



HAL
open science

Effet de l'essence sur les cortèges de bryophytes épiphytes : premières analyses par inférence bayésienne sur les données acquises dans quelques régions françaises

Marc-Frédéric Indorf

► To cite this version:

Marc-Frédéric Indorf. Effet de l'essence sur les cortèges de bryophytes épiphytes : premières analyses par inférence bayésienne sur les données acquises dans quelques régions françaises. Biodiversité et Ecologie. 2017. hal-03327133

HAL Id: hal-03327133

<https://hal.inrae.fr/hal-03327133v1>

Submitted on 26 Aug 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NoDerivatives 4.0 International License



université
PARIS-SACLAY



Effet de l'essence sur les cortèges de bryophytes épiphytes :

Premières analyses par inférence bayésienne sur les
données acquises dans quelques régions françaises

Stagiaire : Marc-Frédéric INDORF
Stage de deuxième année de Master

Université Paris-Saclay

Master : Biodiversité, Écologie et Évolution (BEE)

Parcours : Biodiversité et Fonctionnement des écosystèmes –
Ingénierie écologique (BFI)

Année : 2016-2017

Période de stage :

du 11 février au 11 août 2017

Date de soutenance :

19 juin 2017

Structure d'accueil : IRSTEA – Centre de Nogent-sur-Vernisson (45)



Encadrants : Marion GOSSELIN,
Yann DUMAS, Jaoua CELLE et
Vincent HUGONNOT



Remerciements

Je remercie chaleureusement tous les membres du comité de pilotage, Jaoua Celle, Yann Dumas, Marion Gosselin, Vincent Hugonnot, Vincent Létoublon qui ont apporté leur soutien et leurs expertises tout au long du projet.

Je remercie également le *GIS Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers* (GIS Coop), porté par IRSTEA pour la gestion des dispositifs expérimentaux étudiés et pour la mise à disposition de ses données. Je tiens à remercier plus particulièrement IRSTEA, et le Ministère en charge de la Forêt pour son soutien financier au GIS Coop.

Je remercie également Christian Ginisty et tous les employés d'IRSTEA Centre de Nogent-sur-Vernisson pour leur accueil.

Je suis également reconnaissant à toutes les personnes qui ont fourni des données et des précisions sur les données lors de la constitution du jeu de données : Isabelle Charissou, Richard Chevalier, Yann Dumas, Marion Gosselin, Vincent Hugonnot, Johann Keller et Yoan Paillet.

Je remercie également Frédéric Gosselin pour sa patience et son expertise dans l'utilisation des outils statistiques.

Je tiens aussi à remercier Hilaire Martin et Marie Lemaire pour leur soutien, leur enthousiasme et leurs expertises en SIG et en traitement informatique des coordonnées géographiques.

L'incorporation des données environnementales n'aurait pas pu être faite sans les conseils et l'aide précieuse de Thomas Perot et Vincent Seigner.

Je tiens à remercier les autres stagiaires et doctorants d'IRSTEA pour leur soutien fidèle et leur écoute pendant ces derniers mois, et je leur souhaite la réussite de leurs projets.

Je ne saurais que remercier aussi Siméon Abalo-Loko pour la relecture et son soutien.

Mais la réalisation de ce travail dépendait en grande partie de l'implication de trois personnes en particulier que je souhaite remercier individuellement. D'abord Yann Dumas pour le temps qu'il a consacré à la discussion des problématiques et des enjeux, et aussi pour le temps investi pour la recherche des durées de résidence de chaque essence. Le suivi et les conseils de Vincent Hugonnot ont apporté des éclaircissements qui ont permis au projet de se réaliser et d'avancer. Je tiens aussi à remercier très chaleureusement Marion Gosselin pour le suivi, l'attention et le temps qu'elle a consacré à ce projet. Son investissement a été essentiel pour la réussite de ce projet qui demandait l'animation d'un grand nombre de personnes.

Acronymes utilisés

BIODIV	Équipe « Biodiversité » de l'Unité de recherche EFNO
BioM	Données obtenus sur le dispositif du programme « BioMareau II »
CBN	Données obtenues en Auvergne lors des inventaires du CBNMC
CBNMC	Conservatoire botanique national du Massif Central
CHA	Données récoltés dans les Gorges de la Vézère
EFNO	Unité de recherche : Écosystèmes Forestiers
EPST	Établissement public à caractère scientifique et technique
GIS Coop	Groupement d'Intérêt Scientifique Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers
GNB	Données issues du programme « Gestion, Naturalité et Biodiversité »
IFN	Inventaire forestier national (Service de l'IGN)
IGN	Institut national de l'information géographique et forestière (anciennement l'Institut géographique national)
IMP	Données obtenues sur le dispositif « Imprébio »
INRA	Institut national de la recherche agronomique
IRSTEA	Institut national de recherche en sciences technologies pour l'environnement et l'agriculture
LEGTA	Lycée d'enseignement générale et technologique agricole
ONF	Office national des forêts
RNF	Association Réserves naturelles de France

Sommaire

Sommaire	1
I. Structure d'accueil	2
II. Introduction	2
III. Matériels et méthode	4
III.A. Modèle biologique : l'interaction entre phorophyte et bryophytes épiphytes	4
III.B. Contexte	5
III.C. Description des données et leurs provenances	7
III.D. Méthode d'analyse statistique par inférence bayésienne	11
III.D.1. Modèle 1	11
III.D.1.a. Modèle linéaire de base	11
III.D.1.b. Modèle 1 avec la fonction de lien	12
III.D.1.c. Distribution des données observées et coefficient de dispersion	12
III.D.1.c.i) Distribution de la richesse spécifique, variable à expliquer	12
III.D.1.c.ii) Relation entre richesse spécifique et surface du relevé	13
III.D.2. Modèle 2	13
III.D.3. Modèle 3 : l'ajout de la variable environnementale humidité relative	13
III.E. Choix d'une approche bayésienne et rappel du théorème de Bayes	14
III.F. Application de l'approche bayésienne dans cette étude	15
III.G. Lecture des effets des variables explicatives	15
III.G.1. Analyse de la significativité et de la magnitude	16
III.G.2. Comparaison des modèles	18
III.H. Outils informatiques	18
IV. Résultats	19
IV.A. La significativité de l'effet essence	19
IV.B. La magnitude de l'effet essence	21
IV.C. Valeurs de l'Information Criterium	21
IV.D. Résumé	22
V. Discussion	22
V.A. Réflexions sur la richesse spécifique en fonction de l'essence	22
V.B. Influence du l'humidité : un facteur environnemental	25
V.C. Choix de modèle	25
V.D. Perspectives pour la suite de l'étude	26
VI. Conclusion	28
Bibliographie	29
ANNEXES	31

I. Structure d'accueil

Le stage faisant l'objet de ce rapport s'est déroulé à IRSTEA, au centre de Nogent-sur-Vernisson (45), au sein de l'équipe BIODIVERSITÉ de l'Unité de recherche « Écosystèmes forestiers » (EFNO). Le CBNMC, l'ONF et la RNF ont collaboré au projet par la mise à disposition des données. L'encadrement principal a été assuré Marion GOSSELIN, mais aussi du comité de pilotage constitué de :

Jaoua CELLE (bryologue, CBNMC)

Yann DUMAS (ingénieur et bryologue, IRSTEA)

Marion GOSSELIN (ingénieur et bryologue, IRSTEA)

Vincent HUGONNOT (bryologue)

Vincent LÉTOUBLON (directeur du CBNMC)

IRSTEA est un EPST et participe, par le biais de la recherche scientifique, à l'innovation des technologies dans le domaine de l'environnement et de l'agriculture, et à la création des méthodes pour instruire la prise de décision et la gestion des milieux naturels et associés. Le siège de la Direction générale se situe à Anthony (92) et les 19 unités de recherche sont réparties à travers 9 centres en France, dont celui de Nogent-sur-Vernisson (45). Les thèmes de recherche de l'Unité de recherche EFNO concernent la gestion des écosystèmes forestiers de plaine et notamment les relations entre pratiques de gestion sylvicole, biodiversité, croissance des peuplements et populations d'ongulés.

II. Introduction

La gestion durable des écosystèmes forestiers nécessite de comprendre à la fois l'écologie et la biodiversité des peuplements forestiers, les différentes utilisations sociales de la forêt et les possibilités économiques de production de bois (et autres produits forestiers). Face aux changements climatiques et aux pressions anthropiques que subissent nos forêts françaises, l'importance d'une connaissance approfondie des relations entre gestion forestière, biodiversité et fonctionnement est importante pour maintenir ces écosystèmes. La gestion forestière fait des choix qui orientent la composition et la structure des peuplements, leur biodiversité et leurs potentialités de production. Un des principaux choix est celui de la composition en essences dans le peuplement. Parallèlement, des études suggèrent que les changements climatiques en cours auraient pour conséquence de modifier les aires de répartition des espèces forestières, à commencer par les essences d'arbres. Par exemple, on a

déjà constaté en plaine en France que *Quercus robur* tendait à régresser par rapport au *Quercus petraea* (Bussotti *et al.*, 2015 ; Lévy *et al.*, 1994). Mais par ailleurs, une étude pan-européenne a démontrée récemment par modélisation que *Quercus petraea* aura de plus en plus de mal à se maintenir face à un réchauffement progressif (Sáenz-Romero *et al.*, 2017). Les sylviculteurs intègrent d'ores et déjà ces évolutions dans leurs choix d'essences-objectifs. Ce choix a naturellement des incidences sur les communautés d'épiphytes qui vivent en lien direct avec leurs arbres-supports ou phorophytes.

Parmi les épiphytes, les bryophytes contribuent de façon non négligeable à la biodiversité forestière, par leur diversité en tant que telle, mais aussi par le rôle qu'elles jouent pour d'autres communautés, en tant que ressources alimentaires ou habitat pour des mammifères (Virtanen *et al.*, 2000), mollusques, insectes tels que les Byrrhidæ, ou encore pour les tardigrades qui vivent et se nourrissent essentiellement dans les mousses. Elles jouent aussi des rôles dans la séquestration du carbone et le cycle de l'eau (Bellen, 2010 ; Glime, 2012).

Dans l'état actuel des connaissances, on peut formuler l'hypothèse qu'il existe une relation étroite entre un arbre-support et les épiphytes associés, et que cette relation entre potentiellement en interaction avec d'autres variables environnementales. Tout changement d'essence principale implique d'autres changements en matière de structure du peuplement (en fonction de la croissance en hauteur des arbres), d'éclairement du milieu (en fonction de l'architecture du houppier), de température ou d'humidité ambiantes (en fonction du degré d'ombrage)... Ainsi, en cas de changement d'essence, qu'il soit d'origine anthropique ou naturelle, on peut émettre l'hypothèse que les communautés d'épiphytes soient affectées.

