Décembre 2023

CONSERVATOIRES BOTANIQUES NATIONAUX

GUIDE METHODOLOGIQUE DE BRYOSOCIOLOGIE

OFB
OFFICE FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITÉ

Sommaire

PARTIE 1 INTRODUCTION 4
PARTIE 2 NOTIONS GÉNÉRALES DE BRYOSOCIOLOGIE 5
2.1. Quels objectifs pour la bryosociologie ? 5
2.2. Une approche liée à la morpho-structure des communautés 6
2.3. Relations entre les communautés de plantes vasculaires et les communautés bryophytiques 11
2.4. Quelle(s) méthode(s) utiliser ? 14
PARTIE 3 RÉALISATION DES RELEVÉS 16
3.1. Délimitation et stratification des relevés 16
3.2. La surface du relevé 21
3.3. Notion de saturation du relevé 22
3.4. Coefficients d'abondance-dominance 23
3.5. Coefficient de sociabilite ou indice d'agregation 23
3.6. Les informations à recueillir 24
3.7. Les difficultés rencontrées 26
PARTIE 4 SYNSYSTÈMES DES COMMUNAUTÉS BRYOPHYTIQUES 28
PARTIE 5 BIBLIOGRAPHIE 35

Table des figures

Figure 1 Les différentes formes de vie des bryophytes 10
Figure 2 Exemple de stratification sur un tronc d'arbre en forêt 17
Figure 3 Exemple de stratification sur des blocs de grès 18
Figure 4 Exemple de stratification le long d'un cours d'eau (ne sont pas figurées les communautés immergées) 18
Figure 5 Exemple de stratification sur un travertin (Hauguel et Messean, 2015) 19
Figure 6 Exemple de stratification sur un versant avec éboulis 20
Figure 7 Exemple de relevé des communautés vivaces terricoles à terro-humicoles en forêt 21

Table des tableaux

Tableau 1 Types de bryocénoses et enjeux d'analyse des synusies bryophytiques 11
Tableau 2 Nombre potentiel d'espèces par type de communauté 22
Tableau 3 Typologie des coefficients d'abondance-dominance 23
Tableau 4 Typologie des coefficients de sociabilité / indices d'agrégation 24
Tableau 5 Informations connexes aux relevés de bryocénoses 24
Tableau 6 Difficultés et techniques propres à la réalisation de relevés de bryocénoses 27
Tableau 7 Principales classes de synusies bryophytiques 29

Tableau 8 Principales classes de microcénoses bryo-trachéophytiques 30
Tableau 9 Synsystème (à l'alliance) du Guide des bryophytes de France (Hugonnot & Chavoutier, 2021)..... 31

© J.-C. Hauguel / CBN de Bailleul

PARTIE 1

INTRODUCTION

Ce guide traite du cas spécifique de la caractérisation des communautés bryophytiques. Cette caractérisation fait appel à la science phytosociologique qui a fait ses preuves pour caractériser les communautés de plantes vasculaires. Les principes généraux de la phytosociologie (vocabulaire, concepts, analyse des relevés, classification…) sont considérés comme acquis par le bryosociologue, le présent guide ne traite ainsi que de la déclinaison de la méthode au cas des bryophytes, avec les adaptations et éléments de compréhension pour y parvenir. Nous renvoyons le lecteur aux différents ouvrages de vulgarisation de la méthode phytosociologique (Guinochet, 1973 ; Boullet, 1999 ; Royer, 2009).

Contrairement à la phytosociologie, les ouvrages de référence pour l'apprentissage de la bryosociologie sont quasi inexistants en langue française et d'accès compliqué pour les ouvrages en langue étrangère. Plusieurs auteurs ont cependant contribué, en France, à l'amélioration des connaissances sur les communautés végétales dominées par les bryophytes (Allorge, Bailly, Bardat, Celle, Hauguel, Hébrard, Hugonnot, Jovet, Lecointe, Vadam…). On doit à Jacques Bardat les premiers éléments méthodologiques structurés concernant la bryosociologie. Ceux-ci, distribués sous forme de polycopiés lors de stages, n'ont cependant jamais été publiés à large échelle. Vincent Boullet (1988) a travaillé sur les relations entre synusies et microcénoses des pelouses calcicoles et plus récemment synthétisé les questions méthodologiques que soulève la bryosociologie dans une présentation faite au colloque de Saint-Mandé (2012) mais il manquait une synthèse permettant de présenter la méthode à suivre par les bryosociologues.

Les éléments du présent guide sont largement empruntés aux travaux de Jacques Bardat (1999, 2001) à qui ce document est modestement dédié. Ce guide est également inspiré du Mémento pour la pratique du relevé phytosociologique (Catteau, 2022a) qu'il vise à préciser pour la bryosociologie.

Enfin, il convient de garder à l'esprit que les concepts et méthodes développées dans ce document devraient être transposés aux communautés de lichens qui présentent de nombreuses similarités et interactions avec les communautés bryophytiques.

© J.C. Hauguel / CBN de Bailleul

PARTIE 2

NOTIONS GÉNÉRALES DE BRYOSOCIOLOGIE

2.1. QUELS OBJECTIFS POUR LA BRYOSOCIOLOGIE ?

La bryosociologie peut être appréhendée comme un outil permettant de compléter la description de biotopes qui présentent une diversité de micro-habitats favorables aux communautés bryophytiques (blocs rocheux, bois mort, murs, sol nu…). L'analyse des bryocénoses apporte une information plus fine sur un certain nombre de paramètres du milieu en plus de celle apportée par les trachéocénoses. Ces paramètres sont par exemple : le mésoclimat stationnel, l'existence de niches microclimatiques au sein des biotopes, le degré d'hygrométrie atmosphérique (que ce soit en conditions de confinement (ravins), d'exposition aux brouillards ou aux embruns), la pollution atmosphérique, notamment soufrée et azotée…En somme, la grande sensibilité des bryophytes vis-à-vis des modifications de leur environnement, confère à la bryosociologie la capacité de mettre en évidence de très faibles variations des conditions stationnelles.

