparaison de modalités écologiques ou de gestion.

MOTS CLÉS
Méthodologie,
métrologie,
Bryophytes,
suivi,
monitoring,
communautés.

ABSTRACT

Statistical assessment of a standardised protocol of bryophyte sampling designed to monitor biodiversity in forests. Bryophytes are an important component of overall biodiversity in forests, where they colonize a large diversity of supports. In order to assess the evolution of their diversity in time or between different ecological or management contexts, one should apply standardized protocols of data collection, taking into account the diversity of the supports and avoiding any bias to make time or space comparisons possible. Here, we present a standardized protocol to collect bryophyte data up to 2 meters high in temperate forests. We built and tested our protocol within 14 floodplain or mountain temperate forests in France (193 plots). We assessed its feasibility by surveying the operators' feedbacks. The exhaustivity of the protocol was evaluated by comparing the censused richness (either total or per support type)

KEY WORDS

Methodology,
metrology,
bryophytes,
monitoring,
communities.

with observed or theoretical (Chao2 index) reference values. The repeatability was evaluated thanks to a designed operator effect study, where a set of supports was inventoried by several operators first separately and then together to obtain a consensual releve as reference. By merging an inventory on predefined supports and a complementary 30 minutes inventory on the whole surface of the plot, our protocol captured more than 80 % of the theoretical Chao2 richness of the main supports. Increasing the number of predefined supports would lead to a very limited gain (no more than one species per support type in average). We showed that the observer effect first and foremost influenced the detection probability of the species, which increased with the familiarity of the observer with the species. This effect could therefore being taken into account by training of the operators, or in the models. We conclude that our protocol offers a good compromise between feasibility, exhaustivity and repetability to assess the bryological diversity of temperate forest stands, in order to monitor it or to compare the effects of ecological or management variables on bryophyte diversity.

INTRODUCTION

Les Bryophytes (Fig. 1) représentent une part importante de la biodiversité forestière, au regard du nombre de taxons (espèces ou sous-espèces) typiquement forestiers (367 taxons sur 1191 taxons au total, soit 31 %, dans la base de traits de Hill *et al.* [2007] pour les îles britanniques; 262 taxons sur 675, soit 39 %, dans la base de traits de Schmidt *et al.* [2013] pour l'Allemagne) mais aussi au regard du nombre de taxons colonisant des supports ligneux, dont la présence et la densité dépendent des pratiques de gestion sylvicole ou des évolutions globales de l'environnement : arbres vivants de différentes essences, bois mort au sol de tailles diverses, bois mort debout, souches, etc. Un suivi de biodiversité forestière intégrant les Bryophytes nécessite en conséquence des protocoles de relevés adaptés à la diversité des supports colonisés, de manière à capter un maximum de la diversité des cortèges d'espèces présentes et reproductibles, permettant de comparer sans biais l'évolution de la bryo-diversité soit dans le temps, soit entre plusieurs modalités de traitement. Aucun relevé ne peut prétendre à l'exhaustivité compte-tenu de la rareté ou de la difficulté de détection de certaines espèces, mais la mise en place de protocoles standardisés tend à contrôler la proportion d'espèces détectées dans une optique comparative.

Un tel protocole a été élaboré et testé dans le cadre du projet « Gestion forestière, Naturalité, Biodiversité » (GNB) qui étudie le lien entre biodiversité (sept taxons dont les Bryophytes), exploitation forestière et naturalité en comparant, dans des conditions stationnelles comparables, des réserves en évolution naturelle (Réserves biologiques intégrales ou parties de Réserves naturelles laissées en évolution naturelle) avec des peuplements en forêt exploitée (Gosselin *et al.* 2017a). Le protocole de relevé des Bryophytes a été construit à partir de la bibliographie et de l'expertise des bryologues impliqués dans le projet (IRSTEA devenu INRAE en janvier 2020, groupe Bryologie du réseau naturaliste Habitats-Flore de l'Office national des Forêts [ONF]). Il prévoit des relevés par type de supports prédéfinis, eux-mêmes recensés, à quelques ajustements près (Paillet *et al.* 2017), par le Protocole de Suivi dendrométrique des Réserves forestières (PSDRF) (Bruciamacchie 2005) utilisé pour la description dendrométrique du

peuplement : sol, petits et gros bois vivants, petits et gros bois morts à terre, bois mort debout, souches, galettes de chablis.

Ainsi, la présentation et l'évaluation de ce protocole revêtent un enjeu particulier dans le cadre de la poursuite des activités d'inventaires bryologiques de l'ONF d'une part, mais également en réponse aux questions relatives au monitoring de ce groupe taxonomique. Au-delà de la présentation du protocole, cet article analyse sa faisabilité, sa capacité à rendre compte de la diversité du cortège bryologique du peuplement, et sa reproductibilité, en réponse aux questions suivantes :

- faisabilité : la mise en œuvre du protocole présente-t-elle des difficultés ?
- exhaustivité : dans ce protocole, le nombre et la nature des supports inventoriés permettent-ils de capter suffisamment d'espèces pour que les données soient représentatives de la diversité bryologique totale ou par type de support, à l'échelle de la placette ?
- reproductibilité : le protocole de relevé est-il source de biais qui seraient susceptibles de rendre les données non comparables entre deux relevés, ou entre deux observateurs ?

MATÉRIEL ET MÉTHODE

LE PROTOCOLE DE RELEVÉS BRYOLOGIQUES

Le protocole, donné en Annexe 1 avec fiche de saisie de terrain en Annexe 2, est destiné à évaluer par inventaire la diversité du cortège des Bryophytes à l'échelle d'un peuplement forestier. Il se déploie sur des placettes de 20 m de rayon, avec correction de pente, dont le centre est matérialisé par une borne. Chaque placette a préalablement été caractérisée du point de vue dendrométrique (par exemple par le protocole PSDRF de suivi dendrométrique [Bruciamacchie 2005]). Travailler en distances corrigées selon la pente permet de comparer les placettes : une placette en pente aura une surface au sol supérieure à une placette horizontale, mais pas plus de supports, qu'il s'agisse de bois mort ou de bois vivant, dans la mesure où les arbres poussent verticalement (et non perpendiculairement à la pente).

Le protocole de relevé bryologique évalue la composition, l'abondance et la richesse des cortèges de Bryophytes présentes sur tous types de supports jusqu'à une hauteur de 2 m. Pour



FIG. 1. — Quelques bryophytes forestières terricoles communes. **A et B**, *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr.; **C**, *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Schimp. en mélange avec *Polytrichum formosum* Hedw.; **D**, *Polytrichum formosum* Hedw. Crédits photos : Y. Dumas.

cela, il prévoit d'abord un inventaire dirigé, c'est-à-dire basé sur l'interception d'un certain nombre de supports (inventaire sans limite de temps) sur :

- cinq gros bois vivants (diamètre ≥ 30 cm), trois petits bois vivants (diamètre < 20 cm), 5 souches (diamètre ≥ 30 cm), cinq gros bois mort au sol (diamètre ≥ 30 cm), cinq chandelles (diamètre ≥ 30 cm et hauteur $> 1,30$ m), supports tirés au sort à partir de l'inventaire dendrométrique préalable;
- trois relevés au sol, sur des cercles de 2 m de rayon positionnés à 10 mètres du centre de la placette dans chacune des directions 0, 133 et 267 grades;
- cinq petits bois morts au sol ($5 \text{ cm} \leq \text{diamètre} < 30 \text{ cm}$) positionnés sur des transects orientés en étoile à 0, 120 et 240 degrés; comme ces supports de petite taille sont susceptibles d'être déplacés, ils ne sont pas tirés au sort parmi les supports de l'inventaire dendrométrique préalable. On inventorie le premier et le dernier petit bois mort rencontré sur chaque transect, jusqu'à cinq pièces;
- une galette de chablis, le cas échéant.

Puis un inventaire complémentaire en plein de 30 minutes sur l'ensemble de la placette de 20 m de rayon. Cet inventaire complémentaire permet d'intercepter une diversité de supports non couverte par l'inventaire systématique, comme

les rochers, des essences forestières peu représentées ou des houppiers au sol. Il permet aussi de rendre comparables les résultats à l'échelle de la placette, puisqu'au final, le relevé complémentaire a lieu sur toute la surface de la placette, quel que soit le nombre et la diversité des supports prédéfinis présents sur celle-ci.

L'inventaire dirigé permet de passer en revue les Bryophytes terricoles (sur terre nue), humicoles (sur humus), corticoles (sur écorces d'arbres vivants ou morts) et saprolignicoles (sur bois mort). Il fournit des données en classes d'abondance par support. Les données d'abondance sont indiquées pour chaque espèce, ainsi que pour l'ensemble de la bryo-communauté, en classes de recouvrement par rapport à la surface inventoriée sur le support. Les classes de recouvrement sont les suivantes :

- classe 0 : aucune Bryophyte observée
- classe I : recouvrement $< 5 \%$
- classe II : recouvrement $5 \% \leq R < 25 \%$
- classe III : recouvrement $25 \% \leq R < 50 \%$
- classe IV : recouvrement $\geq 50 \%$

L'inventaire complémentaire fournit quant à lui la liste d'espèces (données en présence) non détectées dans le relevé par support, ainsi que pour chaque espèce la nature du support sur lequel elle a été détectée. Les espèces strictement saxicoles

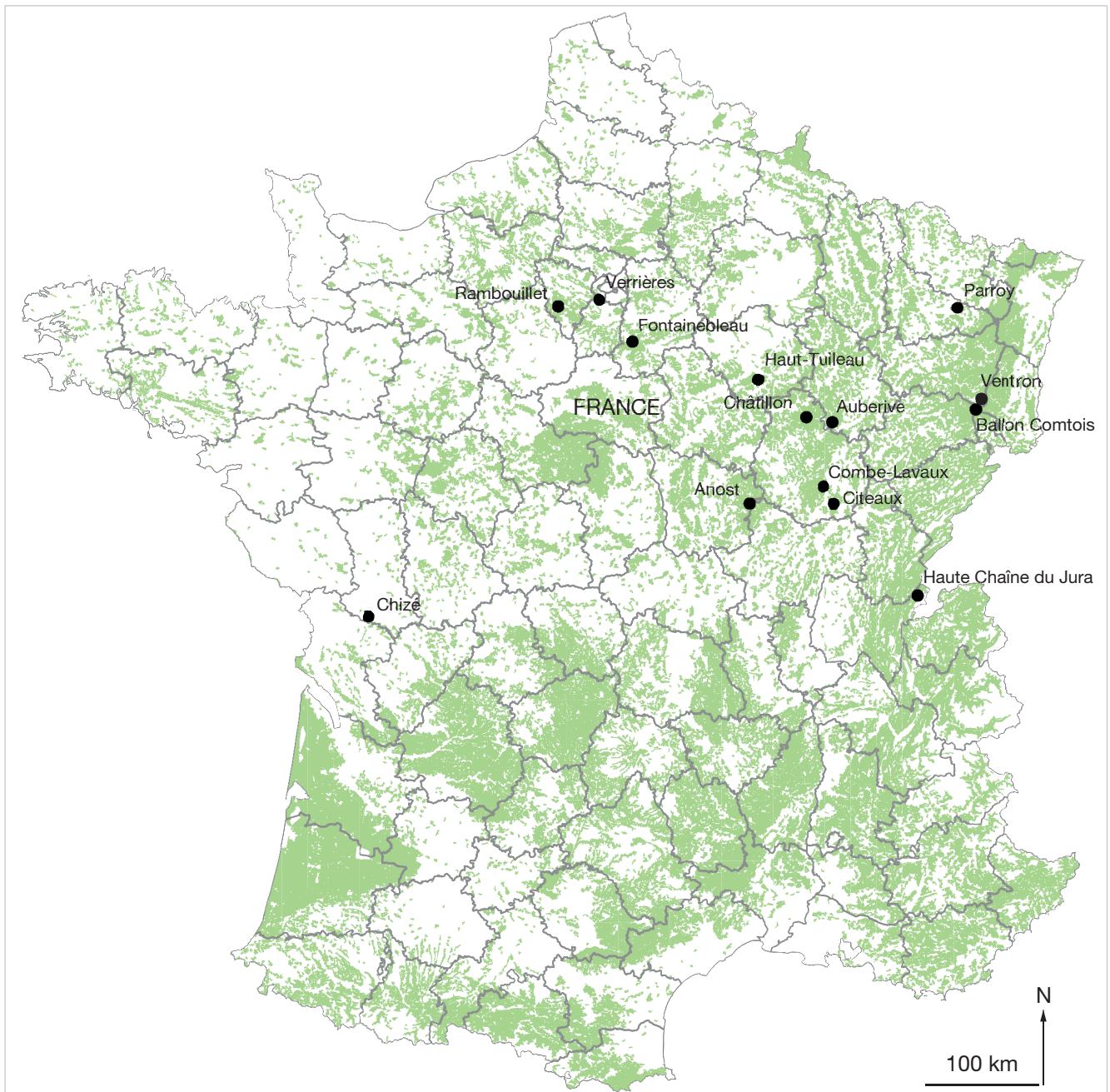


FIG. 2. — Carte de répartition des massifs forestiers sur lesquels le protocole a été testé : Anost (huit placettes), Auberville (23 placettes), Ballons-Comtois (16 placettes), Châtillon-sur-Seine (huit placettes), Cîteaux (12 placettes), Combe-Lavaux (huit placettes), Fontainebleau (27 placettes), Haute-Chaîne du Jura (13 placettes), Haut-Tuilleau (14 placettes), Parroy (huit placettes), Rambouillet (16 placettes), Verrières (huit placettes), Ventron (huit placettes), Chizé (24 placettes).

(inféodées aux roches) sont ainsi inventoriées uniquement en présence au travers de l'inventaire complémentaire.

Pour objectiver autant que possible l'estimation des recouvrements dans les relevés au sol, sur troncs d'arbres vivants et sur gros bois morts au sol, des abaques sont jointes au protocole (Annexes 3, 4). Elles donnent, pour chaque seuil de classe de recouvrement, la longueur du côté d'un carré virtuel qui correspondrait à ce recouvrement pour une surface de support donnée. Pour les supports de taille variable (troncs), la surface de support est elle-même donnée en fonction du diamètre médian des pièces de bois.

Le protocole a été appliqué sur un ensemble de 193 placettes réparties sur 14 massifs forestiers de plaine et de montagne en France métropolitaine (Fig. 2).