En considérant une essence comme une entité englobant un ensemble de caractéristiques physico-chimiques qui définissent le microclimat pour l'épiphyte, 1) y a-t-il un effet de l'essence sur la diversité des communautés de bryophytes épiphytes ? 2) Par le biais d'un dispositif équilibré dans lequel l'effet des variables environnementales sont séparées de celui de la variable *essence*, certaines essences portent-elles des cortèges de bryophytes plus riches ou plus abondants ? En matière de composition, 3) certaines espèces de bryophytes sont-elles significativement plus présentes sur certaines essences ?

La présent étude tâchera de répondre à ces questions en s'appuyant sur un jeu de données :

- (i) composite, regroupant un grand nombre de relevés, issus de plusieurs bases de données de bryophytes inventoriées sur des troncs d'arbres vivants,
- (ii) équilibré sur la variable « essence du phorophyte », puisque plusieurs essences se trouvent ensemble dans les mêmes conditions écologiques
- (iii) couvrant un grand nombre de conditions stationnelles, puisque ces mélanges équilibrés se situent dans des contextes écologiques et environnementaux différents.

Dans la mesure où plusieurs phorophytes d'essences différentes ont été inventoriés ensemble sur une même placette, l'effet réel de l'essence peut donc être étudié tout en maîtrisant l'effet de la station. En travaillant sur des sous-jeux de données par couple d'essences, nous espérons qu'un tel dispositif équilibré permettra de réduire les biais stationnels et isoler correctement l'effet de l'essence.

Nous posons l'hypothèse qu'il y a un effet de l'essence que l'on peut discerner à partir d'un dispositif équilibré. En outre, il est possible que d'autres co-variables environnementales aient un effet sur la diversité des cortèges épiphytes, qui viennent s'ajouter à l'effet essence ou interagir avec lui. Les analyses sur la richesse spécifique ne permettront de répondre qu'à la première question et à une partie de la deuxième, mais dans la suite du stage, nous nous intéresserons aux affinités des espèces pour les essences à partir des abondances et des données de présences-absences d'espèces.

III. Matériels et méthode

III.A. Modèle biologique : l'interaction entre phorophyte et bryophytes épiphytes

Le terme « épiphyte » (du grec ancien : ἐπι [épi] qui signifie *sur* et φυτόν [phyton] qui signifie *plante* ou *végétal*) désigne les espèces végétales ou animales qui utilisent un être vivant et végétal comme support pour tout ou partie de leur vie. À la différence des parasites, un épiphyte ne vit pas aux dépens de son hôte, mais seulement s'en sert comme support. Cependant, cette distinction biologique entre modes de vie s'est imposée relativement récemment. Jusque dans les années 50, on croyait que les bryophytes parasitaient les arbres ou servaient de refuges pour des maladies et d'autres parasites. En Angleterre, on étalait du goudron sur les troncs des vergers afin de les débarrasser des mousses (Barkman, 1958 ; Stevenson *et al.*, 2017).

Le terme « phorophyte » (également du grec ancien : φορέω [phoréō] qui signifie *porter*, et φυτόν [phyton] qui signifie *végétal*) décrit tout support vivant qui *porte un épiphyte*. Dans notre cas, cela ne concerne que des ligneux.

Dans cette étude, nous utilisons le terme « bryophytes », au sens large, pour parler des *marchantiophytes* et des *bryophytes* au sens phylogénétique, et parmi celles-ci, seulement des épiphytes. Donc nous ne nous intéressons ici qu'aux *marchantiophytes* et *bryophytes* vivant sur un phorophyte et non pas sur un autre type de support, comme les espèces saxicoles.

III.B. Contexte

De nombreuses études ont déjà souligné l'importance d'un grand nombre de facteurs pouvant influencer sur les cortèges d'épiphytes, tels les propriétés morpho-physico-chimiques des écorces et des sols, les conditions microclimatiques et macroclimatiques, les modes de gestion ou type d'habitat, la topographie... (Barkman, 1958 ; Bates & Brown, 1981 ; Hazell *et al.*, 1998 ; Heylen *et al.*, 2005 ; Hong & Glime, 1997 ; Humphrey *et al.*, 2002 ; Kenkel & Bradfield, 1981 ; Lewis & Ellis, 2010 ; Reich *et al.*, 2001 ; Vellak & Paal, 1999). Par ailleurs, certaines études ont essayé de démontrer l'effet de l'essence en analysant les propriétés physico-chimiques des essences comme la morphologie du rhytidome ou le pH de l'écorce. Les différents types d'écorce peuvent recevoir des cortèges différents ; le rhytidome de *Quercus* sp. est rigide et crevassé et celui du *Pinus silvestris* est instable car il se desquame. Cela étant, l'effet du rhytidome dépend aussi de l'âge du phorophyte, si bien que les études se montrent contradictoires (Barkman, 1958 ; Heylen *et al.*, 2005 ; Humphrey *et al.*, 2002 ; Lewis & Ellis, 2010).

Le pH de l'écorce s'avère souvent corrélé avec la richesse et la composition des cortèges d'épiphytes, mais sa corrélation avec l'essence est souvent difficile à appréhender en raison de la variabilité des gammes de pH par essence (Bates & Brown, 1981). Une autre raison pour cette confusion entre pH et essence vient de la saisonnalité. En effet, le pH change avec les saisons en fonction de la composition chimique des eaux de ruissellement qui change également – en présence des feuilles, elles sont plus chargées en ions de Ca, de K, de Mg... et donc plus alcalines ; après la chute des feuilles, elles sont plus chargées en protons et donc plus acides (Fritz *et al.*, 2009).

D'autres variables environnementales influencent ces cortèges. On a constaté, par exemple, que la lumière est souvent corrélée à la richesse spécifique, mais que cette relation n'était pas linéaire mais gaussienne, avec les espèces rares ou plus spécialisées se situant généralement aux extrémités de la courbe dans des conditions plus extrêmes (ombrage intense ou lumière intense) (Heylen *et al.*, 2005 ; Kenkel & Bradfield, 1981 ; Lücke & Schmidt, 1997 ; Vellak & Paal, 1999).

Cependant, le facteur environnemental qui semble le plus important est celui de l'humidité. Hong & Glime (1997) a démontré qu'en présence de niveaux d'humidité saturants (précipitation moyenne annuelle de 4 000 mm), la composition des communautés de bryophytes n'était influencée par aucun autre facteur. La présence de plans d'eau à proximité est souvent corrélée positivement à la richesse des cortèges, mais cette présence est aussi corrélée à la présence des *Salicacées* (Heylen *et al.*, 2005).

Face à la complexité des interactions entre ces différentes variables, il n'est pas surprenant que les études jusqu'à présent avaient des difficultés à contrôler les différents facteurs. Déjà en 1958, Barkman avait souligné les difficultés inhérentes à toute interprétation générale des résultats issus d'études localisées et géographiquement éloignées. Soit les protocoles se limitent à quelques placettes dans une seule région ex. (Bates & Brown, 1981 ; Hazell *et al.*, 1998 ; Hong & Glime, 1997), soit les sites sont trop différents dans leur structure de peuplement ou dans les conditions stationnelles pour pouvoir isoler l'effet de l'essence (Lewis & Ellis, 2010), soit les études ne distinguent pas les bryophytes épiphytes des bryophytes saxicoles, terricoles ou autre (Ewald, 2000 ; Humphrey *et al.*, 2002 ; Lücke & Schmidt, 1997 ; Vellak & Paal, 1999). En outre, la diversité des pratiques de gestion et des conditions stationnelles rendent difficile la mise en place d'un échantillonnage équilibré pour étudier l'effet isolé de l'essence, toutes choses étant égales par ailleurs (Barbier *et al.*, 2008).

Afin d'isoler l'effet de l'essence des autres variables, nous avons cherché à établir un échantillonnage équilibré où les mêmes essences co-existent sur les mêmes sites pour éviter toute confusion entre l'effet *essence* et un effet des conditions stationnelles, et que ces placettes se trouvent dans une diversité de conditions écologiques pour pouvoir tester l'effet de co-variables écologiques en plus de l'effet de l'essence.

III.C. Description des données et leurs provenances

On peut qualifier notre démarche d'opportuniste car c'est une première étude qui met à profit des données déjà existantes. Les données exploitées sont issues de 5 projets différents qui ont été conduits pour répondre à d'autres objectifs que ceux de cette étude. Toutefois et grâce à un travail important de sélection et de nettoyage des données, il a été possible de constituer un jeu de données qui puisse répondre aux objectifs de la présente étude : des placettes contenant au moins deux phorophytes d'essences différentes réparties sur un gradient assez large de conditions climatiques ou stationnelles (sol, topographique, etc.). Au total pour cette étude, 1 096 placettes (*cf.* Annexe I) et 5 052 arbres ont été retenus en France, 103 essences identifiées et 26 947 observations de bryophytes épiphytes notées.

Les provenances des données sont décrites ici :

- Des relevés d'épiphytes sur 3591 arbres faits par Vincent Hugonnot en Auvergne dans le cadre des missions du Conservatoire National Botanique du Massif Central (CBN) selon la méthodologie de la bryosociologie (2013-2015).
- Des relevés sur 1291 arbres faits dans le programme Gestion forestière, Biodiversité et Naturalité (GNB) mené conjointement par IRSTEA, ONF, INRA et RNF, pour étudier les répercussions du mode de gestion sur la biodiversité forestière (2009-2016) (Gosselin *et al.*, 2014).
- Des relevés sur 74 arbres du programme BioMareau II (BioM) qui a pour objectif d'étudier l'impact de l'introduction naturelle d'*Acer negundo* dans des écosystèmes alluviaux des îles de la Loire (2016) (Dumas & Boudier, 2017).
- Des relevés faits sur 31 arbres sur les placettes du projet Imprébio (IMP) par Yann Dumas, ingénieur et bryologue d'IRSTEA (2011-2017). Le projet Imprébio (IMP) qui est un programme d'IRSTEA a pour but de mesurer l'effet de l'intensité des pratiques sylvicoles sur la biodiversité (Balandier, 2014; Bedeneau *et al.*, 2001). Ce protocole de relevé a été développé spécifiquement pour cette étude.
- Des relevés sur 24 arbres faits en 2012 par Isabelle Charissou, bryologue dans le Limousin, pour cette étude (CHA).

Sur chaque placette, des bryophytes ont été inventoriées sur les troncs d'arbres vivants depuis le bas jusqu'à 2 mètres de haut, et sans les branches. La surface inventoriée varie par

conséquence en fonction du diamètre de l'arbre : elle est calculée en considérant le tronc comme un cylindre ($A = d\pi$). Le diamètre a été pris à 1m30 pour GNB et pour BioM, IMP et CHA à 1 m. Contrairement aux autres protocoles, les relevés de CBN ont été réalisés sur une surface contenant une composition homogène de bryoflore, selon les principes de la phytosociologie. Cette surface ne s'étend que très rarement sur l'ensemble des 2 m du tronc et est inférieure à la surface inventoriée pour le même diamètre dans les autres protocoles.

Une autre différence importante avec le protocole de CBN réside dans le fait que le diamètre de l'arbre mesuré correspond au diamètre de l'arbre au centre du quadrat, et pas le diamètre à une hauteur définie. Dès lors, la valeur du diamètre de l'arbre à 1m30 (donnée classique en dendrométrie) n'est pas connue pour les données du CBN.

Cette différence de méthodologie entraîne un biais d'effort d'échantillonnage qui sera abordé plus loin dans le volet statistique (*cf.* §III.D.1.c.(ii)). Pour tous les jeux de données, sauf pour celui du CBN, l'effet de la variable *surface* est confondu avec celui de la variable *diamètre*, car la première est dérivée de la seconde. Pour les données du CBN, la surface est corrélée au diamètre (Corrélation du test de Pearson : 0,52 ; p-value : $< 2.10^{-16}$) mais ces variables, elles, ne sont pas confondues (*cf.* Annexe II).

Une autre différence importante dans les protocoles est le choix des phorophytes. Dans GNB, les arbres ont été sélectionnés par un tirage aléatoire (5 arbres par placette). Dans CBN et CHA, les arbres ont été choisis pour leur potentiel à fournir des habitats intéressants. Les inventaires BioM et CHA ont été faits pour avoir des informations dans des milieux particuliers. Par contre, les arbres inventoriés pour IMP ont été sélectionnés par leur distance entre eux et leur diamètre, afin d'avoir des individus comparables, mais d'essences différentes. Une des conséquences de ces différences de protocole est la possibilité d'enregistrer des richesses spécifiques nulles dans GNB, IMP et BioM, mais pas dans CBN et CHA. Il y a donc une plus grande variabilité des richesses dans GNB, IMP et BioM.

Chaque placette est référencée par les coordonnées géographiques de son point central. La pente, l'altitude et l'exposition de la placette sont aussi notées. Les inventaires de bryophytes sont faits sur des arbres dans un rayon de 10 m autour du point central, afin de respecter l'homogénéité des conditions écologiques.

Pour chaque phorophyte, plusieurs observations sont relevées : l'essence de l'arbre, l'inclinaison du tronc, la présence ou non d'une inondation périodique du pied de l'arbre et la quantité de lumière arrivant au pied.

La luminosité au pied de chaque phorophyte est estimée par les indices de recouvrement de la canopée selon l'échelle à 5 niveaux de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1928). Le protocole CBN a adapté cette méthodologie en s'inspirant des indicateurs de lumière de Landolt (Landolt, 1977) afin de prendre aussi en compte d'autres facteurs affectant sur la luminosité du relevé : les murs, les parois rocheuses, l'orientation...

Tableau 1. Les deux échelles utilisées pour indiquer la luminosité

Indices	Braun-Blanquet	Landolt/CBN
1	0-5 %	très lumineux
2	5-25 %	lumineux
3	25-50 %	moyen
4	50-75 %	assez sombre
5	75-100 %	sombre

Chaque espèce de bryophyte est identifiée sur le terrain, ou en laboratoire pour les genres difficiles comme les Orthotrichacées. Les recouvrements de chaque espèce et le recouvrement de la communauté sont relevés selon une de trois méthodes : l'échelle de Bardat (GNB) (Bardat & Aubert, 2007), l'échelle de Frey (CBN) (Frey & H., 1995) ou par mesure de la surface occupée en cm² qui permet ensuite le calcul du ratio de cette surface par rapport à la surface totale (IMP, BioM).

Tableau 2. Concordances entre les différentes échelles d'abondance ou de recouvrement des espèces.

Indices	Bardat		Frey	
	Fourchette	Moyenne	Fourchette	Moyenne
i			1 individu isolé	0,2 %
+			≤ 1 %	0,5 %
1	< 5 %	2,5 %	1 % < R ≤ 6 %	3 %
2	5 % ≤ R < 25 %	15 %	6 % < R ≤ 12,5 %	9,25 %
3	25 % ≤ R < 50 %	37,5 %	12,5 % < R ≤ 25 %	18,75 %
4	≥ 50 %	75 %	25 % < R ≤ 50 %	37,5 %
5			> 50 %	75 %

Seul le protocole de CHA ne renseignait que la présence des espèces et pas le recouvrement. Afin d'homogénéiser les notations et de rassembler ces différents types de mesures sur un seul gradient, les classes des échelles de Bardat et de Frey ont été converties en valeurs moyennes de recouvrement (Tableau 2). Ces mesures de recouvrement servent de mesure d'abondance.

D'autres variables ont aussi été rassemblées pour nos analyses, notamment les données climatiques de précipitation, de température, d'humidité relative et du rayonnement visible arrivant jusqu'à la canopée. Ces données ont été extraites du programme SAFRAN¹. Ce service fournit des données quotidiennes issues des stations météorologiques en France. Les données récoltées sont ensuite interpolées pour couvrir l'ensemble de la France par maille avec une résolution de 8 km par 8 km (Le Moigne *et al.*, 2002 ; Soubeyoux *et al.*, 2008). Pour nos analyses, nous avons pris la moyenne de chaque variable pour la période du 1 janvier 1980 au 31 décembre 2016.

Enfin, dans l'optique de tester l'effet de l'ancienneté des essences sur les communautés d'épiphytes. La durée de résidence de chaque essence par département a été incorporée au tableau de données. Pour les durées plus anciennes, nous avons consulté les cartes polliniques de l'Europe (Huntley & Birks, 1983).

Nous avons choisi des couples d'essences pour lesquels nous avons suffisamment (au moins 10) placettes ayant les deux essences, dont les essences présentent un intérêt économique ou patrimonial (habitats à intérêt patrimonial comme l'Aulnaie-frênaie marécageuse). La liste retenue est présentée dans le Tableau 3.

L'appariement entre *Fagus sylvatica* et *Quercus sp.* a été créé de deux façons. Dans un premier temps, l'appellation *Quercus sp.* (FaQ_GNB) se réfère aux observations listées spécifiquement comme telle ; uniquement dans GNB. Puis dans un second temps, l'appellation a été utilisée pour considérer toutes les espèces du genre *Quercus*.

¹ Appelé « Système d'analyse fournissant des renseignements à la neige », il a été développé d'abord pour les études de nivologie du massif alpin (Durand *et al.*, 1993) avant d'être élargi en 2003 à toute la France découpée par massif.

Tableau 3. Les couples d'essences retenus pour les analyses statistiques et le nombre de placettes

Couples d'essences	Codes des binômes	Nb. de placettes	Nb. de phorophytes
Quercus petraea – Q. robur	QQ	17	43
Fagus sylvatica – Abies alba	FaA	36	183
Fagus sylvatica – Acer campestre	FaAc	15	69
Fagus sylvatica – Carpinus betulus	FaCa	36	149
Fagus sylvatica – Quercus sp. (GNB)	FaQ_GNB	55	305
Fagus sylvatica – Quercus sp.	FaQ	103	549
Fagus sylvatica – Quercus petraea	FaQp	41	218
Fraxinus excelsior – Alnus glutinosa	FrAl	22	96
Fraxinus excelsior – Populus nigra	FrP	10	48
Fraxinus excelsior – Quercus petraea	FrQp	12	49
Fraxinus excelsior – Quercus robur	FrQr	11	48
Populus nigra – Acer negundo	PA	14	58

III.D. Méthode d'analyse statistique par inférence bayésienne

III.D.1. Modèle 1

III.D.1.a. Modèle linéaire de base

Comme expliqué plus haut (cf. § III.C.), les analyses retenues pour cette étude sont celles qui étudient l'effet de l'essence sur la richesse spécifique des épiphytes dans un dispositif équilibré. Le modèle linéaire de base (Modèle 1 dans cette étude) s'écrit :

$$Y_{ij} = \beta_j + \beta_{Ess}Ess + \beta_{Surf}\log(Surf_i) + \varepsilon_{ij}$$

Éq. 1

Y : variable à expliquer ; données de richesses spécifiques, qui sont positives et discrètes. Elles suivent une distribution de *Négative binomiale*, de *Poisson* ou de *Poisson généralisée* (cf. §III.D.1.c.(i) pour l'explication du choix de distribution en fonction de la dispersion)

i : indice de l'observation ; $i \in \{1, \dots, \text{nombre d'observations}\}$, c'est égal au nombre de phorophytes

β_j : paramètre de l'effet du jeu de données

j : indice du jeu de données ; $j \in \{1, \dots, \text{nombre de jeu de données}\}$, maximum de 5 jeu de données possibles (BioM, CBN, CHA, GNB, IMP)

Ess : variable explicative principale qui prend -1 ou 1 en fonction de l'essence

β_{Ess} : paramètre de l'effet de l'essence

$Surf$: variable explicative quantitative de valeurs continues qui sont les surfaces des relevés. (cf. §III.D.1.c.(ii) pour l'hypothèse de la relation logarithmique entre cette variable et Y .)

β_{Surf} : paramètre de l'effet de la surface

$\varepsilon_{ij} \sim_{iid} N(0, \sigma^2)$

III.D.1.b. Modèle 1 avec la fonction de lien

Comme les observations Y sont des données de comptages, leur distribution n'est pas normale. On doit donc utiliser une fonction de lien (g) pour transformer la moyenne des Y en une combinaison linéaire de variables explicatives. La fonction de lien utilisée pour les données de comptages est le log . La fonction de lien ne s'opère pas sur les observations, mais sur la moyenne des observations \hat{Y} .

$$\log(\hat{Y}_{ij}) = \beta_j + \beta_{Ess}Ess + \beta_{Surf}\log(Surfi)$$

Éq. II

III.D.1.c. Distribution des données observées et coefficient de dispersion

III.D.1.c.i) Distribution de la richesse spécifique, variable à expliquer

Les données de richesse spécifique pourraient suivre une distribution de Poisson si la variance résiduelle est égale à la moyenne. C'est-à-dire si le rapport entre la variance et la moyenne, appelé le *coefficient de dispersion*, est égal à 1.

$$\frac{\text{Variance}}{\text{Moyenne}} = 1$$

Éq. III

Or, il est fréquent que les données de richesse spécifique soient sous- ou sur-dispersées (le ratio est inférieur ou supérieur à 1). Dans le cas des données sur-dispersées – une variance plus forte que la moyenne – une distribution de *Négative binomiale* est plus appropriée. Dans le cas d'une sous-dispersion, une distribution de *Poisson généralisée* est plus adaptée. Au contraire de la *Négative binomiale*, la *Poisson généralisée* n'est pas prise en compte dans les commandes du logiciel R, donc elle doit être programmée à part, puis incorporée dans les modèles. Ainsi, nous avons utilisé une distribution plus modulable de la famille des *Négative*

binomiale-Poisson-mixture Polya double/Bernoulli (Gosselin, 2011) pour prendre en compte le facteur de dispersion et la possibilité d'une sous-dispersion.