Certains individus n'ont pu être identifiés qu'au niveau du genre, en l'absence d'éléments nécessaires à l'identification (par exemple en l'absence de capsules pour les espèces du genre *Ulotia* D. Mohr ou la plupart des espèces du genre *Orthotrichum* Hedw.). Dans ce cas, l'espèce n'est comptabilisée dans la richesse spécifique de la placette ou du support que si aucune autre espèce du même genre n'est déjà inventoriée à l'échelle considérée.

MÉTHODES D'ÉVALUATION DU PROTOCOLE

Faisabilité

Le temps moyen d'inventaire par placette a été estimé à partir des données disponibles sur 119 placettes, tandis que les difficultés rencontrées par les observateurs ont été compilées.

Exhaustivité

La méthode visait à évaluer le protocole dans les termes suivants : quelle est la part d'espèces captées par le protocole par rapport à une richesse de référence ? Nous avons évalué d'une part le niveau d'exhaustivité du protocole complet (compilation de l'inventaire dirigé et de l'inventaire complémentaire) ; puis d'autre part le niveau d'exhaustivité du seul inventaire dirigé, en nous demandant pour chaque type de support si le nombre de supports inventoriés était suffisant.

La richesse spécifique réelle de la placette, que ce soit pour une catégorie de support ou tous types de supports confondus, est inconnue. Nous avons eu recours à deux estimateurs pour établir une richesse de référence :

- la richesse observée totale représente le nombre d'espèces recensées à l'échelle de la placette par l'inventaire dirigé et l'inventaire complémentaire. Nous l'avons calculée d'une part par type de support, d'autre part tous types de supports confondus. Elle a été utilisée comme référence pour évaluer le niveau d'exhaustivité de l'inventaire dirigé, soit pour une catégorie donnée de support, soit tous types de supports confondus ;

- une richesse théorique par catégorie de support, évaluée par un estimateur statistique de l'asymptote vers laquelle tend la courbe d'accumulation du nombre d'espèces lorsque le nombre de supports inventoriés augmente, pour un type de support donné. On sait en effet que plus on augmente l'effort d'échantillonnage (ici, le nombre de supports), plus la richesse spécifique augmente, avec une saturation de la croissance (asymptote) au-delà d'un certain nombre de supports. Cette richesse théorique a été utilisée comme référence pour évaluer la capacité de l'inventaire total ou du seul inventaire dirigé à capter l'ensemble des espèces présentes sur la placette pour un type de support donné. Nous avons utilisé l'estimateur non paramétrique Chao2 (Chao 1987) (fonction *specpool* du package *vegan* du logiciel R, version 3.3.2). Il est fondé sur le fait que ce sont les espèces peu fréquentes qui apportent le plus d'informations pour évaluer le nombre d'espèces non captées dans un relevé. Il évalue cette richesse théorique à partir du nombre de singletons (f_1 , espèces présentes une seule fois) et de doubletons (f_2 , espèces présentes deux fois) dans le relevé :

$$\text{Chao2} = S_{\text{obs}} + \frac{(n-1)f_1^2}{2nf_2}$$

où S_{obs} est le nombre d'espèces observées et n le nombre de relevés (Chao 2005).

En l'absence de doubleton ($f_2 = 0$), l'estimateur est remplacé par (Chao 2005) :

$$\text{Chao2} = S_{\text{obs}} + \frac{(n-1)(f_1)(f_1-1)}{2n(f_2+1)}$$

Ces richesses de référence nous permettent d'évaluer la part moyenne d'espèces captées par le protocole, selon les éléments du Tableau 1.

Tests de Wilcoxon

Afin de renforcer les analyses, nous avons également vérifié si l'augmentation du nombre de supports inventoriés entraînait une augmentation statistiquement significative de richesse spécifique. À cette fin, nous avons utilisé le test des rangs signés de Wilcoxon, qui constitue une méthode alternative au test t de Student lorsque les hypothèses de ce dernier ne sont pas valables (distribution normale de la variable quantitative, égalité des variances dans les deux groupes). Ce test a permis de comparer, par catégorie de support, les richesses spécifiques moyennes observées pour des nombres de supports inventoriés différents dans le cadre de l'inventaire dirigé, en prenant en compte ou non l'inventaire complémentaire, et en comparaison des richesses théoriques Chao2. L'hypothèse testée est que les richesses cumulées spécifiques observées par modulation de l'inventaire (support supplémentaire, complément d'inventaire, cible Chao2) ne seraient pas différentes de la richesse spécifique cumulée initiale, sans modulation. Le rejet de cette hypothèse, fixé à une probabilité de 0,95, permet alors d'affirmer statistiquement que les modulations en question sont pourvoyeuses d'une information taxonomique additionnelle.

Pour les tests d'hypothèses concernant l'apport de supports supplémentaires dans l'inventaire dirigé, nous avons comparé par paire, et ce pour chaque type de support, la différence de richesse moyenne entre le nombre maximal N de supports disponibles (ex : six supports pour les gros bois vivants, trois supports pour les chandelles), et $N - 1$ supports. Si le test n'était pas significatif, nous avons réitéré l'opération en comparant $N - 1$ et $N - 2$ supports et le cas échéant $N - 2$ et $N - 3$ supports afin d'identifier le nombre optimal de supports cibles dans le cas d'un surdimensionnement de l'inventaire dirigé.

Pour les tests d'hypothèses concernant l'apport de l'inventaire complémentaire, nous avons comparé la différence de richesse moyenne entre le nombre maximal N de supports disponibles issu de l'inventaire dirigé, et la richesse moyenne totale du protocole complet (inventaire dirigé et inventaire complémentaire).

Enfin, nous avons appliqué ce test pour comparer les richesses théoriques Chao2 par support à celles issues de l'inventaire dirigé d'une part puis celles issues du protocole complet (inventaires systématique et complémentaire) d'autre part.

Évaluation du nombre minimal de supports à inventorier

Pour autant, les richesses de référence et les tests de Wilcoxon ne renseignent pas sur le nombre de supports supplémentaires nécessaires à inventorier pour atteindre l'asymptote de la courbe d'accumulation. C'est pourquoi nous avons aussi déterminé, pour chaque placette et chaque type de support, le nombre minimal de supports à inventorier en plus pour atteindre respectivement 80, 85, 90, 95 et 100 % de l'estimateur Chao2 de richesse spécifique, en appliquant la méthode développée par Chao *et al.* (2009). L'intérêt de cette méthode est qu'elle

TABLEAU 1. — Éléments utilisés pour évaluer la part moyenne de richesse spécifique captée par le protocole à l'échelle de la placette, en fonction des deux richesses de référence (richesse observée et richesse théorique estimée) et du type de variable considérée (richesse totale ou richesse par catégorie de support). La case grisée correspond au cas où il n'est pas possible de calculer un estimateur Chao2 de la richesse de la placette, en l'absence de répétition (un seul relevé global par placette).

Objectif	Base d'évaluation	Richesse bryologique de la placette	
		totale	par catégorie de support
Pour évaluer le niveau d'exhaustivité de l'inventaire dirigé (= sur supports prédéfinis)	Question	L'inventaire dirigé est-il suffisant par rapport à la richesse de référence de la placette ?	L'inventaire dirigé est-il suffisant par rapport à la richesse de référence de la placette sur ce type de support ?
	Critère	Part moyenne des espèces captées dans l'inventaire dirigé	Évolution de la part moyenne de la richesse spécifique captée dans l'inventaire dirigé, en fonction du nombre de supports inventoriés pour un type donné de support
	Références	Richesse totale observée par placette (inventaire dirigé et inventaire complémentaire)	Richesse totale observée par catégorie de support Richesse théorique (Chao2) par catégorie de support
Pour évaluer le niveau d'exhaustivité du protocole total (compilation de l'inventaire dirigé et de l'inventaire complémentaire)	Question	—	Le protocole total est-il suffisant par rapport à la richesse de référence de la placette sur ce type de support ?
	Critère	—	Part moyenne de la richesse spécifique théorique captée par le protocole total
	Références	—	Richesse théorique (Chao2) par catégorie de support

tient compte des espèces peu fréquentes pour estimer l'effort d'échantillonnage supplémentaire. Nous avons ensuite estimé la moyenne et l'écart-type du nombre minimal de relevés supplémentaires requis pour chaque pourcentage objectif, par type de support.

Enfin, nous avons mis en relation sur des graphes le nombre de relevés supplémentaires requis avec le gain attendu en nombre d'espèces, c'est-à-dire la différence entre la richesse totale observée par le protocole complet et respectivement 80, 85, 90, 95 et 100 % de la richesse théorique Chao2.

Fréquence des espèces

La dernière analyse vise à savoir si les espèces apportées par l'inventaire complémentaire sont moins fréquentes, la fréquence étant estimée en fonction du nombre d'occurrences de l'espèce dans le jeu de données. Nous avons analysé la répartition des valeurs prises par la fréquence d'occurrence des espèces dans le jeu de données total, d'une part pour le groupe d'espèces recensées uniquement dans l'inventaire dirigé, d'autre part pour le groupe d'espèces apportées par l'inventaire complémentaire.

Reproductibilité

Nous avons procédé à un test d'effet opérateur sur les relevés de Bryophytes, pour évaluer la part de variabilité des données qui est due à l'opérateur. En avril 2013, en forêt de Haye (54), cinq bryologues (trois de l'ONF et deux de l'IRSTEA) ont inventorié indépendamment 25 supports : trois assiettes de chablis, trois relevés au sol, trois souches, trois bois morts au sol de plus de 30 cm de diamètre, trois chandelles, trois gros bois vivants de plus de 30 cm de diamètre, quatre petits bois vivants de moins de 30 cm de diamètre, trois petits bois morts au sol de moins de 20 cm de diamètre. Les supports à inventorier étaient regroupés par

secteurs restreints comportant chacun cinq supports (autant de supports que d'opérateurs), avec un temps maximal fixé par secteur, chaque observateur passant sur l'ensemble des cinq supports du secteur. Les inventaires étaient réalisés sous le contrôle d'un modérateur (ONF) qui avait pour mission de présenter le protocole, chronométrer et rappeler le temps aux opérateurs, rappeler les opérateurs à l'ordre en cas d'échange d'information, etc.

Chaque opérateur notait à la fois la liste des espèces observées (soit identifiées *in situ*, soit notées comme « à prélever pour détermination ») et leur recouvrement (valeur du recouvrement en cm² jusqu'à 25 cm², et note « 25 » pour les recouvrements supérieurs). Les cinq opérateurs sont ensuite repassés ensemble sur les supports pour établir de façon consensuelle la liste et le recouvrement des espèces présentes sur chaque support, et prélever les échantillons à déterminer au laboratoire. Les données du relevé consensuel ont été saisies par le modérateur. Au laboratoire, chaque opérateur devait ensuite identifier les échantillons correspondants aux espèces détectées mais non identifiées *in situ* par lui-même ou par le consensus. Après détermination au laboratoire, un des opérateurs les plus expérimentés a réexaminé les échantillons sur lesquels il n'y avait pas consensus de détermination, et a arbitré pour aboutir à la liste finale de référence.

L'analyse a porté *in fine* sur 970 observations (970 triplets espèce de la liste consensuelle/opérateur/support). Pour aboutir à cette liste, nous avons procédé comme suit :

— pour chaque espèce de la liste consensuelle, et pour chaque opérateur, nous avons noté si l'espèce est présente dans la liste de l'opérateur : si oui c'est qu'elle a été détectée et identifiée correctement. Si non, soit elle a été détectée et mal identifiée (dans ce cas, la liste de l'opérateur contient une autre espèce du même genre, on en conclut qu'il y a eu confusion), soit elle n'a pas été détectée ;

TABLEAU 2. — Modèles linéaires généralisés à effet mixtes expliquant les variables «taux de détection», «taux d'identification au niveau espèce» et «taux d'identification au niveau genre»: variables et équation du modèle. Les lignes grisées correspondent aux variables factorielles, les lignes sur fond blanc correspondent aux variables numériques. Qu'il s'agisse de détection ou d'identification, les variables réponses prennent les valeurs 0 ou 1 dans le jeu de données: elles suivent une loi de distribution binomiale. Le modèle utilise une fonction de lien logit pour les modéliser par combinaison linéaire des variables explicatives. Modéliser le logit des valeurs (0 ou 1) prises par la variable «détection» revient à modéliser le taux de détection de l'espèce. Idem pour les variables «identification».

Forme générale des modèles		Logit(variable réponse) = combinaison linéaire des variables explicatives	
Variables réponses (VR)	Intitulé		Définitions, valeurs prises
	Détection		Pour chaque triplet espèce-opérateur-support, cette variable prend la valeur 1 si l'espèce est détectée, 0 sinon.
	Identification au niveau espèce		Pour chaque triplet espèce-opérateur-support, cette variable prend la valeur 1 si l'espèce a été détectée et correctement identifiée au niveau espèce, 0 sinon.
	Identification au niveau genre		Pour chaque triplet espèce-opérateur-support, cette variable prend la valeur 1 si l'espèce a été détectée et correctement identifiée au niveau genre, 0 sinon.
Variables explicatives (VE)	Types d'effets	Intitulé	Définitions, valeurs prises
	Effets aléatoires	Espèce	Identité de l'espèce observée
		Opérateur	Identité de l'opérateur
		Support	Identité du support sur lequel est réalisée l'observation
	Effets fixes	Recouvrement de l'espèce	Recouvrement de l'espèce sur le support
		Fructification	Oui si l'espèce présente des sporophytes, non sinon
		Familiarité de l'observateur avec l'espèce	0: nulle ou faible 1: moyenne 2: bonne
		Expérience globale de l'opérateur	1: faible 2: moyenne 3: forte
		Période	J1-3: jour 1, fin d'après-midi J2-1: jour 2 matin J2-2: jour 2 début après-midi J2-3: jour 2 fin d'après-midi
		Nature du support	Galette de chablis Gros bois morts au sol Gros bois vivants Petits bois morts au sol Petits bois vivants Sol Souche
		Embranchement	Mousse Hépatique
		Forme biologique	De (dendroïde) Fa (en éventail) Mr (tapis dru) Ms (tapis lisse) Mt (thalloïde) Sc (brins dressés isolés) Tf (gazon) Tp (gazon, protonema) Tuft (touffes de tiges dressées) We (trames de tiges lâches)
		Richesse spécifique du support	Nombre d'espèces présentes sur le support sur lequel l'espèce est observée
		Fréquence de détection de l'espèce sur le support	Uniquement pour les modèles expliquant la variable «taux d'identification»

– dans seulement cinq cas, il n'a pas été possible de statuer sur l'origine de l'erreur lorsqu'une espèce présente dans la liste d'un opérateur n'était pas mentionnée dans le relevé de consensus. Ces cas peuvent correspondre soit à des espèces que l'observateur et le groupe ne sont pas parvenus à retrouver lors du relevé de consensus, soit à des erreurs de détermination pour lesquelles il n'a pas été possible de

retracer la confusion. Faute de pouvoir statuer, ces cinq données ont été supprimées.