III.D.1.c.ii) Relation entre richesse spécifique et surface du relevé

La variable *Surface* est continue et ne contient que des valeurs strictement positives. Nous acceptons l'hypothèse classique en écologie d'une relation logarithmique entre la richesse spécifique et la surface du relevé (Figure 1) (Frontier & Pichod-Viale, 1998 ; Nilsson *et al.*, 1988). Dans le modèle, cette variable est transformée en *logarithme* afin de linéariser les données.

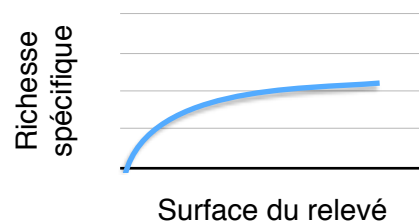


Figure 1. Courbe montrant l'hypothèse d'une corrélation logarithmique entre richesse spécifique et surface du relevé. $Y \propto Surf^{\beta_{Surf}}$ avec $0 < \beta_{Surf} < 1$

En raison de la dépendance de cette variable avec la provenance du jeu de données, chaque modèle doit comporter ce paramètre s'il y a plusieurs protocoles dans le même sous-jeu de données et dont un de ces protocoles est CBN.

III.D.2. Modèle 2

Dans ce modèle, le paramètre *Surface* n'intervient pas simplement en additionnel comme dans le Modèle 1, mais en additionnel et en interaction avec le jeu de données (Éq. II). Cette interaction entre le jeu de données et la surface du relevé permet de considérer un coefficient γ . Ce second modèle de base est appelé ici Modèle 2.

$$\log(\hat{Y}_{ij}) = \beta_j + \gamma_{ij} \log(Surf_i)_j + \beta_{Ess} ESS$$

Éq. IV

III.D.3. Modèle 3 : l'ajout de la variable environnementale humidité relative

À partir du Modèle 1 et afin d'étudier l'effet d'une variable environnementale, celle-ci peut être incluse dans le modèle soit en additionnel, soit en interaction avec le paramètre *essence*. Ici, nous nous limitons à un effet en additionnel, mais dans la suite de l'étude, il est prévu de tester l'effet en interaction. Voici le Modèle 3, avec l'effet *humidité* :

$$\log(\hat{Y}_{ij}) = \beta_j + \gamma_{ij} \log(\text{Surfi}) + \beta_{Ess} \text{Ess} + \beta_{Hum} \text{Hum}_i$$

Éq. V

Hum : variable explicative secondaire quantitative et continue. Nous considérons que la forme de sa corrélation avec le log de la richesse spécifique est linéaire.

β_{Hum} : paramètre de l'humidité relative

III.E. *Choix d'une approche bayésienne et rappel du théorème de Bayes*

Pour plusieurs raisons, le choix a été fait d'utiliser une approche bayésienne au lieu de fréquentiste pour expliquer la distribution des observations y .

1. Une meilleure prise en compte de la sous- ou sur-dispersion des données observées (Gosselin, 2011) (cf. §III.D.1.c.(i)).
2. Un meilleur contrôle des paramètres (θ) des variables explicatives. En fréquentiste, les effets spécifiques sont fixes, or l'approche bayésienne cherche à prendre en compte l'incertitude de ces paramètres. Cette incertitude n'est pas estimée par une valeur « optimale », mais elle est intégrée comme une distribution de probabilité (Barbier *et al.*, 2009).
3. La prise en compte des incertitudes permet une meilleure souplesse dans la formulation du modèle, mais elle nécessite un temps plus long pour sa formulation et programmation.
4. L'absence de l'obligation d'un estimateur symétrique, de forme gaussienne ; les *Intervalles de confiances* des estimateurs peuvent être dissymétriques.
5. Une meilleure prise en compte de l'effet aléatoire de l'autocorrélation spatiale des placettes (Saas & Gosselin, 2014). Ce dernier point ne sera pas abordé ici, mais il est prévu par la suite.

L'approche bayésienne, comme dans l'approche fréquentiste, permet d'inférer la distribution des observations (y) à partir des variables explicatives (x) et des paramètres (θ), θ étant l'ensemble des β du modèle linéaire. Une des grandes différences avec l'approche fréquentiste réside dans le fait de devoir décrire préalablement l'incertitude sur les valeurs des β , représentés par θ . On suppose que θ suit une densité de probabilités. En résumé, l'approche fréquentiste fait l'hypothèse que θ est fixe tandis que l'approche bayésienne, qui est purement probabiliste, ne considère pas comme fixe θ , mais que θ suit une densité de probabilités. Cette information est réactualisée suite à chaque réalisation des observations.

III.F. Application de l'approche bayésienne dans cette étude

Les modèles bayésiens ont été ajustés par un processus à temps discret de Monte-Carlo par chaînes de Markov (MCMC) (Roberts & Rosenthal, 2009). Trois trajectoires à 25 050 itérations ont été simulées pour chaque modèle avec une période de chauffe (*burnin period*) ou d'initialisation de 50 itérations et un éclaircissement périodique (*thin*) de 15. À la sortie de chaque modèle, 5 000 valeurs ont été ainsi gardées pour chaque coefficient du modèle.

Trois outils sont utilisés pour vérifier la robustesse de chaque modèle : la convergence des valeurs simulées, l'autocorrélation des MCMC et le test de *discrépance*. La convergence des simulations de chaque modèle a été vérifiée par le diagnostic de Gelman et Rubin (Gelman *et al.*, 2004). Il est souhaitable que l'indice de Gelman calculé soit inférieur à 1,1. L'autocorrélation entre les chaînes a été vérifiée par visualisation graphique.

Ensuite, pour diagnostiquer la qualité du modèle, nous avons utilisé un *test de discrédance*². Ce test permet de vérifier que les données simulées par le modèle s'ajustent bien aux données observées, du point de vue de la dispersion. En effet, si le modèle correspond bien aux données du point de vue de la dispersion, le paramètre *test* prend ses valeurs dans une distribution uniforme entre 0 et 1 et sa valeur ne doit être ni trop proche de 0, ni trop proche de 1.

III.G. Lecture des effets des variables explicatives

Dans la sortie du modèle, on peut lire la moyenne des estimateurs de chaque β estimé, plus l'écart type autour de cet estimateur. Si l'intervalle autour de l'estimateur inclut 0 et donc contient des valeurs positives et négatives, cela veut dire que ce paramètre peut avoir des effets différents de façon aléatoire. La Figure 2 montre, à titre d'exemple, la distribution, des estimateurs du coefficient de l'effet de l'essence du couple *Quercus petraea-Q. robur*. Dans ce cas, l'effet de l'essence peut être négatif ou positif aléatoirement, il n'est donc pas significatif.

² On peut aussi y lire *Goodness of Fit* (GOF).

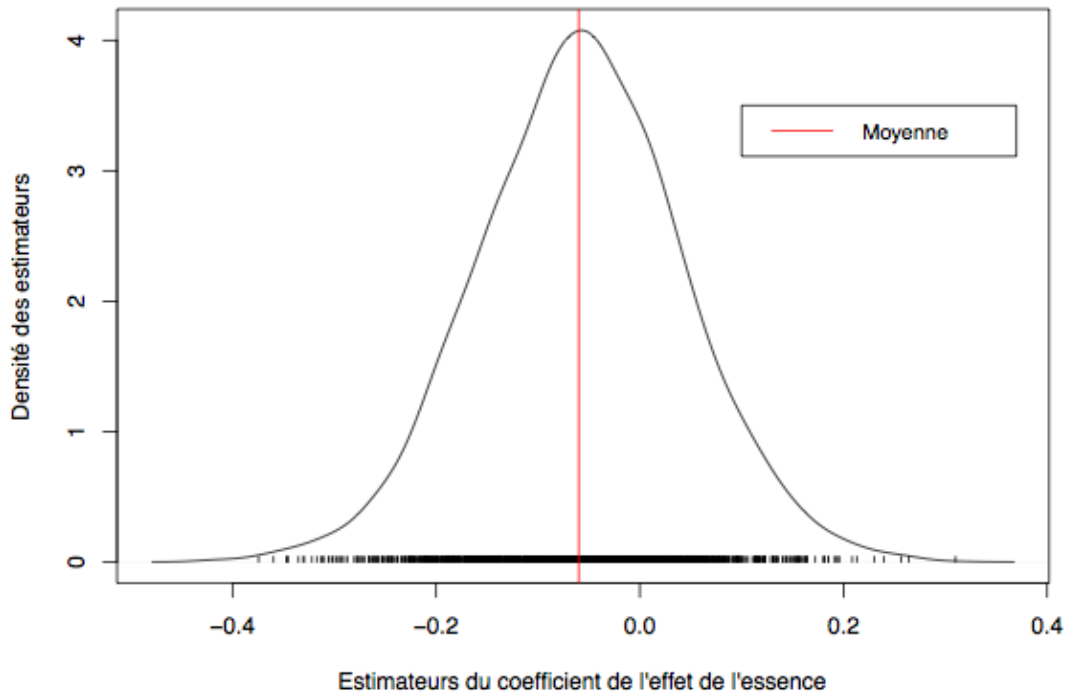


Figure 2. La fréquence des valeurs estimées par les MCMC pour le coefficient β_{Ess} de l'effet de l'essence pour le couple *Quercus petrae* et *Q. robur*, à partir du Modèle 2.

III.G.1. Analyse de la significativité et de la magnitude

Ensuite, la significativité et la magnitude de cet effet ont été calculées pour chaque modèle et chaque couple d'essence. La significativité S est calculée comme la différence entre les richesses spécifiques théoriques des deux essences pour chaque coefficient de β_{Ess} estimé.

$$S = RS_{Ess1} - RS_{Ess2}$$

Éq. VI

Pour le calcul de S , on réduit le modèle linéaire (Éq. II). Sachant que la variable *essence* peut prendre deux valeurs $\{-1,1\}$, chaque β_{Ess} simulé dans les MCMC peut être multiplié par -1 ou par 1 selon l'essence considérée.

$$S = \exp(-\beta_{Ess}) - \exp(\beta_{Ess})$$

Éq. VII

L'effet de l'essence est significatif si S est significativement différent de 0, c'est-à-dire que si l'*Intervalle de Confiance* (IC) autour de la valeur moyenne de S calculée sur l'ensemble des valeurs simulées des MCMC ne contient pas 0. En pratique, on calcule l'IC à 95 % pour une significativité à 5 % ($P < 0,05$) ou à 99 % pour une significativité à 1 % ($P <$

0,01). Les codes utilisés pour indiquer les seuils de significativité des résultats estimés sont donnés dans le Tableau 4.

Tableau 4. Récapitulation des codes utilisés pour signaler les seuils de significativité

Seuils et IC	codes de significativité
0,05 ; IC ₉₅	*
0,01 ; IC ₉₉	**
< 0,01 ; IC _{<100}	***

Pour évaluer la magnitude de l'effet, M , on regarde le ratio entre les deux RS : en quelle proportion, la première essence est-elle plus riche ou plus pauvre en épiphytes que la seconde ?

$$M = \frac{RS_{Ess1}}{RS_{Ess2}}$$

Éq. VIII

La magnitude permet d'identifier, à partir d'un *seuil de négligeabilité*, l'ampleur du phénomène observé. Nous avons choisi un seuil de 10 %. Ce seuil permet de fixer trois catégories d'effet. La proportion de magnitudes M dans une classe permet de déterminer si le phénomène est négligeable ou pas. Si 95 % des M calculées sont dans l'intervalle [0,90 ; 1,10] – le rapport entre les deux richesses est proche de 1 – on déduit que la magnitude de l'effet observé est négligeable. Si 95 % des M calculées sont inférieures ou égales à 0,90, on considère que la magnitude effet est non-négligeable négativement. Et si 95 % des M calculées sont supérieures ou égales à 1,10, on déduit que la magnitude de l'effet est non-négligeable positivement. Le Tableau V résume ces seuils de négligeabilité.

Tableau 5. Les catégories d'effet de la magnitude au seuil de négligeabilité de 0,10 avec la description de l'effet et les codes pour exprimer les proportions importantes des M calculés

Catégorie au seuil de négligeabilité de 10 %	Effet	Proportion des M calculés par catégorie		
		95 %	99 %	près de 100 %
$M \leq 0,90$	négatif, non négligeable	-	--	---
$0,9 < M < 1,1$	négligeable	o	oo	ooo
$M \geq 1,10$	positif, non négligeable	+	++	+++

En réduisant l'Équation II pour l'effet *essence*, tout en considérant les autres variables fixes, la magnitude de l'effet de l'essence pour chaque β_{Ess} simulé s'écrit :

$$M = \exp(-2\beta_{Ess})$$

Éq. IX

Dans l'exemple des *Quercus*, la magnitude moyenne est égale à 1,24. Cela signifie qu'en moyenne, *Quercus petraea* est 24 % plus riche en épiphytes que *Q. robur*. Les proportions ou probabilités empiriques des M par catégorie d'effet pour cet exemple sont affichées dans le Tableau 6.

Tableau 6. Exemple des proportions de magnitudes calculées sur l'ensemble des simulations des MCMC pour le sous-jeu de données *Quercus petraea-Q. robur*

Intervalles des magnitudes	Proportion des magnitudes
$M \leq 0,90$ (effet négatif non négligeable)	0,13
$0,90 < M < 1,10$ (négligeable)	0,33
$M \geq 1,10$ (effet positif non négligeable)	0,54

On voit dans ce tableau qu'aucune catégorie ne regroupe plus de 95 % des M . L'effet est négligeable dans 33 % des cas, positif dans 54 % des cas (*Q. petraea* est plus riche de façon non négligeable) et négatif dans 13 % des cas (*Q. robur* est plus riche de façon non négligeable). À cause de la grande variabilité des M , on ne peut donc conclure sur la magnitude.

III.G.2. Comparaison des modèles

La comparaison des modèles se fait par le calcul de deux indices : le DIC (Deviance Information Criterion) et l'IC (Information Criterion)³, mais nous n'utiliserons que l'IC car il sélectionne moins de variables que le DIC (Ando, 2007). Dans les analyses, le Modèle 1 sera considéré comme le modèle de référence et les IC des autres modèles seront indiqués par leur écart au premier modèle. Plus la valeur d'IC est faible, meilleur est le modèle.

III.H. Outils informatiques

L'ensemble des analyses statistiques a été fait sous R avec le package « nimble » (NIMBLE) qui permettent une grande souplesse lors de la construction des modèles bayésiens et un temps de calcul relativement réduit par rapport à d'autres langages de ce type. Ce package compile avec le langage informatique C++ et peut utiliser les modèles du langage BUGS.

³ Critère d'information

IV. Résultats

IV.A. La significativité de l'effet essence

Les résultats statistiques résumant les 5 000 simulations de chaque modèle pour chaque couple d'essences se trouvent ci-après. Le Tableau 7 donne les estimateurs du coefficient associés à l'effet d'essence, l'écart type pour chaque estimateur et le niveau de significativité de l'effet.

Tableau 7. Les estimateurs moyens du coefficient de l'effet essence pour chaque modèle (Coeff.) avec leur écart type (ÉT) et leur significativité (Sig.). En gras, les intervalles qui ne dépassent pas ou qui égale 0. Le Tableau 3 rappelle les codes des binômes

Codes binômes	Modèle 1			Modèle 2			Modèle 3		
	Coeff.	ÉT	Sig.	Coeff.	ÉT	Sig.	Coeff.	ÉT	Sig.
QQ	-0,09	±0,10		-0,09	±0,11		-0,09	±0,12	
FaA	-0,32	±0,05	***	-0,34	±0,05	***	-0,31	±0,05	***
FaAc	0,11	±0,12					0,12	±0,12	
FaCa	-0,01	±0,06		0,01	±0,07		-0,01	±0,08	
FaQ_GNB	-0,09	±0,04	**				-0,09	±0,04	*
FaQ	-0,04	±0,02		-0,06	±0,02	*	-0,04	±0,04	
FaQp	-0,03	±0,03		-0,03	±0,03		-0,03	±0,03	
FrAl	0,02	±0,04					0,02	±0,04	
FrP	0,01	±0,07					0,01	±0,07	
FrQp	0,01	±0,05					0,01	±0,06	
FrQr	-0,04	±0,07					-0,02	±0,07	
PA	-0,03	±0,18					-0,10	±0,17	

Les estimateurs qui traduisent un effet significatif ou proche du seuil de significativité de l'essence sur la richesse spécifique sont indiqués en gras ; l'intervalle de confiance autour de leur moyenne ne passe pas par 0. Les étoiles indiquent les seuils de significativité (cf. Tableau 4) Tous les couples avec *F. sylvatica* (Fa) ont des effets importants de l'essence sauf en appariement avec *Carpinus betulus*. La moyenne des estimateurs pour le couple *Q. petraea* – *Q. robur* est plus éloignée de 0 que la grande majorité des autres estimateurs, ce qui conduit un effet de l'essence légèrement plus important, mais la variabilité des estimateurs pour ce couple est trop importante pour considérer cet effet comme significatif.

Pour tous les modèles testés, les diagnostics de *discrédance*, de convergence, d'autocorrélation étaient corrects. En particulier, l'ensemble des valeurs du test de *discrédance* se trouvait dans l'intervalle [0,40 ; 0,60] à l'exception de celles du couple *Populus nigra – Acer negundo*.

L'hypothèse globale qu'il y a un effet de l'essence sur la richesse spécifique n'a été validée statistiquement que pour le couple *Fagus sylvatica–Abies alba*. Ce résultat est confirmé par les trois modèles testés (*cf.* Tableau 7). La Figure 3 montre que l'effet de l'essence est toujours dans le même sens (*F. sylvatica* est plus riche que *A. alba*), mais que la magnitude de l'écart moyen de la richesse entre essences dépend du jeu de données. Les observations de CBN sont moins variables que celles de GNB quelque soit l'essence, tandis que la variabilité de la richesse spécifique associée à *F. sylvatica* est très importante dans GNB. Cependant, cette analyse ne prend pas en compte l'effet de la station, toutes les observations étant mélangées sur la Figure 3 pour une même provenance des données.

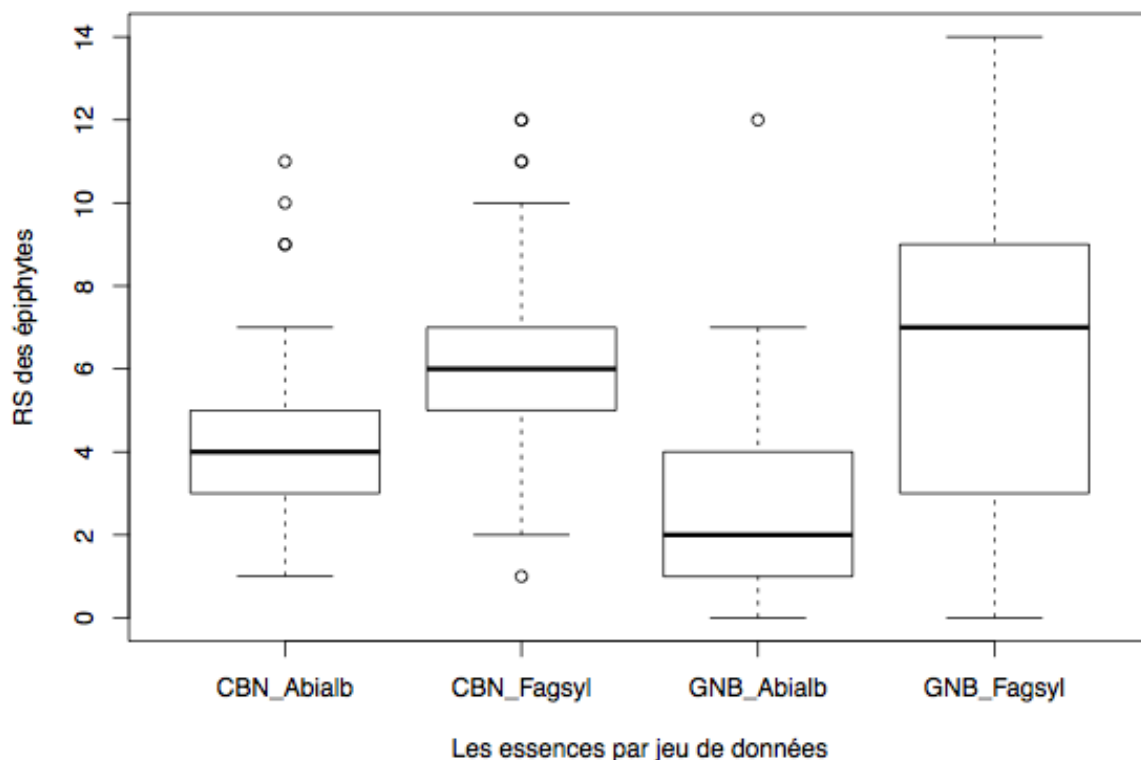


Figure 3. Les différences en richesse spécifique en fonction à la fois du jeu de données, donc du protocole utilisé, et de l'essence.

Pourtant, d'autres résultats s'approchaient des seuils de significativité, sans toutefois les dépasser comme pour les couples *Fagus sylvatica*–*Acer campestre*, *Quercus petraea*–*Q. robur*, *Fagus sylvatica*–*Quercus sp.* et *F. sylvatica*–*Quercus petraea*. L'Annexe III montre la variabilité de la richesse par essence pour ces autres couples, mais on observe les mêmes phénomènes que sur la Figure 3.

IV.B. La magnitude de l'effet essence

Le Tableau 8 donne les magnitudes calculées pour chaque couple. Le seul couple à avoir une magnitude fortement non négligeable est *F. sylvatica* – *A. alba*. *F. sylvatica* est presque deux fois plus riche en épiphytes que *A. alba*. Pour les deux couples *F. sylvatica*–*Q. sp.* (cf. §III.C. et Tableau 3), l'ensemble des magnitudes sont positives, mais leur répartition ne permet pas d'atteindre le seuil de 10 % de différence entre essences.