Le tableau de données contient une ligne pour chaque triplet «taxon de la liste consensuelle /opérateur/support». Le taxon de la liste consensuelle est en général l'espèce, et à défaut (dans cinq cas seulement) le genre. Pour chaque triplet, les variables réponses que nous avons renseignées

TABLEAU 3. — Apport de l'inventaire complémentaire pour la richesse spécifique par placette.

N = 161 placettes	Moyenne	Écart-type	Minimum	Maximum
En nombre d'espèces	4,9	3,7	1	21
En pourcentage de la richesse totale observée (inventaire dirigé et inventaire complémentaire)	20 %	15 %	4 %	89 %

sont la détection du taxon, l'identification de l'espèce au niveau espèce, l'identification de l'espèce au niveau genre. Ces variables binaires prennent les valeurs 1 ou 0 selon que le taxon est détecté (ou identifié) ou non par l'opérateur. Quant aux variables explicatives, elles concernent l'espèce (identité, forme biologique, état [fructifié ou non], recouvrement), le support (nature, richesse spécifique), l'opérateur (identité, expérience globale en bryologie, familiarité avec l'espèce concernée), la période de la journée.

Pour mettre en relation les variables réponses binaires et variables explicatives, nous avons appliqué un modèle linéaire généralisé à effets mixtes, avec une distribution binomiale et une fonction de lien *logit* (fonction *glmer*, package *lme4* du logiciel R, version 2.15), avec une analyse similaire à celle de Archaux *et al.* (2009) (Tableau 2). Trois variables explicatives ont été déclarées en effets aléatoires – espèce, support et observateur – ce qui permet de déclarer en effets fixes des sous-variables plus précises qui leur sont corrélées, telles que la forme biologique de l'espèce (port dendroïde, en tapis, en coussinets, etc.), son embranchement (mousse ou hépatique), ou encore l'expérience globale de l'observateur ou sa familiarité avec l'espèce considérée. Les autres variables explicatives ont été déclarées en effet fixe. Les résultats ont été analysés non seulement sous l'angle de la significativité statistique des effets (*p*-value $\Pr(>|z|)$ estimée sous R [fonction *glmer* du package *lme4*]) mais aussi de leur magnitude : l'effet d'une variation donnée d'une variable explicative est jugé fort s'il entraîne une variation d'au moins 10 % de la variable à expliquer dans plus de 95 % des cas simulés ; *a contrario*, il est jugé faible s'il entraîne une variation de moins de 10 %.

RÉSULTATS

En juin 2017, les données complètes (inventaire dirigé et inventaire complémentaire) sont disponibles pour 161 placettes réparties sur 12 massifs (Anost, Auberive, Ballons-Comtois, Châtillon-sur-Seine, Cîteaux, Combe-Lavaux, Fontainebleau, Haute-Chaine du Jura, Haut-Tuileau, Parroy, Rambouillet et Verrière). Deux autres massifs (Ventron et Chizé, soit 32 placettes) fournissent les relevés par support de l'inventaire dirigé, mais sans inventaire complémentaire : ils n'ont été utilisés dans les analyses que pour l'estimation des temps passés par support et par placette.

FAISABILITÉ

Le temps de terrain moyen passé par placette est de 2 heures et 8 minutes (hors temps d'accès à la placette et les 30 minutes d'inventaire complémentaire), avec un écart-type des données

de 56 minutes et une erreur-type (précision) de 4,9 minutes sur la moyenne estimée ($N = 119$ placettes de plaine et de moyenne montagne).

Le temps moyen passé par support est de 8 min ($N = 3184$ supports, écart-type des données = 3,6 minutes, erreur-type sur la moyenne = 0,14 minutes). Il est en moyenne de 20 minutes pour les grosses pièces (bois vivants, chandelles, gros bois morts au sol).

Ces temps moyens par placette valent pour la plaine et la moyenne montagne. Les inventaires réalisés depuis en contexte de montagne (Pyrénées, Alpes) ont nécessité plus de temps en raison des difficultés de déplacement au sein des placettes, de communautés bryophytiques plus abondantes et plus riches.

Une partie non négligeable du temps passé sur chaque placette relève de la préparation de l'inventaire : matérialisation des axes pour l'inventaire des petits bois morts au sol, recherche des supports tirés au sort à partir de l'inventaire dendrométrique préalable. Certains supports peuvent en effet avoir été modifiés ou déplacés : bois morts au sol déplacés par les sangliers, ou par des avalanches, chandelles tombées à terre, bois vivants exploités entretemps, etc. Pour cette raison, mieux vaut prévoir des supports surnuméraires dans le tirage au sort.

Certaines configurations singulières ne sont pas prévues par le protocole et peuvent induire des biais de mesure. Par exemple : jusqu'où inventorier une racine traçante ? Quelle taille de couteau utiliser pour évaluer la décomposition du bois mort ?

Enfin, l'estimation des abondances par classes de recouvrement sur des supports assimilables à des cylindres, avec recours à l'abaque jointe au protocole, semble finalement moins pratique qu'une estimation du recouvrement réel absolu, en cm^2 , que l'on peut ensuite traduire en taux réel de recouvrement compte-tenu de la taille du support.

EXHAUSTIVITÉ

Exhaustivité de l'inventaire dirigé

Sur l'ensemble des 12 massifs, 190 espèces ont été recensées, dont 30 espèces recensées uniquement dans les inventaires dirigés et 44 espèces recensées uniquement dans les inventaires complémentaires ; 116 espèces sont communes aux deux inventaires.

Les richesses totales observées par placette varient de 8 à 55, avec une moyenne de 23,5 espèces et un écart-type de 8,4 ($n = 161$ placettes).

L'inventaire dirigé est-il suffisant pour évaluer la richesse totale de la placette ?

En moyenne, l'inventaire complémentaire apporte 4,9 espèces supplémentaires par placette, soit 20 % des espèces observées, avec de fortes variations entre placettes (Tableau 3).

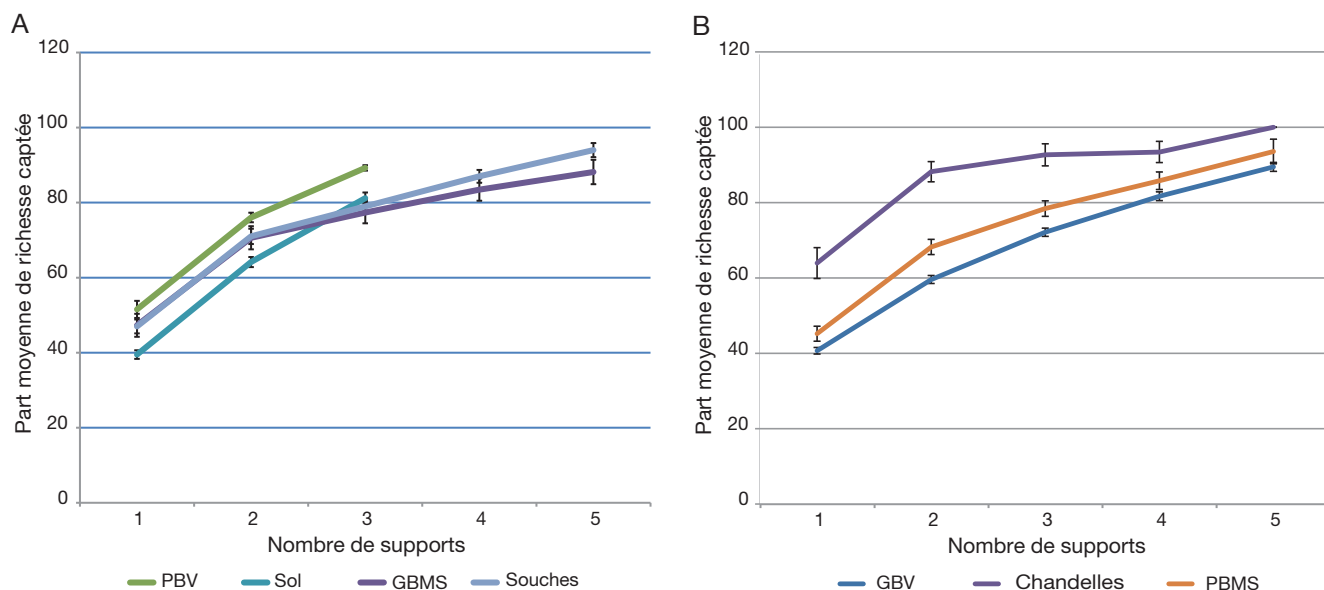


FIG. 3. — Part moyenne d'espèces captées par le protocole d'inventaire dirigé, par placette et par type de support, en fonction du nombre de supports inventoriés et par rapport à la richesse totale observée (compilation de l'inventaire dirigé et de l'inventaire complémentaire). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne. **A**, Relevés sur petits bois vivants (PBV), sol, gros bois morts au sol (GBMS) et souches; **B**, relevés sur gros bois vivants (GBV), chandelles et petits bois morts au sol (PBMS).

TABLEAU 4. — Synthèse des écarts moyens (+/- erreur standard) entre la richesse recensée par l'inventaire systématique et les richesses de référence (observée et théorique), par type de support à l'échelle de la placette.

Types de supports couverts par l'inventaire dirigé		Écart moyen, en nombre d'espèces, avec la richesse totale observée (inventaire dirigé et inventaire complémentaire)		Écart moyen, en nombre d'espèces, avec la richesse théorique de référence (Chao2)	
	Nombre de placettes		% moyen d'espèces captées par rapport à la richesse totale observée		% moyen d'espèces captées par rapport à la richesse théorique de référence (Chao2)
Sol (trois relevés)	142	1,2 (+/- 0,1)	81 % (+/- 2 %)	3,1 (+/- 0,4)	69 % (+/- 2 %)
Gros bois morts au sol (cinq supports)	47	1 (+/- 0,2)	88 % (+/- 3,2 %)	4,7 (+/- 0,7)	66 % (+/- 5 %)
Petits bois morts au sol (cinq supports)	116	0,5 (+/- 0,1)	94 % (+/- 3,3 %)	2,7 (+/- 0,4)	75 % (+/- 2,6 %)
Gros bois vivants (cinq supports)	141	1,5 (+/- 0,2)	89 % (+/- 1,2 %)	7,2 (+/- 0,7)	70 % (+/- 1,7 %)
Petits bois vivants (trois supports)	116	0,8 (+/- 0,1)	90 % (+/- 0,7 %)	3,9 (+/- 0,5)	74 % (+/- 1,7 %)
Souches (cinq supports)	58	0,6 (+/- 0,2)	94 % (+/- 1,9 %)	4,4 (+/- 0,7)	77 % (+/- 2,5 %)
Chandelles (cinq supports)	27	0,04 (+/- 0,04)	100 % (+/- 0 %)	4,2 (+/- 1)	64 % (+/- 9 %)

Autrement dit, l'inventaire dirigé capte en moyenne 80 % des espèces observées.

L'inventaire dirigé est-il suffisant pour évaluer la richesse de la placette par catégorie de support ?

En prenant comme référence la richesse totale observée sur la placette par type de support (espèces issues de l'inventaire dirigé pour un type de support donné et espèces issues de l'inventaire complémentaire observées sur ce même type de support), le protocole d'inventaire dirigé permet de capter en moyenne (+/- erreur standard) : 89 % (+/- 1,2 %) des épiphytes observées sur gros bois vivants (cinq supports par placette), 90 % (+/- 0,7 %) des épiphytes observées sur petits

bois vivants (trois supports par placette), 81 % (+/- 2 %) des terricoles (trois relevés au sol), 94 % (+/- 2 %) des espèces sur souches, 100 % des espèces observées sur chandelles, 88 % (+/- 3 %) des espèces observées sur gros bois morts au sol et 94 % (+/- 3 %) des espèces observées sur petits bois morts au sol (Fig. 3 ; Tableau 4).

En prenant comme référence la richesse théorique (Chao2) de la placette par type de support, le pourcentage moyen d'espèces captées par l'inventaire dirigé est plus faible (la valeur entre parenthèses désigne l'erreur standard autour de la moyenne) : 70 % (+/- 1,7 %) des épiphytes sur gros bois vivants (cinq supports par placette), 74 % (+/- 1,7 %) des

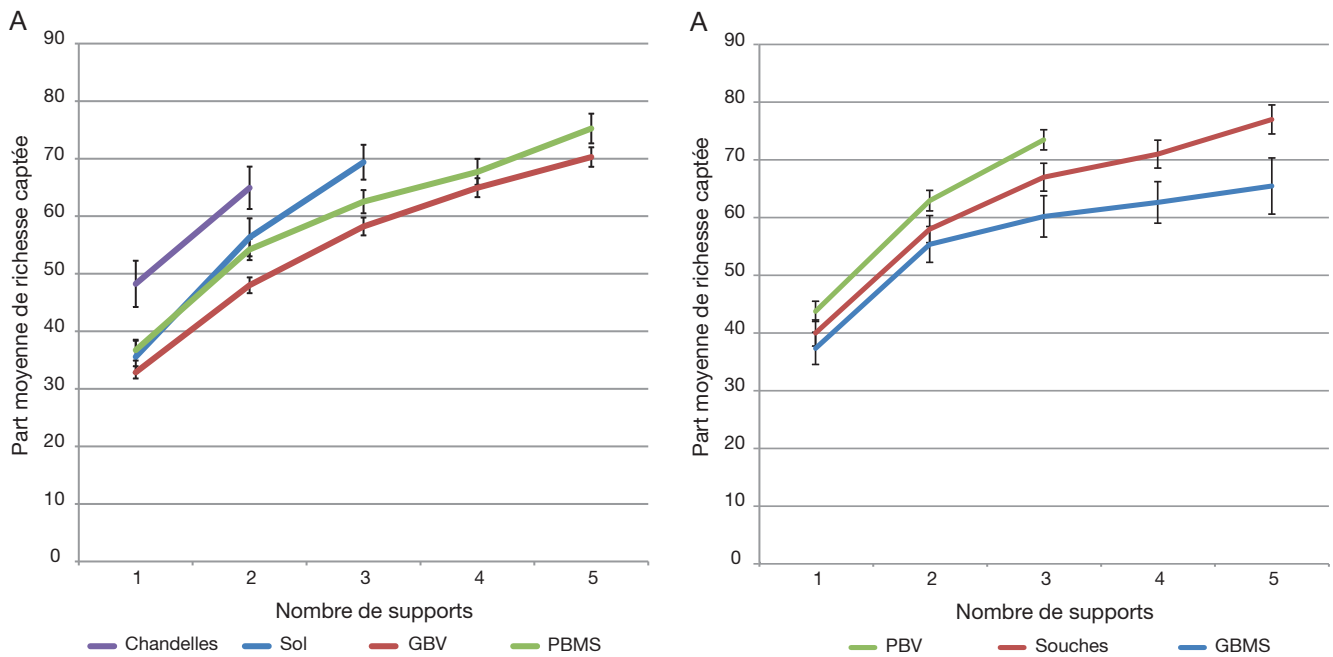


FIG. 4. — Part moyenne d'espèces capturées par le protocole d'inventaire dirigé, par placette et par type de support, en fonction du nombre de supports inventoriés et par rapport à la richesse théorique estimée (Chao2). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne. Pour les chandelles, il y avait trop peu de placettes avec trois, quatre ou cinq supports pour évaluer assez précisément la part moyenne de richesse capturée. **A**, Relevés sur chandelles, sol, gros bois vivants (GBV) et petits bois morts au sol (PBMS); **B**, relevés sur petits bois vivants (PBV), souches et gros bois morts au sol (GBMS).