Tableau 8. La magnitude de l'effet de l'essence pour les trois modèles.

Codes binômes	Magnitude moyenne			Seuils de négligeabilité		
	Mod 1	Mod 2	Mod 3	Mod 1	Mod 2	Mod 3
QQ	1,24	1,24	1,23			
FaA	1,91	1,97	1,88	+++	+++	+++
FaAc	0,83		0,82			
FaCa	1,03	0,99	1,02			
FaQ_GNB	1,20		1,19	>1 (99,6 %)		>1 (99,1 %)
FaQ	1,09	1,12	1,09	>1 (97 %)	>1 (99%)	>1 (97 %)
FaQp	1,06	1,06	1,06			
FrAl	0,96		0,96			
FrP	0,98		0,98			
FrQp	0,99		0,99			
FrQr	1,09		1,04			
PA	1,13		1,30			

IV.C. Valeurs de l'Information Criterion

En comparant les IC des modèles (Tableau 9), on constate rarement une différence de plus de 5 unités d'IC, ce qui suggère qu'il n'y a pas de vraie différence entre les modèles pour

expliquer la distribution des richesses spécifiques, sauf dans le cas de *Fagus sylvatica*–*Quercus sp.* (FaQ), où le Modèle 2 est nettement meilleur.

Tableau 9. Les différences des valeurs de l'Information Criterium en prenant le Modèle 1 comme référence.

	QQ	FaA	FaAc	FaCa	FaQ_GNB	FaQ	FaQp	FrAl	FrP	FrQp	FrQr	PA
Mod 1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Mod 2	0,4	-2,6		-0,2		-12,9	3,3					
Mod 3	2,0	2,8	3,7	1,0	-0,3	4,3	-1,0	4,3	2,7	4,4	1,9	-3,7

IV.D. Résumé

Le seul couple pour lequel il y a une différence significative et forte en richesse spécifique des bryophytes par essence est *Fagus sylvatica*–*Abies alba* avec *F. sylvatica* portant presque deux fois plus d'espèces épiphytes qu'*Abies alba*. Des tendances sont ressenties pour les couples de *F. sylvatica*–*Quercus sp.*, *F. sylvatica*–*Q. petraea*, et *F. sylvatica*–*Acer campestre*. Pour les couples *Quercus petraea*–*Q. robur* et *Populus nigra*–*Acer negundo*, les résultats du test de magnitude suggèrent qu'il existe des différences, mais la variabilité dans les observations est trop importante pour déceler un effet fort de façon constante. Point intéressant, aucun des appariements avec *Fraxinus excelsior* n'a produit de résultat significatif, si ce n'est que *F. excelsior* semblerait être plus riche lorsqu'il est comparé à *Quercus robur* qu'avec *Quercus petraea*.

V. Discussion

V.A. Réflexions sur la richesse spécifique en fonction de l'essence

En réponse à la première hypothèse sur l'effet de l'essence sur la richesse spécifique des épiphytes, nous avons vu que seul le couple *Fagus sylvatica*–*Abies alba* avait des différences significatives et non négligeables, *F. sylvatica* portant un cortège de bryophytes deux fois plus riche que *Abies alba*. Il est intéressant de noter que cet appariement d'essences est le seul à contenir un résineux, tous les autres couples ne contiennent que des feuillus. La distance phylogénétique pourrait, elle-seule, expliquer cette distance en richesse spécifique, mais d'autres études comme Humphrey *et al.* (2002) ont déjà suggéré que ce n'est pas suffisant.

Ensuite, les couples *F. sylvatica*–*Quercus sp.* suggèrent des différences. Les différences pour ces deux couplages et les trois modèles sont généralement significatives tandis que leurs

magnitudes sont négligeables à un seuil de 10 %. Si on acceptait un seuil inférieur, les magnitudes deviendraient non négligeables parce que presque la totalité des magnitudes calculées sont supérieures à 1 en faveur de *F. sylvatica* (cf. Tableau 8) et que l'effet est significatif ou en limite de significativité (cf. Tableau 7). À un seuil de 10 %, ce ne sont que 70 % des magnitudes qui sont non-négligeables.

Rappelons-nous qu'un des couples *F. sylvatica*–*Q. sp.* (FaQ) regroupe tous les chênes. Cette démarche a été justifiée suite aux résultats du couple *Q. petraea*–*Q. robur*, qui sont négligeables, malgré une moyenne de magnitude très élevée (1,24) en faveur de *Q. petraea*. La grande variabilité entre les placettes est telle que les valeurs de magnitude pour ce couple sont peu précises. Mais à cause de la moyenne élevée, on peut considérer que *Q. petraea* aurait tendance à être plus riche en espèces que *Q. robur*. D'autres couples d'essences sont dans la même situation : valeur moyenne non négligeable mais une grande variabilité entre placettes. Il s'agit des couples *Q. petraea*–*Q. robur*, *F. sylvatica*–*Acer campestre*, *F. sylvatica*–*Quercus sp.*, *Populus nigra*–*Acer negundo*.

S'il n'y a pas de différence significative entre les chênes, on s'attendrait à ce qu'il n'y ait pas de différence entre les couples *F. sylvatica*–*Q. sp.* et *F. sylvatica*–*Q. petraea*. Or, nos résultats semblent vouloir faire preuve du contraire. Les analyses sur ce dernier couple démontrent que le nombre d'espèces épiphytes est sensiblement le même sur les deux essences, ce qui est en contradiction avec les résultats sur l'ensemble des chênes.

Avec du recul, ce résultat est moins surprenant car la richesse spécifique de tous les chênes confondus est plus faible que pour *Q. petraea* tout seul. Comme *Q. robur* aurait une tendance à être moins riche que *Q. petraea* (cf. Tableaux 7 et 8), il tire la moyenne de tous les chênes vers le bas. Du coup, la différence avec *F. sylvatica* est plus nette. *Q. petraea* serait-il l'essence de chêne la plus riche en épiphytes ? Pour répondre à cette question, on aura besoin de plus de placettes avec les deux espèces de chêne présentes simultanément. Les couples d'essences de chênes principales et *Fraxinus excelsior* viennent en appui à cette hypothèse – *F. excelsior* serait plus riche que *Q. robur* mais égal face à *Q. petraea* ; la variabilité entre placettes et le faible nombre de placettes (11 et 12) pourraient expliquer la non-significativité des résultats.

La faible moyenne des magnitudes pour le couple *F. sylvatica*–*Acer campestre* est intéressante car ce résultat suggère qu'*Acer campestre* est la seule essence dans notre base de

données qui serait plus riche en épiphytes que *F. sylvatica*. Mais, à nouveau, il faudrait un échantillon plus grand pour pouvoir déceler une vraie tendance.

Le couple *Populus nigra*–*Acer negundo* est un cas particulier car ces données viennent d'un seul dispositif destiné à étudier les incidences sur la biodiversité suite à l'arrivée récente et au développement naturel d'une espèce exotique, *Acer negundo*. L'ensemble des placettes se situent sur des îles d'un tronçon de 74 km de la Loire, donc il y a peu de différences écologiques entre les quatorze placettes. Les moyennes des magnitudes laissent entendre que *Populus nigra* serait plus riche que l'espèce exotique, ce qui conduit à la question de l'effet de la durée de résidence (co-évolution). Les essences autochtones ont-elles développé des cortèges spécifiques d'épiphytes plus riches et/ou plus diversifiés que les essences récemment arrivées sur le territoire ? Si oui, y a-t-il un temps d'ancienneté nécessaire pour le développement d'une co-existence entre essence et un cortège spécifique de bryophytes ? Notons que la notion d'essence introduite est souvent comprise dans un contexte de mondialisation récente où les flux entre milieux éloignés sont facilités par les mouvements des humains, mais on sait que les essences sont arrivées à des époques variables comme *Carpinus betulus* qui est arrivé assez tardivement en Europe de l'ouest en passant par la Germanie il y a 2 000 ans environ selon les cartes polliniques (Huntley & Birks, 1983). La durée de résidence de l'essence dans notre base de données pourrait être utilisée comme co-variable explicative, mais notre dispositif n'est pas assez élaboré pour explorer en profondeur ces questions.

Parmi les résultats analysés ici, seuls les appariements avec *Fraxinus excelsior* n'ont pas fourni de résultats significatifs. Cette absence de résultat significatif est très probablement liée au faible nombre de placettes contenant cette essence et au fait que l'ensemble de ces placettes viennent de CBN. Ce serait bien de compléter ces données avec des placettes venant d'autres régions.

On peut néanmoins se demander pourquoi les appariements avec *F. excelsior* ont tous produit les mêmes moyennes de magnitudes (~1,00), à l'exception du *Quercus robur*. Les essences comparées – *Alnus glutinosa*, *Populus nigra* et *Quercus petraea* – seraient-elles égales entre elles en termes de richesse spécifique ? La composition des communautés, est-elle différente pour chacune de ces essences ou est-elle la même pour les trois essences comme ce semblerait être le cas pour la richesse spécifique ? Ou par hasard,

Fraxinus excelsior possède-t-il une capacité d'accueil des cortèges d'épiphytes plus importante que pour d'autres essences et qui lui permet plus facilement de recevoir de nouveaux cortèges d'épiphytes en s'installant dans des nouveaux milieux ? Des analyses sur la composition des communautés pourraient apporter des réponses, mais il serait nécessaire d'abord d'élargir l'échantillonnage pour ces couples en question.

V.B. Influence de l'humidité : un facteur environnemental

Pour répondre à la deuxième question de l'introduction, la co-variable *humidité relative* a été incorporée de façon additionnelle dans le Modèle 1 (*cf.* §III.D.3.). Remarquons que les résultats de ce Modèle 3 diffèrent à peine de ceux du modèle de référence, et en plus les valeurs d'IC ne sont que rarement améliorées par l'ajout de cette co-variable en additionnel. La première conclusion est que cette variable ne semble pas modifier l'influence de l'essence sur la richesse. Mais cette conclusion est un peu hâtive tant que d'autres variables environnementales ne sont pas testées et incorporées comme co-variables en additionnel ou en interaction avec l'effet de l'essence.

V.C. Choix de modèle

Comme cela vient d'être rappelé, trois modèles ont été testés :

Modèle 1 avec l'effet de l'essence et de la surface comme variables en additionnel,

Modèle 2 avec l'effet de l'essence et l'interaction entre les effets de la surface et du jeu de données et

Modèle 3 qui est le premier modèle avec l'ajout en additionnel de la variable de l'humidité.

Remarquons que sur douze couples d'essence, sept ne se trouvaient que sur les placettes issues d'un seul jeu de données. Pour ces sept modèles, il n'y a naturellement pas de différence entre les Modèles 1 et 2. Pour l'ensemble des trois modèles par couple, les sorties des différentes étapes des analyses statistiques sont sensiblement similaires, et les valeurs d'IC s'écartent peu du Modèle 1, le modèle le plus simple. Pour le Modèle 2, trois sur cinq couples avaient une amélioration dans la note d'IC. Pour le Modèle 3, ce taux est presque inversé : trois sur douze modèles ont apportés une amélioration.

De manière générale, le Modèle 2 avec interaction entre le jeu de données et la surface du relevé semblerait plus adapté à expliquer la distribution des observations, mais les écarts

de valeurs d'IC sont trop faibles pour conclure définitivement, à l'exception du couple *F. sylvatica-Quercus sp.* (tous les chênes confondus). Pour ce couple, le Modèle 2 se confirme comme étant le meilleur modèle avec plus de douze unités de différence d'IC.

Naturellement, on s'interroge sur la particularité de ce résultat. Très probablement, cette amélioration importante du modèle est due à la taille de l'échantillon qui est en moyenne trois fois plus grande que pour les autres couples : le nombre moyen de placettes par couple d'essence est de 30, or pour ce couple, le nombre est 103. L'effort de l'échantillonnage serait donc un facteur important pour identifier les phénomènes sous-jacents aux observations.

V.D. Perspectives pour la suite de l'étude

Pour l'instant, nous n'avons répondu entièrement qu'à la première question qui concerne l'effet de l'essence sur la richesse en épiphytes. Le dispositif équilibré a permis de démontrer que certaines essences semblent avoir des cortèges plus riches. Il faudra maintenant continuer à explorer les variables environnementales afin de vérifier qu'il n'y a pas d'effet de variables environnementales qui viendraient interagir avec l'effet de l'essence. Pour cela, d'autres modèles sont à envisager :

- Modèle 4 : le Modèle 1 auquel on ajoute une interaction entre la variable environnementale et la variable *essence*.
- Modèle 5 : le Modèle 2 auquel on ajoute une variable environnementale comme co-variable en additionnel.
- Modèle 6 : le Modèle 2 auquel on ajoute une interaction entre la variable environnementale et la variable *essence*.

Les résultats obtenus pourront ainsi démontrer si l'effet de l'essence synthétise à lui seul les variables environnementales ou si cet effet est lui-même en interaction avec ces variables.

Nous n'avons étudié jusqu'à présent que la richesse spécifique. À partir des susdits modèles et en changeant la variable à expliquer – l'abondance des espèces ou la composition des communautés (présence-absence d'espèce) – nous pourrions espérer d'apporter d'autres informations. Par exemple l'analyse de la composition des communautés pourrait révéler des différences au niveau de la diversité- β , c'est-à-dire le nombre d'espèces différentes entre couples d'essences, même si la richesse spécifique est la même. Par la suite, on pourrait identifier les espèces rares ou très sélectives qui seraient plus sensibles aux changements d'essences dans les peuplements.

Une autre piste à explorer pour améliorer les modèles est l'autocorrélation spatiale entre les placettes qui serait traitée comme une variable à effet aléatoire et incorporée dans les analyses par un modèle hiérarchique. En effet, certaines placettes sont très proches géographiquement, ce qui pourrait induire un biais.

Nous avons choisi dans un premier temps de travailler sur des sous-jeux de données équilibrés sur la variable *essence*. Ces analyses pourraient aussi être réalisées selon trois autres approches, qui permettraient de prendre en compte les tendances d'autres essences.

1. Rééquilibrer ces sous-groupes en faisant un appariement exact entre des individus d'essence différente ayant le même diamètre et se trouvant sur une même placette : par exemple pour une station avec 1 *Pinus silvestris* et 10 *Fagus sylvaticus*, la variabilité sur-représentée par les *F. sylvaticus* pourrait être davantage la conséquence des conditions de la station que de l'essence.
2. Étudier l'effet global de l'essence à partir de toutes les placettes ayant au moins deux essences présentes, en faisant l'hypothèse que le nombre élevé d'observations compensera le déséquilibre partiel de l'échantillon, toutes les essences n'étant pas simultanément présentes sur toutes les placettes.
 - a. uniquement avec les essences les plus fréquentes
 - b. regrouper les essences par catégorie — autochtone, rare, exotique...
3. Étudier l'effet global, mais en incluant des placettes à une seule essence en considérant ces placettes à essence unique comme des situations de conditions climatiques extrêmes. Les plantations en monoculture seront exclues.

Une dernière approche par ordination (AFC ou ACP) permettrait de voir les différences de composition entre essences et la répartition de la variance liées aux variables, mais cette approche ne permettrait pas d'isoler chaque facteur comme dans les approches jusqu'alors décrites.

VI. Conclusion

Les relations entre essence et épiphytes ont souvent reçu l'attention des scientifiques. Mais, les études publiées ont produit des résultats contradictoires, qui, dans la grande majorité des cas, peuvent être expliqués par l'effort de l'échantillonnage, les effets confondus entre variables notamment les effets du site et de l'essence, ou les effets non-contrôlés de la station. Nous avons essayé de maîtriser ces effets par des jeux de données équilibrés – essences appariées par placette – et d'élargir, dans la mesure du possible, la zone d'étude sur un maximum de régions. La constitution d'un jeu de données global à partir des sources de données très diversifiées et le développement des outils statistiques ont nécessité un temps de travail important, mais nécessaire.

Les premiers résultats présentés dans ce rapport confirment qu'il existe une relation entre phorophyte et richesse spécifique en épiphytes. Néanmoins, ils ne sont pas assez détaillés pour élaborer d'autres conclusions. Nous espérons que la suite de cette étude apportera d'autres informations permettant de mieux comprendre les relations spécifiques entre phorophyte et épiphytes, notamment en matière de composition des communautés pour les espèces rares. La prise en compte de la présence-absence des espèces au sein des cortèges permettra de répondre plus spécifiquement à cette question.

Un des objectifs de cette étude est de mieux comprendre le fonctionnement de la biodiversité des systèmes sylvicoles afin de pouvoir mieux prendre en compte les changements climatiques dans les projets de gestion forestière. En présence des changements que l'on commence à observer sur les aires de répartition des essences, la prise en compte des autres éléments de la biodiversité permettra d'être mieux informé sur les processus en cours, et d'être plus précis lors de la modélisation. Les réponses que nous espérons avoir en fin de stage apporteront plus d'éclaircissements sur relations entre essence et épiphytes.

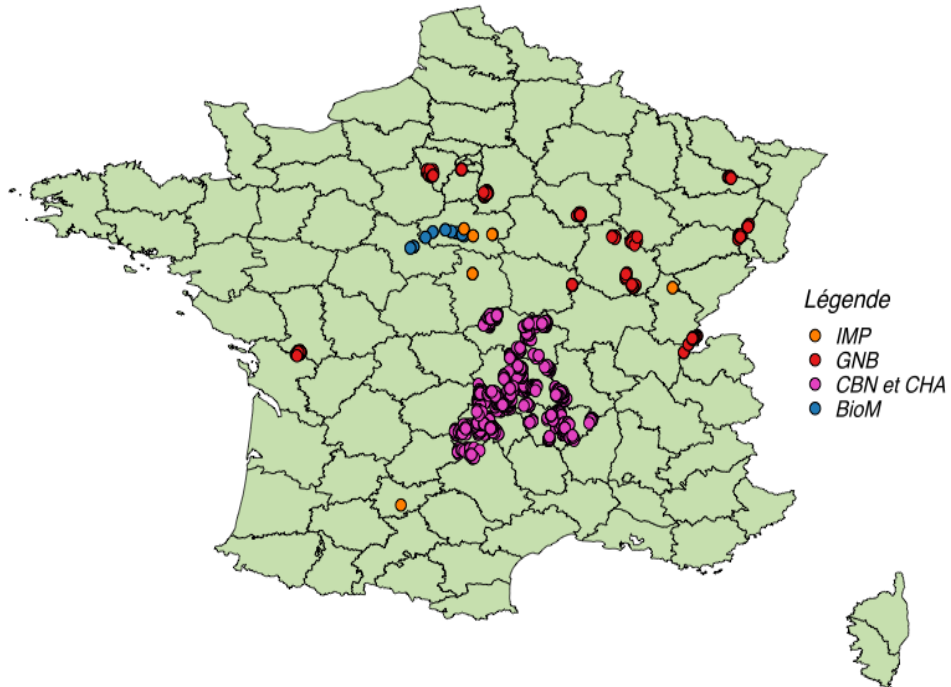
Bibliographie

- Ando, T. (2007). Bayesian predictive information criterion for the evaluation of hierarchical Bayesian and empirical Bayes models. *Biometrika*, 94(2), 443-458.
- Balandier, P. (2014). *Imprébio - Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité* (No. 10-MBGD-BGF-3-CVS-08). Nogent-sur-Vernisson: Irstea, MEDDE, MAAF.
- Barbier, S., Chevalier, R., Loussot, P., Bergès, L., & Gosselin, F. (2009). Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, 258(), S176-S186.
- Barbier, S., Gosselin, F., & Balandier, P. (2008). Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 254(1), 1-15.
- Bardat, J., & Aubert, M. (2007). Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation*, 139(1-2), 47-66.
- Barkman, J. J. (1958). *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe* (). Assen.: Van Gorcum & Comp. N.V..
- Bates, J. W., & Brown, D. H. (1981). Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. *Vegetatio*, 48, 61-70.
- Bedeneau, M., Sindou, C., Ruchaud, F., Bailly, A., & Crémière, L. (2001). Un partenariat scientifique original : la coopérative de données sur la croissance des arbres et des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, 53(2), 171-178.
- Bellen, S. v. (2010). Impact of climate change on forest fire severity and consequences for carbon stocks in boreal Québec, Canada: a synthesis. *Fire Ecology*, 6(3), 16-44.
- Braun-Blanquet, J. (1928). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Begetationskunde* ().
- Bussotti, F., Pollastrini, M., Holland, V., Brüggemann, W., & . . (2015). Functional traits and adaptive capacity of European forests to climate change. *Environmental and Experimental Botany*, 111, 91-113.
- Dumas, Y., & Boudier, P. (2017). Les bryophytes Loiretains: bilan des connaissances actuelles. *Symbioses*.
- Durand, Y., Brun, E., Merindol, L., Guyomarch, G., Lesaffre, B., & Martin, E. (1993). A Meteorological Estimation of Relevant Parameters for Snow Models. *Annals of Glaciology*, 18(1), 65-71.
- Ewald, J. (2000). The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science*, 3(1), 123-134.
- Frey, W., & H., K. (1995). Soziologie und Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten in Israzel und Jordanien. *Nova Hedwigia*, 61, 211-232.
- Fritz, O., Brunet, J., & Caldiz, M. (2009). Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *BRYOLOGIST*, 112(3), 488-505.
- Frontier, S., & Pichod-Viale, D. (1998). *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution* (2ème édition révisée ed.). Paris: Dunod.
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., & Rubin, D. B. (2004). *Bayesian Data Analysis* (2nd ed.). Boca Raton: Chapman & Hall.
- Glime, J. (2012). *Bryophyte Ecology*. Retrieved 01 oct 2012, 1, from <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>.
- Gosselin, F. (2011). *Propositions pour améliorer l'équipement biométrique du détective écologique. Application à la modélisation de la relation entre gestion forestière et biodiversité*. Unpublished HDR, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Gosselin, F., Paillet, Y., Gosselin, M., Durrieu, S., Larrieu, L., Marrell, A., et al. (2014). *Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité. Rapport final* (No. 10-MBGD-BGF-1-CVS-09). Paris: GIP-Ecofor.