TABLEAU 5. — Part moyenne des espèces capturées par le protocole total (inventaire dirigé et inventaire complémentaire) par rapport à la richesse théorique estimée (Chao2) par placette et par type de support. L'estimateur de Chao étant une estimation théorique, il peut arriver que le nombre total d'espèces observées lui soit supérieur, d'où des chiffres supérieurs à 100 % dans la colonne « maximum ».

	Nombre de placettes	Moyenne	Intervalle de confiance		
			à 95 %	Minimum	Maximum
Sol	142	92 %	+/- 7 %	27 %	250 %
Gros bois morts au sol	47	81 %	+/- 8 %	40 %	168 %
Petits bois morts au sol	115	88 %	+/- 8 %	33 %	300 %
Gros bois vivants	141	83 %	+/- 6 %	25 %	293 %
Petits bois vivants	116	87 %	+/- 7 %	8 %	138 %
Souches	58	81 %	+/- 6 %	29 %	175 %
Chandelles	27	73 %	+/- 6 %	38 %	93 %

épiphytes sur petits bois vivants (trois supports par placette), 69 % (+/- 2 %) des terricoles (trois relevés au sol), 77 % (+/- 2,5 %) des espèces sur souches, 64 % (+/- 9 %) des espèces sur chandelles, 66 % (+/- 5 %) des espèces sur gros bois morts au sol et 75 % (+/- 2,6 %) des espèces sur petits bois morts au sol (Fig. 4; Tableau 4)

Exhaustivité du protocole complet: le protocole dans son ensemble est-il suffisant pour évaluer la richesse de la placette par catégorie de support?

Nous prenons ici comme richesse de référence la richesse théorique estimée (Chao2) par catégorie de support; notre indicateur est la part moyenne de la richesse spécifique théorique capturée par le protocole complet (la valeur entre parenthèses désigne l'intervalle de confiance à 95 % autour de la valeur moyenne). En moyenne, le protocole total permet de capturer 83 % (+/- 6 %) de la richesse estimée sur gros bois

vivants (cinq supports par placette), 87 % (+/- 7 %) de la richesse estimée sur petits bois vivants (trois supports par placette), 92 % (+/- 7 %) de la richesse estimée des terricoles (trois relevés au sol), 81 % (+/- 6 %) des espèces sur souches, 73 % (+/- 6 %) de la richesse estimée sur chandelles, 81 % (+/- 8 %) de la richesse estimée sur gros bois morts au sol et 88 % (+/- 8 %) de la richesse estimée sur petits bois morts au sol (Tableau 5). Hormis pour les chandelles, les moyennes sont supérieures à 80 %, alors que l'inventaire dirigé seul ne permettait de capturer que 64 à 77 % de la richesse théorique Chao2, selon les supports (Tableau 4).

Les analyses issues des tests des rangs signés de Wilcoxon visent à compléter l'évaluation du niveau d'exhaustivité des inventaires dirigé et complémentaire. Nous avons cherché à évaluer si l'apport de support supplémentaire dans l'inventaire dirigé, d'une part, et l'apport de l'inventaire complémentaire, d'autre part, entraînaient une augmentation statistiquement

TABLEAU 6. — Significativité des écarts de variances de richesses spécifiques par support au travers des tests des rangs signés de Wilcoxon. Abréviations : ~, la formulation du test d'écart de variance entre deux modalités; **Chao2**, richesse spécifique théorique issue de l'estimateur Chao2; **GBMS**, gros bois morts au sol; **GBV**, gros bois vivants; **PBMS**, petits bois morts au sol; **PBV**, petits bois vivants; **N_{Min}**, nombre minimum de placettes utilisées pour le test; **R(inv_{comp})**, richesse moyenne issue de l'inventaire complémentaire pour le type de support donné; **R(N_{dirige}=x)**, richesse moyenne pour le nombre x de supports inventoriés par la partie « inventaire dirigé » du protocole; **Nmax_{dirige}**, nombre maximal de supports disponibles de l'inventaire dirigé, il est variable selon le type de support donné; **R(Nmax_{dirige})**, richesse moyenne issue de l'inventaire dirigé pour le nombre maximal de supports prévu. Les étoiles représentent le niveau de significativité du test avec : ns, non significatif; ., p < 0,1; *, p < 0,05; **, p < 0,01; ***, p < 0,001.

Comparaison par paire des richesses spécifiques moyennes par support	Sol (N _{Min} =36)	PBMS (N _{Min} =50)	GBV (N _{Min} =22)	PBV (N _{Min} =9)	GBMS (N _{Min} =19)	Chandelles (N _{Min} =9)	Souches (N _{Min} =36)
Nmax _{dirige}	5	5	6	6	5	3	5
Apport du support supplémentaire dans l'inventaire dirigé							
R(N _{dirige} =5) ~ R(N _{dirige} =6)	—	—	***	.	—	—	—
R(N _{dirige} =4) ~ R(N _{dirige} =5)	***	***	—	**	***	—	***
R(N _{dirige} =3) ~ R(N _{dirige} =4)	—	—	—	***	—	—	—
R(N _{dirige} =2) ~ R(N _{dirige} =3)	—	—	—	—	—	*	—
R(N _{dirige} =1) ~ R(N _{dirige} =2)	—	—	—	—	—	***	—
Apport de l'inventaire complémentaire							
R(Nmax _{dirige}) ~ R(Nmax _{dirige}) + R(inv _{comp})	*	**	***	ns	*	*	*
R(N _{dirige} =4) ~ R(N _{dirige} =4) + R(inv _{comp})	—	—	—	**	—	—	—
Apport de la cible richesse théorique							
R(Nmax _{dirige}) ~ Chao2	***	***	***	**	***	**	***
R(Nmax _{dirige}) + R(inv _{comp}) ~ Chao2	***	***	***	**	***	**	***

significative de richesse. Pour la plupart des supports, les tests de Wilcoxon sont très significatifs si l'on enlève un support par rapport au nombre prévu dans le protocole (Tableau 6). Seuls les cas des chandelles et petits bois morts au sol se différencient. Pour le cas des chandelles, le passage de deux à trois supports est faiblement significatif (nombre de placettes N = 9). Le passage de un à deux supports devient en revanche très significatif (N = 22). Cette différence s'explique vraisemblablement par la différence de taille de l'échantillon plus que par un effet d'asymptote. Il semble en être de même pour les petits bois vivants, le passage de cinq à six supports (N = 9) n'étant pas significatif alors qu'il l'est fortement pour le passage de quatre à cinq supports (N = 22).

Pour les tests d'hypothèses concernant l'apport de l'inventaire complémentaire, on constate leur significativité pour l'ensemble des types de supports, avec une significativité très forte pour les supports gros bois vivants et petits bois mort au sol. Pour les petits bois vivants, on constate que si la réponse n'est pas significative au seuil p < 0,01 pour le passage de cinq à six supports, c'est à nouveau la taille de l'échantillon (N = 9) qui semble expliquer ce résultat puisqu'en considérant un jeu de données plus large (passage de quatre à cinq supports pour un échantillon N = 22) l'apport de l'inventaire complémentaire est significatif à ce seuil.

Enfin, pour l'ensemble des supports, les richesses théoriques Chao2 sont significativement plus élevées que les richesses estimées par l'inventaire dirigé d'une part mais également que celles issues du protocole complet (inventaire dirigé et inventaire complémentaire).

Ces résultats sont concordants avec les résultats présentés dans les paragraphes précédents.

Effort d'échantillonnage supplémentaire requis

Les Figures 5 à 10 mettent en regard, pour chaque type de support, le nombre moyen de relevés supplémentaires requis pour atteindre respectivement 80, 85, 90, 95 et 100 % de l'estimateur Chao 2 de richesse spécifique, et le gain attendu en nombre d'espèces.

Pour les gros bois vivants (Fig. 5), il faudrait en moyenne inventorier six supports supplémentaires pour atteindre les 90 % de la richesse théorique (notés 90_{Chao2}) et pour un gain de cinq (+5 sp) espèces sur la placette, soit en moyenne une espèce par relevé supplémentaire. Il faudrait en moyenne dix relevés supplémentaires (+6 sp) pour atteindre 95_{Chao2} et 25 supports supplémentaires (+7 sp) pour atteindre 100_{Chao2}.

Pour les petits bois vivants (Fig. 6) comme pour les relevés au sol (Fig. 7), il faudrait en moyenne trois relevés supplémentaires (+2 sp) pour atteindre 90_{Chao2}, quatre relevés supplémentaires (+2 sp) pour atteindre 95_{Chao2}, et dix relevés supplémentaires (+2 sp) pour atteindre 100_{Chao2}.

Pour le compartiment sol (Fig. 7), trois relevés supplémentaires seraient nécessaires pour atteindre 90 % de la richesse théorique, avec un gain attendu de deux espèces.

Pour les chandelles (Fig. 8), trois relevés supplémentaires permettraient de gagner trois espèces et d'atteindre 90 % de la richesse théorique estimée. Il faudrait en moyenne quatre relevés supplémentaires pour atteindre 95_{Chao2} et 11 relevés supplémentaires pour atteindre 100_{Chao2}, pour un gain respectif de trois et quatre espèces.

Pour les gros bois morts au sol (Fig. 9), il faudrait en moyenne quatre relevés supplémentaires pour gagner trois espèces et atteindre 90 % de la richesse théorique estimée. Il faudrait respectivement en moyenne six et 15 relevés supplémentaires pour atteindre 95 % et 100 % de la richesse théorique estimée, pour un gain d'environ quatre espèces dans chaque cas.

Pour les petits bois morts au sol (Fig. 10), respectivement deux et sept relevés supplémentaires seraient nécessaires pour atteindre 90 % et 100 % de la richesse théorique estimée, avec un gain inférieur à deux espèces dans tous les cas.

Pour les souches (Fig. 11), il faudrait en moyenne quatre relevés supplémentaires pour atteindre 90 % de la richesse théorique estimée, avec un gain inférieur à trois espèces.

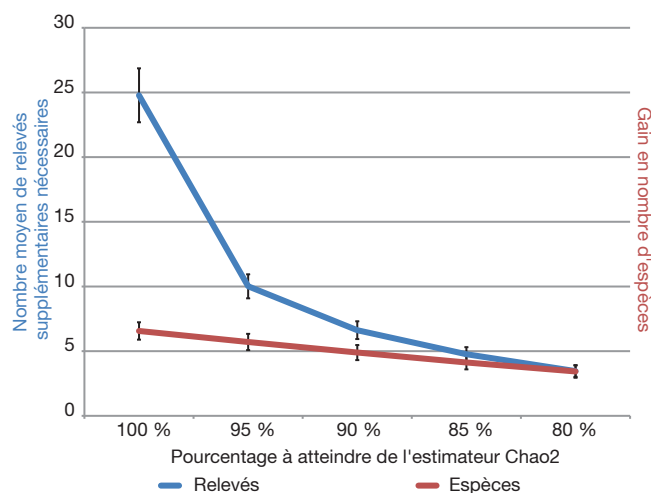


Fig. 5. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 sur gros bois vivants, et gain moyen en nombre d'espèces ($n = 146$ placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne. Ainsi, si l'on voulait atteindre 90 % de la richesse théorique estimée par l'estimateur Chao2, il faudrait faire des relevés sur six gros bois vivants supplémentaires, et ces relevés apporteraient cinq espèces en plus.

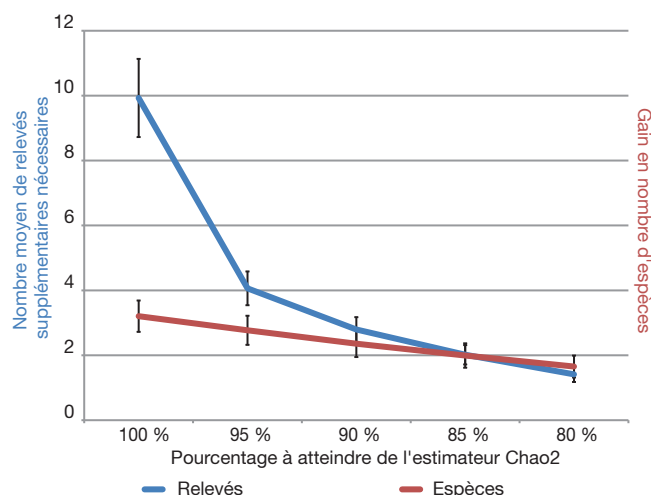


Fig. 6. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 sur petits bois vivants, et gain moyen en nombre d'espèces ($n = 126$ placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne.