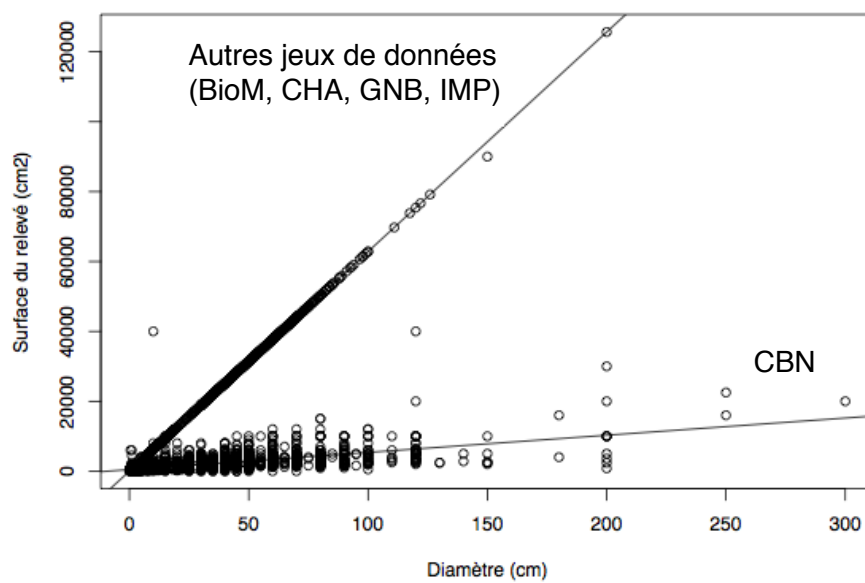
- Hazell, P., Kellner, O., Rydin, H., & Gustafsson, L. (1998). Presence and abundance of four epiphytic bryophytes in relation to density of aspen (*Populus tremula*) and other stand characteristics. *Forest Ecology and Management*, 107(1-3), 147-158.
- Heylen, O., Hermy, M., & Schrevels, E. (2005). Determinants of cryptogamic epiphyte diversity in a river valley (Flanders). *Biological Conservation*, 126(3), 371-382.
- Hong, W. S., & Glime, J. M. (1997). Comparison of Phorophyte Communities on Three Major Tree Species on Ramsay Island, Queen Charlotte Islands, Canada: Bryophyte vs Lichen Dominance. *Lindbergia*, 22(1), 21-30.
- Humphrey, J. W., Davey, S., Peace, A. J., Ferris, R., & Harding, K. (2002). Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: The influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, 107(2), 165-180.
- Huntley, B., & Birks, H. (1983). *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago* ().
- Soubeyoux, J.-M., Martin, E., et al. (2008). Safran-Isba-Modcou (SIM) : Un outil pour le suivi hydrométéorologique opérationnel et les études. *La Météorologie*, 63, 40-45.
- Kenkel, N. C., & Bradfield, G. E. (1981). Ordination of epiphytic bryophyte communities in a wet-temperate coniferous forest, South-Coastal British Columbia. *Vegetatio*, 45(8), 147-154.
- Landolt, E. (1977). *Ökologische zeigerwerte zur Schweizer flora*. Zürich: Veröff. Geobot. Inst. ETH.
- Le Moigne, P. (2002). Description de l'analyse des champs de surface sur la France par le système SAFRAN. *Rap. tech., Météo-France CNRM/GMME/MC2*.
- Lévy, G., Delatour, C., & Becker, M. (1994). Le dépérissement du chêne des années 1980 dans le Centre de la France, point de départ d'une meilleure compréhension de l'équilibre et de la productivité de la chênaie. *Revue Forestière Française*, 46(5), 495-503.
- Lewis, J., & Ellis, C. J. (2010). Taxon- compared with trait-based analysis of epiphytes, and the role of tree species and tree age in community composition. , 3(2), 203-210.
- Lücke, K., & Schmidt, W. (1997). Vegetation und Standortsverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv*, 68(4), 135-143.
- Nilsson, S. G., Bengtsson, J., & As, S. (1988). Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology*, 57(2), 685-704.
- Reich, P. B., Bakken, P., Carlson, D., Frelich, L. E., Friedman, S. K., & Grigal, D. F. (2001). Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology*, 82(10), 2731-3748.
- Roberts, G. O., & Rosenthal, J. S. (2009). Examples of adaptive MCMC. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 18(2), 349-367.
- Saas, Y., & Gosselin, F. (2014). Simulation-based comparative analysis of spatial count regression methods on regularly and irregularly-spaced locations. *Ecography*, 37(5), 476-489.
- Sáenz-Romero, C., Lamy, J.-B., et al. (2017). Adaptive and plastic responses of *Quercus petraea* populations to climate across Europe. *Global Change Biology*. 23(7), 2831-2847.
- Stevenson, C., Davies, C., & Rowntree, J. (2017). Biodiversity in agricultural landscapes: The effect of apple cultivar on epiphyte diversity. *ECOLOGY AND EVOLUTION*, 7(4), 1250-1258.
- NIMBLE User Manual Version 0.6-2*.
- Vellak, K., & Paal, J. (1999). Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity and Conservation*, 8(12), 1595-1620.
- Virtanen, A., Johnston, E., Crawley, M. J., & Edwards, G. R. (2000). Bryophyte biomass and species richness on the Park Grass Experiment, Rothamsted, UK. *Plant Ecology*.

ANNEXES

Annexe I : Localisation des placettes en France par jeu de donnée d'origine

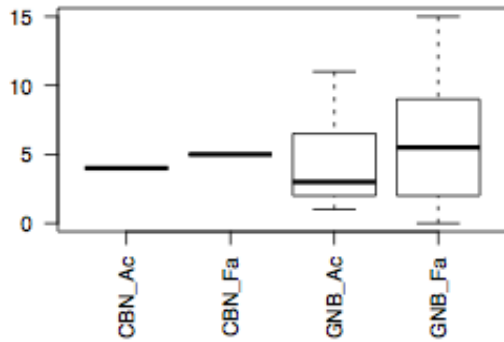


Annexe II : Corrélations entre la surface inventoriée et le diamètre du phorophyte

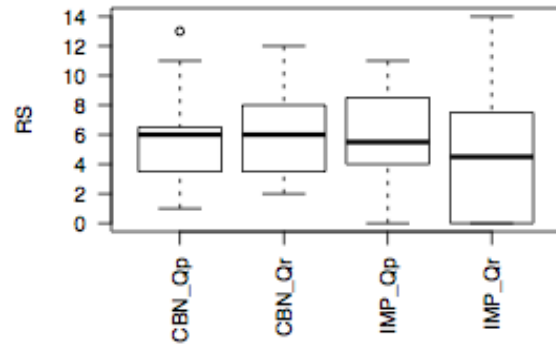


Annexe III : Les richesses spécifiques des épiphytes par essence et par jeu de données. L'effet de la station n'est pas représenté ici.

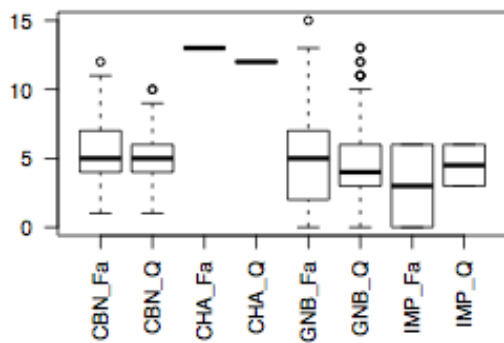
Fagus sylvatica (Fa) & Acer campestre (Ac)



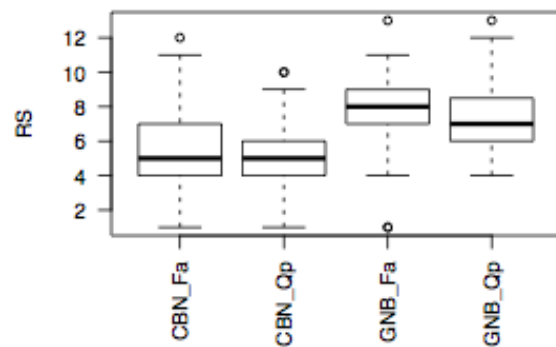
Quercus petraea (Qp) & Q. robur (Qr)



Fagus sylvatica (Fa) & Quercus sp. (Q)



Fagus sylvatica (Fa) & Quercus petraea (Qp)



Résumé

La présente étude s'inscrit dans une réflexion sur pratiques sylvicoles et les changements globaux qui sont en cours. Ces évolutions peuvent entraîner des modifications dans la structure de la composition des peuplements forestiers. Or, une partie de la biodiversité, en particulier les bryophytes épiphytes, utilise les arbres comme support et on peut se demander si un changement d'essence d'arbre risque d'entraîner des changements de la biodiversité des épiphytes. La bryoflore épiphyte fournit des habitats nécessaires à la survie d'autres espèces et elle joue un rôle dans les cycles du carbone et de l'eau. Il est donc important de comprendre les relations entre peuplement et cortèges d'épiphytes. À l'heure actuelle, peu d'études s'accordent sur les relations entre essence et cortège d'épiphytes. Nous tâchons d'analyser la relation entre essence et épiphytes en réduisant autant que possible les effets des autres variables environnementales à partir d'un jeu de données reconstitué, équilibré du point de vue des essences et étendu sur plusieurs régions de France. Les résultats préliminaires sur les richesses spécifiques des bryophytes par phorophyte laissent entendre qu'il existe un effet de l'essence sur les cortèges d'épiphytes, mais il manque encore des analyses sur l'abondance et la présence-absence des espèces pour confirmer cette hypothèse.

Abstract

The present study is part of a larger reflexion on forestry practises and global changes that forests are experiencing. These changes could possibly modify stands and, as a result, biodiversity which is dependant on these stands. Forest bryophytes, and in particular epiphytes, are a natural component of these systems and provide habitats for numerous other species. They also play important roles in the carbon and water cycles. Thus, the question arises, what are the possible effects of forest stand changes on epiphytes and the services they provide? In lieu of current scientific knowledge on the subject, the present study aims to analyse the relationship between tree species and epiphyte communities, through the use of a reconstructed balanced sampling design where the same tree species co-exist across a range of environmental conditions. Data is provided from various regions across France. Preliminary results on species richness suggest that there is indeed a tree species effect on bryophyte communities, but further studies are needed to confirm these results. These shall include species abundance and community composition by the presence or absence of species by phorophyte.