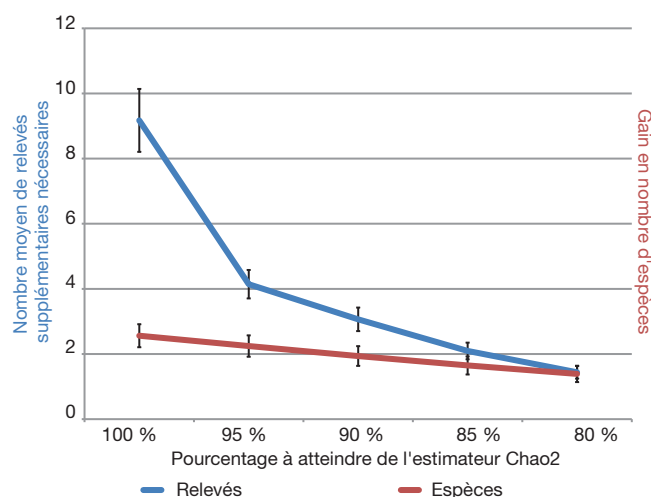


Fig. 7. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 pour les espèces terricoles, et gain moyen en nombre d'espèces ($n = 139$ placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne.

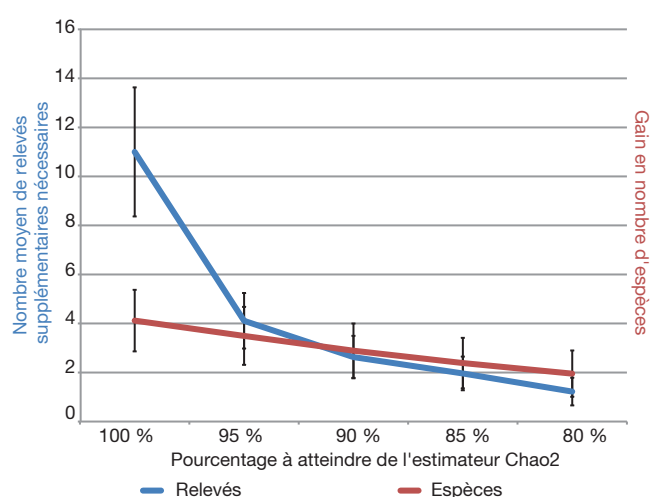


Fig. 8. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 sur les chandelles, et gain moyen en nombre d'espèces ($n = 27$ placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne.

Fréquence des espèces apportées par l'inventaire complémentaire

Dans le jeu total de données, l'occurrence des espèces recensées uniquement dans l'inventaire dirigé varie entre 0,01 et 18,8 %, celle des espèces communes aux deux inventaires varie entre 0,01 et 7,6 %, tandis que celle des espèces captées uniquement par l'inventaire complémentaire est beaucoup plus faible : entre 0,009 et 0,08 % (Tableau 7). On peut dire que les espèces propres à l'inventaire complémentaire sont moins fréquentes que les espèces propres à l'inventaire dirigé ou communes aux deux inventaires (résultats obtenus par régression linéaire simple reliant les fréquences d'occurrence des espèces dans le jeu de données total au facteur Catégorie d'espèces (Tableau 7), effet significatif au seuil de 0,1 seulement (p -value : 0,06658).

REPRODUCTIBILITÉ

Les probabilités de détection par support et par opérateur varient de 0,33 à 1 (avec une moyenne de 0,7).

Une fois que l'espèce est détectée, elle est correctement identifiée aux niveaux genre et espèce dans 98 et 95 % des cas, respectivement. De ce fait, la modélisation du taux d'identification par modèle linéaire généralisé à effets mixtes ne fait ressortir aucun effet des variables explicatives sélectionnées, avec des résultats très bruités (cf. les erreurs-types très fortes dans le Tableau 8).

En revanche, la probabilité de détection d'une espèce dépend (Tableau 8) :

– de la familiarité de l'observateur avec l'espèce (effet positif fort et significatif) : par exemple, partant d'un cas où la pro-

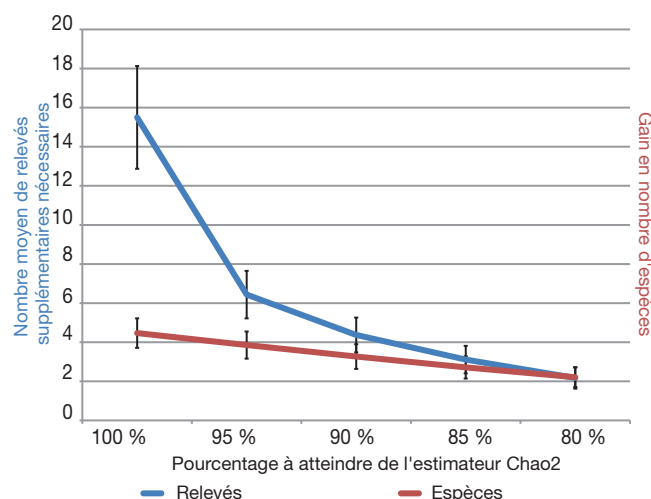


FIG. 9. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 sur gros bois morts au sol, et gain moyen en nombre d'espèces (n = 46 placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne.

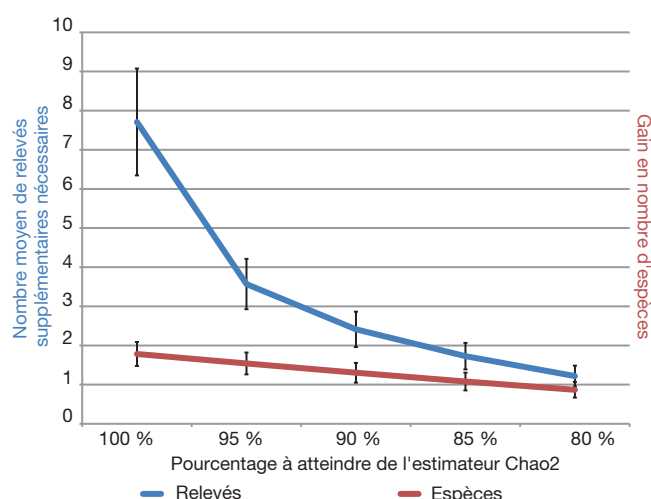


FIG. 10. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 sur petits bois morts au sol, et gain moyen en nombre d'espèces (n = 114 placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne.

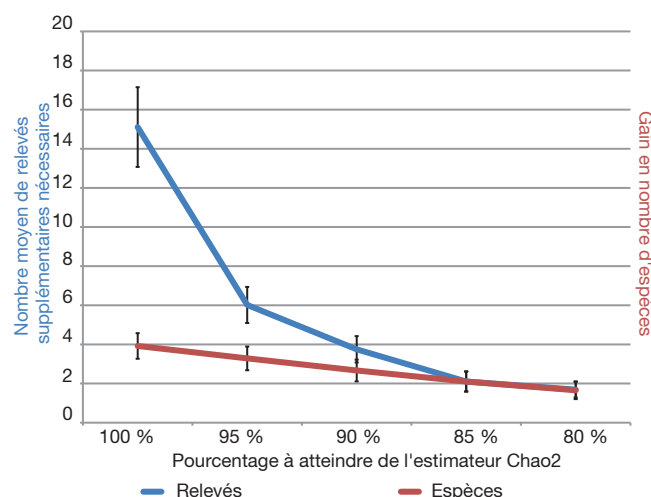


FIG. 11. — Nombre moyen de relevés supplémentaires nécessaires par placette pour atteindre 80 à 100 % de l'estimateur Chao2 sur souches, et gain moyen en nombre d'espèces (n = 64 placettes). Les barres d'erreurs représentent l'erreur standard autour de la moyenne.

babilité de détection d'une espèce est de 0,58, le passage du niveau de familiarité 0 au niveau de familiarité 1, toutes choses restant égales par ailleurs, augmente le taux de détection de plus de 20 % du recouvrement de l'espèce (effet positif fort et significatif) ; le passage d'un recouvrement de 25 cm² ou plus à un recouvrement de 20 cm² diminue la probabilité de détection de 28 % et le passage d'un recouvrement de 20 cm² à un recouvrement de 15 cm² diminue encore la probabilité de détection de 50 % ;

– de l'effet aléatoire opérateur : le calcul reste à affiner car le modèle linéaire généralisé à effets mixtes ne donne pas d'indication pour la précision de l'estimateur des effets aléatoires ;

– du type de support : effet négatif fort des types « galette de chablis » et « gros bois mort au sol », qui font diminuer la probabilité de détection des espèces de plus de 10 % ;

– de la période de relevé dans la journée (avec un taux de détection meilleur le matin du deuxième jour, pouvant traduire un effet « fatigue » de l'opérateur aux autres périodes, mais aussi un effet apprentissage, car une première série de relevés consensuels avait été réalisée la veille en fin de journée).

L'expérience globale de l'observateur a un effet non significatif et de magnitude non tranchée (82 % de chances d'être dans l'intervalle de négligeabilité : ce n'est pas « à coup sûr », c'est-à-dire dans plus de 95 % des cas, un effet négligeable, car il peut être fort dans 18 % des cas). Il est difficile de conclure quant à l'effet des formes biologiques des espèces sur la détectabilité, l'effet étant très bruité (erreurs types importantes) et non significatif. La richesse spécifique du support quant à elle n'a pas d'effet sur le taux de détection des espèces (effet non significatif et faible dans respectivement 99 %, 80 % et 66 % des cas lorsqu'on passe d'une richesse de 5 espèces à une richesse de respectivement 3, 10 et 14 espèces). Il est possible que, la richesse variant fortement d'un type de support à l'autre, l'effet richesse soit masqué dans le modèle par l'effet support.

DISCUSSION

EXHAUSTIVITÉ

Les inventaires de biodiversité ne sont jamais exhaustifs et il est rare d'atteindre l'asymptote des courbes d'accumulation (Gaston 1996 : 95) en fonction de la surface échantillonnée ou, dans notre cas, du nombre de supports inventoriés.

La combinaison, dans notre protocole, d'un inventaire dirigé et d'un inventaire complémentaire permet de capter, par type de support, plus de 80 % de la richesse théorique estimée par Chao2, excepté pour les chandelles (73 %) (Tableau 5). Dans le cas des chandelles, la référence théorique inciterait à porter de cinq à huit le nombre de chandelles à inventorier, avec un gain attendu d'une espèce par chandelle supplémentaire. Toutefois, l'expérience prouve qu'il est rare de trouver cinq chandelles

TABLEAU 7. — Fréquence d'occurrence des espèces recensées uniquement dans l'inventaire dirigé, uniquement dans l'inventaire complémentaire, ou communes aux deux inventaires, par rapport au nombre total d'occurrences dans le jeu de données.

Catégorie d'espèces	Nombre d'espèces	Fréquence moyenne d'occurrence de ces espèces dans le jeu de données	Écart-type	Minimum	Maximum
Espèces recensées uniquement dans l'inventaire dirigé	35	0,65 %	3,2 %	0,01 %	18,8 %
Espèces recensées uniquement dans l'inventaire complémentaire	46	0,01 %	0,02 %	0,009 %	0,08 %
Espèces communes aux deux inventaires	118	0,65 %	1,17 %	0,01 %	7,6 %

sur la placette : seules 32 placettes sur les 161 de notre jeu de données contenaient des chandelles de plus de 30 cm de diamètre, et trois placettes seulement en contenaient cinq. Il semblerait donc que dans ce cas, au vu de la disponibilité réelle du support à l'échelle de la placette, la richesse théorique soit surestimée. Sur la base des modélisations statistiques, le protocole pourrait être modifié en portant à huit le nombre de chandelles à inventorier, mais la réalité de la disponibilité des supports fait que dans la quasi-totalité des situations, cela ne pourra pas se traduire par une augmentation effective des supports inventoriés.

Le nombre de relevés prévu par type de support, dans notre inventaire dirigé, apparaît donc suffisant dans la mesure où il permet de capter près de 90 % de la richesse observée (81 % pour les terricoles, Tableau 4) et dans la mesure où l'inventaire complémentaire comble les 10 % restants en un temps relativement raisonnable (30 min). Par rapport à la richesse théorique (Chao2), le nombre de supports inventoriés dans l'inventaire dirigé ne permet de capter que 65 à 75 % des espèces selon les types de support. Mais avec l'apport de l'inventaire complémentaire, les pourcentages atteignent plus de 80 % de la richesse théorique en espèces sur souches, gros bois vivants, bois morts au sol et plus de 90 % de la richesse théorique en espèces terricoles (Tableau 5). Si la différence de richesse apparaît significative entre celle observée via notre protocole et la richesse théorique (Tableau 6), l'effort supplémentaire requis pour augmenter ces pourcentages apparaît fort pour un gain en espèces limité. Ce gain, selon notre méthode d'estimation, serait en général inférieur à une espèce en moyenne par support supplémentaire, cas des chandelles excepté (Figs 5-10). En outre, si l'augmentation du nombre de supports inventoriés peut augmenter la détection d'espèces à faible occurrence, elle ne rend pas plus détectables les espèces de Bryophytes peu recouvrantes, donc difficiles à détecter. Par conséquent, on peut considérer que le protocole complet (inventaire dirigé et inventaire complémentaire de 30 min) aboutit à un bon compromis entre temps passé et efficacité (avec plus de 80 % de la richesse théorique interceptée).

On peut se questionner sur l'intérêt d'inventorier cinq petits bois morts au sol : cet inventaire nécessite de délimiter trois transects et n'apporte des espèces par rapport aux autres supports de la placette que dans 38 % des placettes : le plus souvent une seule espèce (24 % des placettes), deux espèces dans 9 % des placettes, trois espèces dans 3 % des placettes et

quatre espèces dans 1 % des placettes. En moyenne, lorsque l'inventaire des petits bois morts au sol apporte des espèces supplémentaires, celles-ci représentent 8 % (+/- 0,5 % erreur-standard) de la richesse inventoriée par le protocole dirigé. Il s'agit le plus souvent d'Orthotrichaceae (*Zygodon* Hook. & Taylor., 1818, *Orthotrichum* Hedw., 1801, *Ulota* D. Mohr, 1806), mais aussi d'Hépatiques corticoles (*Frullania* Raddi, 1818, *Metzgeria* Raddi, 1818, *Radula* Dumort.) ou saproli-gnicoles (*Lophocolea* (Dumort.) Dumort., 1835, *Lepidozia* (Dumort.) Dumort., 1835, *Nowellia* Mitt., 1870, *Blepharostoma* (Dumort.) Dumort., 1835, *Scapania* (Dumort.) Dumort., 1835), ou encore des Bryophytes indifféremment terricoles ou corticoles.

Le domaine de validité de nos résultats se limite aux strates inventoriées, c'est-à-dire essentiellement au sous-bois à une hauteur inférieure ou égale à 2 m (occasionnellement, des espèces aéro-corticoles sur des branches fraîchement tombées peuvent être inventoriées dans les PBMS interceptés par l'inventaire dirigé ou dans des houppiers examinés dans l'inventaire complémentaire). Or la forêt est un écosystème en trois dimensions, dans lequel la stratification végétale en hauteur permet une diversification d'habitats, et potentiellement d'espèces. En particulier, les résultats pour les espèces aéro-corticoles ne sont pas représentatifs de la totalité des strates du peuplement, puisque les espèces n'ont pas été inventoriées au-dessus de 2 mètres de hauteur. Or les parties hautes du tronc et les houppiers sont susceptibles d'accueillir des communautés qui leur sont propres, des Orthotrichaceae par exemple. Le protocole limité à 2 m en hauteur sous-estime donc vraisemblablement la richesse spécifique du peuplement. À titre d'illustration, Boch *et al.* (2013) et Kaufmann *et al.* (2019) ont montré dans plusieurs types de peuplement (hêtraie, pessière, pineraie) que, en moyenne, la richesse spécifique des Bryophytes à l'échelle de l'arbre est sous-estimée de 10 à 20 % lorsque l'inventaire est limité aux deux premiers mètres de la base du tronc et occulte le haut du tronc et le houppier.

Il est possible que les proportions d'espèces détectées pour un type de support donné soient sous-évaluées mais aussi sur-évaluées. Elles sont plutôt sous-évaluées dans la mesure où, lorsque le type de support n'était pas renseigné avec précision dans l'inventaire complémentaire, certaines espèces susceptibles de coloniser un support de ce type seraient comptabilisées dans l'inventaire complémentaire mais pas pour ce type de support. Mais elles sont aussi potentiellement sur-évaluées

TABLEAU 8. — Modèles linéaires généralisés à effet mixtes reliant les variables «taux de détection», «taux d'identification au niveau espèce» et «taux d'identification au niveau genre» aux variables explicatives sélectionnées (dont trois aléatoires). Les données sont modélisées selon une distribution binomiale, avec fonction de lien logit. Dans les modèles «taux d'identification», la variable «fréquence de détection» a été ajoutée au modèle. Le modèle ne fournit pas d'estimateur de la précision des coefficients pour les effets aléatoires. Les valeurs données correspondent aux coefficients associés aux variations (en détection, identification espèce, identification genre), induites par les variables explicatives selon les estimations du modèle statistique. Les chiffres donnés pour les effets aléatoires sont les écarts-types, ceux donnés pour les effets fixes sont les paramètres moyens estimés et leurs erreurs-types. Les modèles concernant l'identification au niveau espèce et l'identification au niveau genre ont été calés sur le sous-jeu de données contenant uniquement les espèces détectées par couple support-observateur (n.obs = 689). Abréviations: *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$; ***, $P < 0,001$; **J1_3**, jour 1 en fin d'après-midi; **J2_1**, jour 2 le matin; **J2_2**, jour 2 en début après-midi; **J2_3**, jour 2 en fin d'après-midi; **n.obs**, nombre d'observations. Valeurs correspondant à l'intercept: **fructification**, non; **embranchement**, Hépatique; **forme biologique**, coussinet; **nature du support**, bois mort debout; **période**, jour 1 le matin (J1_1).

Variables explicatives		Variables réponses		
		Détection n.obs = 965	Identification au niveau espèce n.obs = 689	Identification au niveau genre n.obs = 689
Effets aléatoires	espèce	0,95 +/-	1,1	1,37
	opérateur	0,62 +/-	0,69	< 0,001
	support	0	0	0
Effets fixes	Intercept	- 2,63 +/- 1,38	4,1 +/- 3,89	34,3 +/- 8524
	Recouvrement de l'espèce	0,13 +/- 0,01 ***	0,067 +/- 0,058	0,01 +/- 0,11
	Fructification: oui	0,13 +/- 0,3	- 0,31 +/- 0,71	- 1,45 +/- 1,41
	Familiarité opérateur-espèce	0,94 +/- 0,23 ***	0,29 +/- 0,47	0,43 +/- 0,79
	Expérience globale de l'opérateur	- 0,09 +/- 0,33	0,1 +/- 0,46	0,31 +/- 0,58
	Période			
	J1_3	0,24 +/- 0,38	- 0,2 +/- 1,21	- 2,77 +/- 4,17
	J2_1	1,02 +/- 0,46 *	- 2,68 +/- 1,68	- 2,43 +/- 2,61
	J2_2	0,17 +/- 0,44	- 0,87 +/- 1,52	0,61 +/- 2,4
	J2_3	0,28 +/- 0,35	1,14 +/- 1,2	- 1,07 +/- 3,58
	Nature du support			
	Galette de chablis	- 1,62 +/- 0,58 **	1,47 +/- 1,78	1,32 +/- 2,95
	Gros bois morts au sol	- 1,12 +/- 0,56 *	- 0,95 +/- 1,35	- 0,076 +/- 2,15
	Gros bois vivants	0,03 +/- 0,55	0,71 +/- 1,62	4,834 +/- 4,51
	Petits bois morts au sol	0,13 +/- 0,66	- 2,01 +/- 2,2	17,21 +/- 12420
	Petits bois vivants	0,09 +/- 0,48	0,81 +/- 1,7	18,75 +/- 3948
	Sol	0,34 +/- 0,66	- 1,3 +/- 2,22	0,16 +/- 5,38
	Souche	0,4 +/- 0,68	15,1 +/- 5025	17,17 +/- 7183
	Embranchement			
	Mousse	0,97 +/- 0,73	2,4 +/- 2,48	- 13,36 +/- 7371
	Forme biologique			
	De (dendroïde)	- 0,62 +/- 1,12	- 0,41 +/- 2,07	1,95 +/- 13020
	Fa (en éventail)	- 0,19 +/- 0,84	- 1,93 +/- 1,69	- 18,49 +/- 4283
	Mr (tapis dru)	0,19 +/- 0,69	- 1,84 +/- 1,65	- 17,22 +/- 4283
	Ms (tapis lisse)	0,22 +/- 0,78	17,8 +/- 1670	1,09 +/- 5408
	Mt (thalloïde)	0,58 +/- 1,33	18,64 +/- 3398	- 14,08 +/- 9963
	Sc (brins dressés isolés)	0,37 +/- 1,83	19,88 +/- 43890	- 9,32 +/- 131400
	Tf (gazon)	0,92 +/- 0,63	- 0,5 +/- 1,62	- 13,86 +/- 4283
	Tp (gazon, protonema)	- 0,16 +/- 1,7	17,85 +/- 41410	3,34 +/- 50490
	Tuft (touffes de tiges dressées)	1,97 +/- 1,54	16,7 +/- 6817	- 16,05 +/- 11100
	We (trames de tiges lâches)	- 0,77 +/- 0,92	- 0,71 +/- 2,56	- 0,99 +/- 12810
	Richesse spécifique du support	- 0,04 +/- 0,06	- 0,21 +/- 0,18	- 0,16 +/- 0,35
	Fréquence de détection de l'espèce sur le support	-	- 1,88 +/- 1,43	- 0,3 +/- 2,79

car, malgré l'inventaire complémentaire, le recensement des espèces sur une placette n'est jamais exhaustif.

Il serait intéressant de comparer l'apport de l'inventaire complémentaire en plaine et en montagne, mais ceci n'a pu être fait sur le jeu de données actuel, qui compte un seul massif de moyenne montagne (13 placettes) ayant des données d'inventaire complémentaire (contre 11 massifs, 148 placettes en plaine). La poursuite de la mise en œuvre de ce protocole en zone de montagne par les bryologues ONF devrait à terme permettre de creuser cette question.

REPRODUCTIBILITÉ

L'analyse de l'effet observateur montre que la qualité du relevé dépend avant tout du taux de détection des espèces, qui varie de 0,33 à 1 (avec une moyenne de 0,7) selon le support et l'opérateur. Une fois que l'espèce est détectée en revanche, elle est correctement identifiée aux niveaux genre et espèce dans 98 et 95 % des cas, respectivement. Il y a très peu de «faux-positifs» (espèces notées par un opérateur sans qu'on puisse les rattacher, avec ou sans erreur d'identification, à une espèce du relevé consensuel): cinq cas sur 970.

La moyenne des taux de détection par différents opérateurs, qui influence le plus le relevé, est un peu inférieure à celle estimée pour la flore vasculaire – autour de 80 % dans Archaux *et al.* (2009). Elle est proche de celle reportée dans deux études d'effet opérateur incluant les mousses (Archaux *et al.* 2009 ; Scott & Hallam 2003). Néanmoins, ces deux études concernaient des relevés de placettes surfaciques plutôt que de supports, ce qui suggère que le fait de focaliser l'attention sur des supports plutôt que sur un relevé plus large n'augmenterait pas nécessairement la proportion d'espèces détectées. Toutefois, aucune étude n'a été menée à notre connaissance pour comparer le taux de détection moyen et sa variabilité entre opérateurs selon la nature du relevé, surfacique ou par support.

La probabilité de détection d'une espèce dépend fortement de la familiarité de l'opérateur avec l'espèce, qui dans notre étude était codée 0 (nulle ou faible), 1 (moyenne) ou 2 (bonne). La probabilité de détection augmente de plus de 20 % quand la familiarité de l'opérateur avec l'espèce passe de 0 à 1 ; l'effet est en revanche négligeable quand la familiarité passe de 1 à 2. De même, la probabilité de détection augmente de plus de 20 % quand le recouvrement de l'espèce augmente de 5 cm². D'une part, cela nous indique que les relevés sont plus fiables quand les observateurs sont déjà familiers avec les espèces rencontrées. Ce dernier point permet de mieux comprendre et contrôler ce qu'on appelle l'effet observateur, voire de le réduire suite à des qualifications/formations des observateurs. D'autre part, si on restreignait les relevés aux espèces les plus abondantes, ceux-ci, bien que moins informatifs, se trouveraient être d'avantage reproductibles.

CONCLUSIONS

Le protocole testé offre un bon compromis entre faisabilité, répétabilité et exhaustivité pour évaluer la diversité bryologique des peuplements forestiers de France métropolitaine dans la strate 0-2 m. En effet, plus de 80 % de la richesse spécifique théorique est interceptée par le protocole, et l'effet opérateur, qui joue surtout sur le taux de détection des espèces, peut être soit pris en compte dans les modélisations paramétriques, soit réduit par formation/entraînement. Au vu de ses objectifs initiaux et de son mode de mise en œuvre (possibilité de monitoring, équipe d'opérateurs de niveau d'expertise sensiblement différent) nous avons choisi de privilégier la fiabilité sur le niveau d'exhaustivité. Pour des raisons de moyens humains et financiers, nous n'avons pas recherché des méthodes qui permettent de lister aussi complètement que possible l'ensemble des espèces d'une placette, car le dimensionnement actuel du protocole est déjà consommateur en moyens humains.

Nous avons plutôt cherché à standardiser le protocole, dans une optique de meilleure comparabilité entre placettes, dans l'espace ou dans le temps. Implicitement, nous étions donc davantage intéressés par la fiabilité, la reproductibilité des relevés. Les résultats obtenus sont très satisfaisants pour l'identification des espèces, mais moins pour leur détection. Ils nous permettent néanmoins de mieux comprendre quelle partie de la biodiversité a été bien mesurée et les mécanismes

sous-jacents à l'effet opérateur : en particulier, la familiarité de l'opérateur avec l'espèce ainsi que l'abondance locale de l'espèce augmentent fortement le taux de détection de l'espèce.

Les premières données acquises avec ce protocole dans le cadre du projet « Gestion forestière, Naturalité, Biodiversité », nous ont d'ores et déjà permis d'évaluer l'effet de l'arrêt de l'exploitation forestière sur la richesse (Archaux & Paillet 2017 ; Gosselin *et al.* 2017b), l'abondance et la composition des cortèges bryologiques, mais aussi d'affiner nos connaissances sur la relation entre la bryo-diversité et la nature, la densité et les caractéristiques des supports inventoriés.

Ce protocole, bien qu'établi dans le cadre du programme GNB pour répondre à ses attentes spécifiques, est actuellement mis en œuvre par l'ONF dans le cadre de l'inventaire courant des réserves biologiques forestières. Dans cet usage en particulier, au travers de cette étude, nous avons pu évaluer le protocole dans sa reproductibilité et sa capacité à intercepter la biodiversité courante. La reproductibilité du protocole est une condition nécessaire pour pouvoir assurer sans biais des suivis temporels, ou comparer des situations contrastées dans l'espace. Nous envisageons à présent de tester le protocole du point de vue de la détection des espèces patrimoniales : il est possible qu'elles soient moins bien détectées du fait du manque de familiarité des observateurs avec ces espèces et de leur recouvrement potentiellement plus faible. L'évaluation de la détection des espèces patrimoniales constitue donc également un enjeu majeur dans le cadre d'une politique de recueil de données de biodiversité exceptionnelle.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce aux financements :

- du Ministère en charge de l'Écologie (Convention Cemagref-DEB (MEEDDAT) et Programme « Biodiversité, Gestion Forestière et Politiques Publiques » (BGF) ;
- de l'Office national des Forêts, Convention ONF-Cemagref, 2008.

Les auteurs remercient R. Courtecuisse et S. Leblond pour leur relecture attentive de l'article et leurs corrections pertinentes, ainsi que Sarah Figuet pour son travail clairvoyant de relecture et de mise en page.

RÉFÉRENCES

- ARCHAUX F. & PAILLET Y. 2017. — Biodiversité et naturalité anthropique. *Rendez-vous techniques* 56: 40-43.
- ARCHAUX F., CAMARET S., DUPOUEY J. L., ULRICH E., CORCKET E., BOURJOT L., BRÊTHES A., CHEVALIER R., DOBREMEZ J. F., DUMAS Y., DUMÉ G., FORÊT M., FORGEARD F., LEBRET GALLET M., PICARD J. F., RICHARD F., SAVOIE J. M., SEYTRE L. & TIMBAL 2009. — Can we reliably estimate species richness with large plots? An assessment through calibration training. *Plant Ecology* 203: 303-315. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9551-6>
- BOCH S., MÜLLER J., PRATI D., BLASER S. & FISCHER M. 2013. — Up in the tree – The overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns. *PlosOne* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084913>

- BRUCIAMACCHIE M. 2005. — *Protocole de suivi d'espaces naturels protégés*. Rapport ENGREF/MEDD, Engref Nancy, 40 p.
- CHAO A. 1987. — Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791. <https://doi.org/10.2307/2531532>
- CHAO A. 2005. — Species estimation and applications, in BALAKRISHNAN N., READ C. B. & VIDAKOVIC B. (éds), *Encyclopedia of Statistical Sciences* [2nd éd.] Vol. 12. John Wiley & Sons, New York: 7907-7916. <https://doi.org/10.1002/0471667196.ess5051>
- CHAO A., COLWELL R. K., LIN C. W. & GOTELLI N. J. 2009. — Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology* 90: 1125-1133. <https://doi.org/10.1890/07-2147.1>
- GASTON K. J. (éd.) 1996. — *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, Oxford, 396 p.
- GOSSELIN F., PAILLET Y., GOSSELIN M., DURRIEU S., LARRIEU L., MARELL A., BOULANGER V., DEBAIVE N., ARCHAUX F., BOUGET C., GILG O., ROCQUENCOURT A., DRAPIER N. & DAUFFY-RICHARD E. 2017a. — Gestion, naturalité et biodiversité: présentation générale du projet de recherche et de son approche. *Rendez-vous techniques* 56: 20-32.
- GOSSELIN M., BOUGET C., ARCHAUX F., PAILLET Y., BOULANGER V., DEBAIVE N. & GOSSELIN F. 2017b. — Projet GNB: synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité. *Rendez-vous techniques* 56: 56-64.
- HILL M. O., PRESTON C. D., BOSANQUET S. D. S. & ROY D. B. 2007. — *Bryotatt: Attributes of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts, With Information on Native Status, Size, Life Form, Life History, Geography and Habitat*. Centre for Ecology and Hydrology, Cambridgeshire, 88 p.
- KAUFMANN S., WEINRICH T., HAUCK M. & LEUSCHNER C. 2019. — Vertical variation in epiphytic cryptogam species richness and composition in a primeval *Fagus sylvatica* forest. *Journal of Vegetation Science* 30 (5): 881-892. <https://doi.org/10.1111/jvs.12775>
- PAILLET Y., GOSSELIN M. & GOSSELIN F. 2017. — Quelles variables pour analyser la réponse de la biodiversité à la mise en réserve intégrale? Une approche par naturalité(s). *Rendez-vous techniques* 56: 33-39.
- SCHMIDT M., KRIEBITZSCH W. U. & EWALD J. (éds) 2013. — *Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands*. Bundesamt für Naturschutz, Bonn, 111 p.
- SCOTT W. A. & HALLAM C. J. 2003. — Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecology* 165: 101-115. <https://doi.org/10.1023/A:1021441331839>

*Soumis le 16 juillet 2020;
accepté le 18 janvier 2021;
publié le 25 août 2021.*

ANNEXES

ANNEXE 1. — Protocole de relevés de Bryophytes.



PROTOCOLE BRYOPHYTES

Projet Gestion, Naturalité, Biodiversité

Résumé

But : Ce protocole est destiné à inventorier les bryophytes, un des 7 groupes taxonomiques étudiés dans le cadre du projet Gestion, Naturalité, Biodiversité (GNB ; <https://gnb.inrae.fr/>), dont le but est de quantifier la réponse de la biodiversité à l'exploitation forestière en comparant des parcelles exploitées et des parcelles non exploitées.

4 types de bryophytes sont étudiés :

- Bryophytes terricoles présentes sur la terre nue
- Bryophytes humicoles présentes sur les humus
- Bryophytes épiphytiques présentes sur les arbres morts
- Bryophytes corticoles présentes sur les écorces des arbres

Supports : Les bryophytes sont inventoriées sur les arbres vivants et le bois mort debout ou au sol quelle que soit l'essence forestière. Ces supports sont préalablement tirés au sort à partir de l'inventaire dendrométrique. Les espèces terricoles et humicoles, quant à elles, sont relevées sur 3 cercles de 2 mètres de rayon ainsi que sur une assiette de chablis. Enfin, sur l'ensemble de la placette, un inventaire complémentaire de 30 minutes est réalisé, notamment sur des zones intéressantes telles que rochers, houppiers tombés au sol ou essences forestières peu communes (supports qui auraient pu passer entre les mailles du tirage au sort).

Période

Les relevés sont à réaliser de préférence de mi-avril à mi-juin et de septembre à octobre, au moment de la saison de reproduction qui est variable selon les espèces, afin d'observer les capsules souvent essentielles pour passer du genre à l'espèce.

Principe du travail

Le protocole s'appuie sur les placettes GNB de 20 m de rayon définies dans le cadre du protocole "*Medd : protocole de suivi des espaces naturels protégés*" (Bruciamacchie, 2005)¹. Deux principaux types de relevés sont effectués sur chaque placette :

- Relevés de la diversité spécifique sur des supports de différentes natures

➢ 5 relevés sur du gros bois vivant ➢ 3 relevés sur des petits bois vivants ➢ 5 relevés sur du gros bois mort au sol ➢ 5 relevés sur des souches ➢ 5 relevés sur des chandelles	}	Préalablement tirés au sort à partir de l'inventaire dendrométrique*
➢ 3 relevés au sol ➢ 5 relevés sur des petits bois morts	}	Sur les transects 0 gr, 133 gr et 267 gr
➢ 1 relevé sur une assiette de chablis	}	La plus proche du centre de la placette

*NB : Le tirage au sort est surnuméraire afin de parer aux imprévus (arbre tombé, billon de bois mort déplacé, etc...).

- Inventaire complémentaire chronométré de 30 min sur l'ensemble de la placette

¹ Bruciamacchie M., 2005. *Protocole de suivi d'espaces naturels protégés*. ENGREF - MEDD, Nancy, 40 p.

ANNEXE 1. — Suite.



Il est conseillé de travailler en binôme. L'un prend les notes et met les échantillons sous enveloppe pour les analyses en laboratoire tandis que l'autre prospecte : cela permet à l'observateur de garder l'œil en continu sur le support à inventorier.

Saisie des données :

L'opérateur dispose de 2 fiches :

- La fiche "dendro" est une copie du relevé dendrométrique. Elle permet de localiser sur le terrain les supports, tirés au sort, à inventorier. Elle indique les caractéristiques de ces supports de la manière suivante :

Massif	Code du massif étudié (ex : Ventron => VEN)
Numpla GNB	Code identifiant la placette GNB
Essence	Code essence
Type objet	Nature et numéro de la pièce étudiée (ex : bois vivant => BV, arbre mort debout => BMD, bois mort au sol => BMS)
Type BM	Précision par rapport au type de bois mort (ex : arbre avec houppier => A, chandelle => V, souche => S) et pour le type de bois vivant (ex : billon relié à un arbre presque entier ou à une galette => C, rémanent issu de l'exploitation => E)
Azimut	Valeur numérique de l'azimut de l'arbre depuis le centre de la placette exprimé en grades entre 0 et 400
Distance	Distance en mètres entre l'objet et le centre de la placette
Diam1	Valeur numérique donnée en cm. Elle correspond à la première mesure du diamètre de l'objet
Diam2	Valeur numérique donnée en cm. Elle correspond à la seconde mesure du diamètre de l'objet
Diam med	Valeur numérique donnée en cm. Elle correspond au diamètre médian pour les BMS de grande taille
Longueur	Valeur numérique donnée en m. Elle correspond à la longueur de la pièce pour BMS ou à la hauteur de la pièce pour BV

- La fiche "saisie bryo" (**Annexe 2**) est utilisée pour établir la liste des espèces présentes sur chacun des supports ainsi que leur abondance.
Lorsque les supports présentent des compartiments distincts, ils font l'objet de plusieurs relevés (un par compartiment) : la notion de support désigne la pièce étudiée (bois mort debout, souche, bois vivant...etc.) alors que la notion de compartiment correspond à une subdivision du support (tronc/branche pour les arbres debout, flanc/ section pour les souches). La légende des colonnes est la suivante :

Équipe	Nom des personnes réalisant les relevés
Date du relevé	Date de réalisation du relevé
Heure début	Heure de début du relevé
Heure fin	Heure de fin du relevé
Code massif	Code identique au code "massif" de la fiche "dendro"
Parcelle	Désignation du numéro de la parcelle forestière
Code placette	Code identique au code "numpla GNB" de la fiche "dendro"
Durée	Durée totale de l'inventaire
Sol/arbre	Inscrire "S" pour les relevés effectués au sol et "A" pour ceux effectués sur les arbres
Type objet (support)	Reporter le code "type objet" de la fiche "dendro" pour ce qui est issu du tirage au sort. Sinon indiquer - P1, P2, P3,... pour les 5 petits bois morts au sol - AC pour l'assiette de chablis - S1, S2, S3,... pour les 3 relevés au sol
Compartiment T/B	Inscrire "T" pour les bryophytes observées sur le tronc et "B" pour celles observées sur une branche
Type BM	Ne concerne que les bois morts debout et les bois morts au sol Reporter le code de la colonne "Type BM" de la fiche "dendro" Pour BMD (ex : arbre avec houppier => A, chandelle => V, souche => S) Pour BMS (ex : billon relié à un arbre presque entier et à la galette => C, rémanent issu de

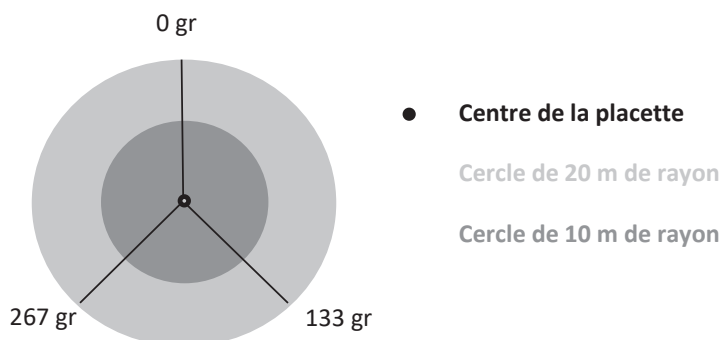
ANNEXE 1. — Suite.



	l'exploitation => E)
BM F/S	Pour le bois mort de type souche, inscrire "S" pour les relevés effectués sur la section et "F" pour ceux effectués sur les flancs
N° transect	Inscrire le numéro de l'azimut du transect (0, 133 ou 267 gr) pour les bryophytes au sol et sur les petits bois morts
Surf	Classe de surface occupée (en %) par l'ensemble des bryophytes sur surface étudiée. On adoptera les classes suivantes adaptées de Bardat et Aubert (2007) : ➤ classe 0 : aucune bryophyte observée ➤ classe I : recouvrement < 5 % ➤ classe II : recouvrement $5\% \leq R < 25\%$ ➤ classe III : recouvrement $25\% \leq R < 50\%$ ➤ classe IV : recouvrement $\geq 50\%$
Nom taxon	Nom des taxons identifiés sur les supports analysés. Les espèces sont notées autant de fois qu'elles sont présentes sur des supports ou compartiments différents
Surf espèce	Classe de surface occupée (en %) pour chaque espèce sur la surface étudiée
Angle	Colonne à renseigner pour le bois vivant et le bois mort debout type chandelle. Evaluation de l'inclinaison de l'arbre par rapport au sol en utilisant les 3 classes suivantes : ➤ classe A : inclinaison < 15° ➤ classe B : inclinaison $15^\circ \leq I < 45^\circ$ ➤ classe C : inclinaison $\geq 45^\circ$
Distance	Par rapport au centre de la placette pour les petits bois morts au sol (P)
Dim P	Renseigner le diamètre médian et la longueur
Dim AC	Renseigner la hauteur et la largeur de l'assiette de chablis
E	Pour les petits bois morts au sol, renseigner la classe de surface recouverte par de l'écorce : - E1. Écorce présente sur tout le billon - E2. Présente sur plus de 50% de la surface - E3. Présente sur moins de 50% du bois - E4. Absente du billon
D	Pour les petits bois morts au sol, renseigner la classe de décomposition, appréciée à l'aide d'un couteau qu'on enfonce dans le bois : - D1. Dur et non altéré - D2. Pourriture < ¼ du diamètre - D3. Pourriture comprise entre ¼ et ½ du diamètre - D4. Pourriture comprise entre ½ et ¾ du diamètre - D5. Pourriture supérieure à ¾ du diamètre
Support inventaire complémentaire	Indiquer la nature du support sur lequel les espèces supplémentaires ont été trouvées lors de l'inventaire chronométré de 30 min
Remarques	Rubrique libre

Placette : à partir du centre de la placette, on utilisera un télémètre afin de déterminer la limite des 20 mètres de rayon. Sinon, l'opérateur repère et matérialise cette limite sur les azimuts 0 gr, 133 gr et 267 gr à l'aide du ruban décimétrique.

Figure n°1





Détail des tâches à réaliser

Avant de procéder à l'inventaire des espèces sur les supports désignés par le protocole, l'opérateur indique les informations générales sur la fiche "saisie bryo", à savoir : les noms des opérateurs, la date du relevé, le code massif, le numéro de la parcelle forestière, le code de la placette et enfin l'heure de début du relevé. Les informations de la fiche "dendro" sont reprises du relevé dendrométrique.

Récolte d'échantillons lors de l'inventaire : l'opérateur placera sous enveloppe les échantillons à déterminer, en indiquant la date, les codes Massif et placette, le support (code + identifiant) et le nom(ou numéro) provisoire de l'échantillon, suivi d'un "?".

Date	Support avec code + identifiant (ex : BV1, PBMS4,...)	Parcelle
Code massif	Nom (ou numéro) provisoire de l'échantillon, suivi d'un ?	Code placette

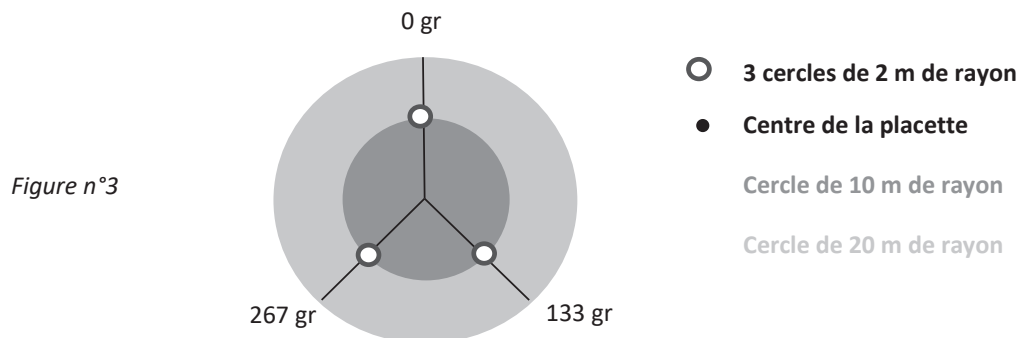
Figure n°2

L'opérateur reportera, sur la fiche "saisie bryo", le nom (ou numéro) provisoire de l'échantillon écrit sur l'enveloppe suivi d'un point "?". Une fois l'identification de l'espèce réalisée en laboratoire, ce nom ou numéro provisoire sera remplacé par le nom validé du taxon sur la fiche "saisie bryo". Les espèces qui auront été traitées au laboratoire doivent être surlignées en rouge dans la fiche "saisie bryo" et conservées en herbier.

NB. Afin de pouvoir récolter les espèces qui nécessiteront un examen au laboratoire, des demandes d'autorisation de prélèvements auprès du Ministère en charge de l'Environnement doivent être faites, dans le cadre du projet.

Le sol : Il s'agit de la surface plus ou moins humifère exempte de bois mort identifiable. La microtopographie peut conduire à un déterminisme écologique différent dû à la présence de microhabitats liée à l'activité de la méso et macrofaune (ex : taupinière, turricules de vers de terre).

Les inventaires seront effectués sur 3 cercles de 2 m de rayon, situés à 10 m du centre de la placette, aux azimuts 0 gr, 133 gr et 267 gr.



Les opérations à réaliser sont les suivantes :

ANNEXE 1. — Suite.



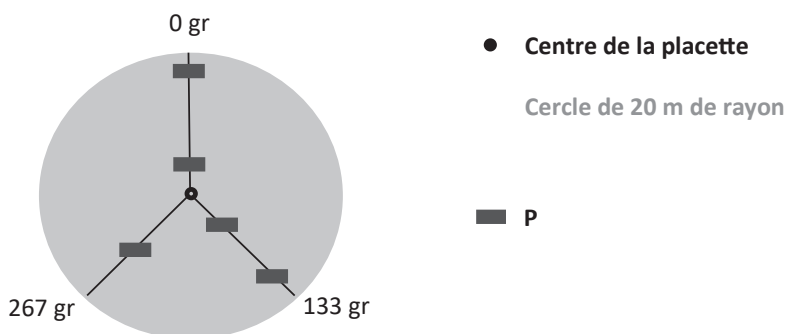
- Renseigner en premier lieu, les colonnes "type objet", "n° transect" et "sol/arbre"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons (une ligne par taxon)
- À l'aide de l'abaque présentée en **Annexe 3**, évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en adoptant les classes suivantes de Bardat et Aubert (2007) :
 - classe 0 : aucune bryophyte observée
 - classe I : recouvrement < 5 %
 - classe II : recouvrement $5 \% \leq R < 25 \%$
 - classe III : recouvrement $25 \% \leq R < 50 \%$
 - classe IV : recouvrement $\geq 50 \%$

Cette donnée est à signaler une seule fois par relevé, dès la première ligne du support étudié, dans la colonne "surf" de la fiche "saisie bryo".

- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que ci-dessus, à l'aide de l'abaque de l'**Annexe 3**.

Les petits bois morts au sol : les inventaires se réalisent sur les bois morts d'un diamètre compris entre 5 et 30 cm. Seuls les bois morts au sol interceptés par les transects des azimuts 0 gr, 133 gr et 267 gr dans le rayon de 20 m sont à considérer.

Figure n°4



Le protocole prévoit d'échantillonner 5 petits bois morts au maximum sur l'ensemble des transects. Ils pourront faire l'objet d'un examen approfondi et pourront être retournés. Il s'agit des premiers et derniers bois morts interceptés sur chaque transect. Si le nombre total de pièces ainsi définies est inférieur à 5, on pourra compléter avec les autres petits bois compris entre le premier et le dernier de chaque transect (*Figure n°5*). Ce nombre pourra être inférieur à 5 si évidemment il y a moins de 5 petits bois morts sur l'ensemble des 3 transects de la placette.

Figure n°5

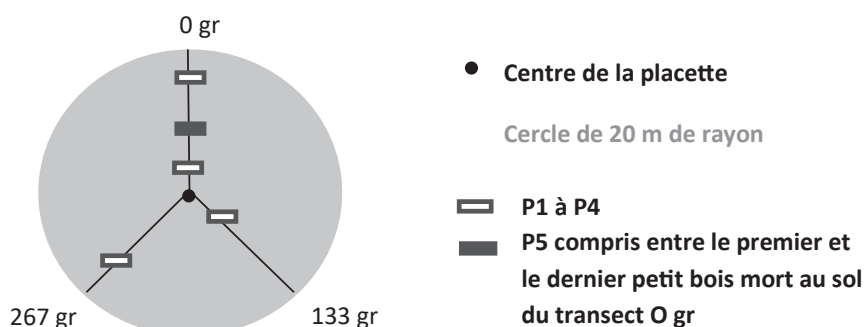
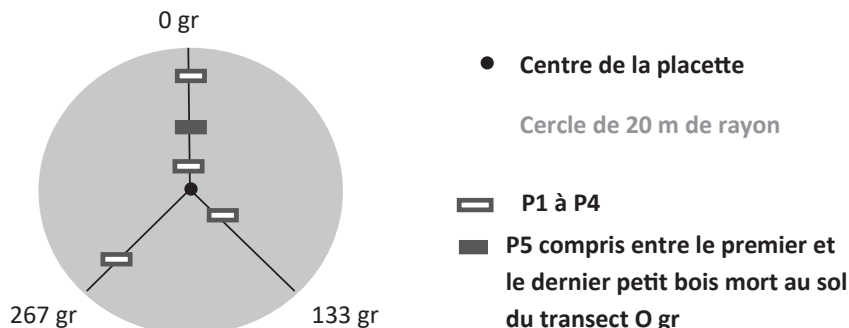




Figure n°5



Si le diamètre intercepté correspond à une branche d'un bois mort déjà étudié, l'opérateur ne retiendra pas cet objet.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "type objet" (tous les bois identifiés sont codés de P1 à P5 selon l'ordre dans lequel l'observateur les trouve), "n° transect", "distance", "dim P", "E" et "D". Pour ces deux dernières informations, la codification est la suivante :

Ecorce	Décomposition/Pourriture du bois
E1. Présente sur tout le billon	D1. Dur et non altéré
E2. Présente sur plus de 50% de la surface	D2. la pointe du couteau s'enfonce sur moins de ¼ du diamètre
E3. Présente sur moins de 50% du bois	D3. la pointe du couteau s'enfonce entre ¼ et ½ du diamètre
E4. Absente du billon	D4. la pointe du couteau s'enfonce entre ½ et ¾ du diamètre
	D5. la pointe du couteau s'enfonce sur plus de ¾ du diamètre

- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe 4**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe 4**)

Le bois vivant : les inventaires s'effectuent sur 5 arbres d'un diamètre supérieur ou égal à 30 cm tirés au sort dans le rayon de 20 m et 3 arbres d'un diamètre inférieur à 20 cm tirés au sort dans le rayon de 10 m. Les arbres seront étudiés depuis la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m. Le nombre d'arbres inventoriés pourra être inférieur à 5 (respectivement 3) par placette si évidemment il y a moins de 5 (respectivement 3) bois vivants ≥ 30 cm de diamètre (respectivement ≤ 20 cm de diamètre).

Toute branche présente sur la hauteur étudiée sera également inventoriée. S'il y a plusieurs branches, seule la plus basse sera étudiée. L'inventaire des espèces sur cette branche s'arrêtera à la première fourche identifiée ou, à défaut, à une longueur de 1 m.

En conséquence, au cours du relevé, l'opérateur précise dans la colonne "compartiment T/B" de la fiche "saisie bryo", si l'espèce est présente sur le tronc : "T" ou sur une branche basse : "B". L'espèce est notée autant de fois qu'elle est présente sur des compartiments différents d'un même support.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "compartiment T/B" et "angle". Pour renseigner la colonne angle, évaluer l'inclinaison de l'arbre par rapport au sol en utilisant les 3 classes suivantes :
 - classe A : inclinaison $< 15^\circ$
 - classe B : inclinaison $15^\circ \leq I < 45^\circ$
 - classe C : inclinaison $\geq 45^\circ$
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe 4**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe 4**)

Le bois mort debout : les inventaires s'effectuent sur 2 types de supports :

- 5 chandelles naturelles d'un diamètre ≥ 30 cm dans un rayon de 20 m.

ANNEXE 1. — Suite.



- 5 souches d'un diamètre ≥ 30 cm telles qu'elles sont désignées par l'inventaire dendrométrique

Les inventaires seront effectués depuis la base du tronc jusqu'à une hauteur de 2 m.

Toute branche présente sur la hauteur étudiée sera également inventoriée. S'il y a plusieurs branches, seule la plus basse sera étudiée. L'inventaire des espèces sur cette branche s'arrêtera à la première fourche identifiée ou, à défaut, à une longueur de 1 m. En conséquence, l'opérateur doit préciser dans la colonne "compartiment T/B" si l'espèce est présente sur le tronc : "T" ou sur une branche basse : "B".

L'espèce sera notée autant de fois qu'elle est rencontrée sur des compartiments différents d'un même support.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "compartiment T/B", "type BM".
 - Si le support est une chandelle, l'observateur doit remplir la colonne "angle" selon les classes suivantes :
 - classe A : inclinaison $< 15^\circ$
 - classe B : inclinaison $15^\circ \leq I < 45^\circ$
 - classe C : inclinaison $\geq 45^\circ$
 - Si le support étudié est une souche, l'observateur doit remplir la colonne "BM F/S"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe 4**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe 4**)

Le gros bois mort au sol : les inventaires se réalisent sur 5 bois morts au sol d'un diamètre supérieur à 30 cm tirés préalablement au sort dans le rayon de 20 m. Les inventaires s'effectuent sur une longueur de 2 m, depuis la base du bois mort, en considérant que celle-ci correspond au plus fort diamètre.

Tous les bois identifiés sont codés BMS1, BMS2, BMS3...etc., dans la colonne "type objet". Dans la colonne "type BM", l'opérateur précise s'il s'agit d'un billon relié à un arbre presque entier et à la galette ("C"), d'un rémanent issu de l'exploitation ("E") ou d'une branche ou bois ne constituant pas le corps de la grume proprement dite ("B").

Pour tous les bois morts au sol, toute branche présente sur la hauteur étudiée sera également inventoriée. S'il y a plusieurs branches, seule la plus proche de la base du bois mort sera étudiée. L'inventaire des espèces sur cette branche s'arrêtera à la première fourche identifiée ou, à défaut, sur une longueur de 1 m. En conséquence, au cours du relevé, l'opérateur précise dans la colonne "compartiment T/B", si l'espèce est présente sur le tronc ("T") ou sur une branche basse ("B").

L'espèce sera notée autant de fois qu'elle est rencontrée sur des compartiments différents d'un même support.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "compartiment T/B", "type BM"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment (Abaque **Annexe 4**)
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment (Abaque **Annexe 4**)

Les assiettes de chablis : Une seule assiette de chablis sera inventoriée par placette ; elle sera codée "AC". Les observateurs choisiront l'assiette la plus proche du centre de la placette. Les inventaires concernent uniquement la partie du sol piégée par le système racinaire, généralement peu ou pas humifère. Ils seront réalisés sur toute la surface de l'assiette de chablis, c'est-à-dire des deux côtés.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "sol/arbre", "type objet", "distance" et "dim AC"
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons
- Évaluer le recouvrement total, en %, de l'ensemble des bryophytes par rapport à la surface étudiée dans la colonne "surf" en utilisant les mêmes classes que précédemment
- Pour chaque taxon, on indiquera dans la colonne "surf esp" le recouvrement de l'espèce par rapport au support, selon les mêmes classes de recouvrement que précédemment

Complément chronométré d'inventaire : les observateurs compléteront leurs relevés par un inventaire libre d'une durée de 30 min en indiquant pour chaque taxon relevé le type de support concerné. Ce dernier sera à indiquer dans la colonne "support inventaire complémentaire" de la fiche "saisie bryo". Ce complément permet de prospecter des

ANNEXE 1. — Suite.



zones riches telles que les rochers, les houpriers tombés au sol ou les essences forestières peu communes qui n'ont pas forcément été sélectionnées par le tirage au sort.

Les opérations à réaliser sont les suivantes :

- Renseigner les colonnes "type objet" et "support inventaire complémentaire" en indiquant dans la première Inv_Comp
- Effectuer l'inventaire, le plus complet possible, de l'ensemble des taxons

ANNEXE 2. — Fiche de saisie sur le terrain.



Fiche de saisie bryo

Equipe

Date relevé

--

Heure début Heure fin

Code massif

Parcelle	
----------	--

Code placette

--

Durée

NB : Les espèces identifiées au laboratoire sont surlignées en rouge et conservées en herbier.

[illegible]

ANNEXE 3. — Abaque des classes de recouvrement pour les relevés au sol.



Le cercle de 2 m de rayon ayant une surface de 12.56 m² ,

- **5%** de cette surface seraient représentés par un carré de 0,79 cm de côté
- **25%** par un carré de 1,77 m de côté
- **50%** par un carré de 2,50 m de côté

Codification des classes :

- classe 0 : aucune bryophyte observée
- classe I : recouvrement < 5 %
- classe II : recouvrement $5 \% \leq R < 25 \%$
- classe III : recouvrement $25 \% \leq R < 50 \%$
- classe IV : recouvrement $\geq 50 \%$

ANNEXE 4. — Abaque des classes de recouvrement pour les relevés sur troncs de bois vivants et gros bois mort au sol.



Diamètre à 1 mètre (en m)	Surface du cylindre de 2 m de haut	Côté du carré (en cm) qui correspondrait à un recouvrement de ...		
		5%	25%	50%
0,05	0,314	12,53	28,02	39,63
0,1	0,628	17,72	39,63	56,05
0,15	0,942	21,71	48,54	68,65
0,2	1,257	25,07	56,05	79,27
0,25	1,571	28,02	62,67	88,62
0,3	1,885	30,70	68,65	97,08
0,35	2,199	33,16	74,15	104,86
0,4	2,513	35,45	79,27	112,10
0,45	2,827	37,60	84,07	118,90
0,5	3,142	39,63	88,62	125,33
0,55	3,456	41,57	92,95	131,45
0,6	3,770	43,42	97,08	137,29
0,65	4,084	45,19	101,05	142,90
0,7	4,398	46,89	104,86	148,29
0,75	4,712	48,54	108,54	153,50
0,8	5,027	50,13	112,10	158,53
0,85	5,341	51,68	115,55	163,41
0,9	5,655	53,17	118,90	168,15
0,95	5,969	54,63	122,16	172,76
1	6,283	56,05	125,33	177,25
1,05	6,597	57,43	128,43	181,62
1,1	6,912	58,79	131,45	185,90