Les superficies ou plus exactement les volumes vitaux occupés par les communautés bryologiques sont de taille plus réduite puisque les espèces les composant sont également de petite taille. Le fait que les bryophytes occupent des biotopes plus variés que les plantes vasculaires rend plus complexe leur approche et nécessite ainsi, dans la grande majorité des cas, d'individualiser leurs communautés. Il est assez évident que certaines bryophytes comme *Riccia fluitans* et *Ricciocarpos natans* doivent être intégrées aux relevés de trachéophytes (à Lemnacées et à *Azolla* en particulier), et cela prouve bien que c'est la différence de dimensions des plantes et de compartiment écologique occupé qui justifie la séparation de certaines communautés bryophytiques.

En tant qu'êtres vivants autotrophes, les bryophytes participent comme les trachéophytes à la structuration des écosystèmes et à la complexification des sols. Ils représentent un compartiment de la biodiversité tout aussi considérable que celui des plantes vasculaires. La caractérisation des

communautés bryophytiques permet donc, une fois celles-ci documentées à différentes échelles territoriales (nationale, régionale, départementale…) de faciliter l'évaluation de leur répartition, de leur état de conservation, de leur rareté et de leur niveau de menace. Elle permet également de qualifier l'état de conservation des complexes d'habitats qui les accueillent. Ces statuts peuvent ainsi être utilisés pour la bioévaluation de sites et la priorisation d'actions de conservation. En effet, à l'instar des communautés végétales, il est parfois plus facile de prioriser des actions pour des communautés que pour des espèces. Par exemple : veiller à la conservation des communautés de bois mort peut s'avérer plus efficace en termes de messages que de veiller à la conservation de quelques espèces de Céphaloziacées vivant dans ce type d'habitat.

Il faut noter que les arguments énoncés précédemment justifieraient aussi bien la prise en compte des communautés de lichens, d'algues, voire de cyanobactéries, nonobstant le degré de connaissance de ces groupes taxinomiques.

2.2. UNE APPROCHE LIEE A LA MORPHO-STRUCTURE DES COMMUNAUTES

La distinction entre les différentes communautés bryophytiques est basée sur l'individualisation de morpho-structures cohérentes. Deux types de formes biologiques ont été décrits pour caractériser la morphologie des espèces bryophytiques : les growth-forms (structures formelles de croissance des individus, définies par Meusel en 1935) et les life-forms (formes vitales ou formes biologiques, définies par Warming en 1896). La classification de Raunkier a également été adaptée pour les bryophytes, par exemple dans la Flore forestière française (Rameau *et al.*, 1989). Celle-ci a l'avantage de proposer une typologie permettant de classer les bryophytes selon leurs types architecturaux.

Le concept de growth-form (formes de croissance) est globalement basé sur les grands ensembles usuellement utilisés pour la détermination des espèces : mousses orthotropiques (proches de la signification d'acrocarpe), mousses plagiotropes (proches de la signification de pleurocarpe), hépatiques à feuilles et hépatiques à thalle. En ce sens, s'il présente une approche intéressante puisque proche des outils dichotomiques utilisées pour la détermination des espèces, ce concept présente aussi des limites pour séparer des végétations *in situ* car il ne prend pas en compte le cycle de vie des espèces (annuelles, vivaces…), critère déterminant pour comprendre le fonctionnement des communautés bryophytiques.

Nous retiendrons donc plutôt le concept de life-form (formes de vie) comme outil de description car il est, de notre point de vue, plus complet et plus facilement utilisable. Nous avons proposé quelques adaptations et, dans un souci de disposer d'un langage commun, nous avons nommé les différentes catégories selon la nomenclature de Raunkier (tout en la complétant et en l'adaptant).

Chaque communauté bryophytique est dominée par une, voire deux formes de vie. La reconnaissance des formes de vie est un point essentiel pour réaliser des relevés bryosociologiques pertinents.

Soulignons que les synusies bryophytiques doivent être entendues comme des communautés majoritairement colonisées par des bryophytes, mais pouvant accueillir quelques trachéophytes, si celles-ci ont des caractéristiques très comparables aux bryophytes (mêmes dimensions, même profondeur d'enracinement, même longévité…). Le cas le plus marqué est celui des communautés de tourbières hautes acides (*Oxycocco-Sphagnetea*) pour lesquels les sphaignes occupent le même compartiment de sol que les plantes vasculaires (*Vaccinium oxycoccos*, *Drosera* pl. sp., Lycopodiacées …). Encore faut-il relever l'identité des espèces de sphaignes avec précision lors de la réalisation de tels relevés, ce qui n'est pas toujours le cas des botanistes non spécialistes de ce groupe taxonomique. Il peut également s'agir de grandes hypnacées dont le développement à la fois structural

et physionomique est de proche de celui des petits végétaux vasculaires (travertins, tourbières à hypnacées…).

Les différentes formes de vie sont les suivantes :

1. **Bryothérophytes**

   Il s'agit d'espèces de petite taille (gamétophyte souvent inférieur à 1 cm de haut), annuelles ou à comportement d'annuelles, incluant les espèces protonématiques. Le cycle de vie (développement du protonéma, développement du gamétophyte et du sporophyte et libération des spores) se déroule au cours d'une saison de végétation, souvent en seulement quelques mois. Ces espèces forment des populations éparses à coalescentes sur le substrat.

   Ex : *Archidum*, *Buxbaumia*, *Diphycium foliosum*, *Ephemerum*, *Fossombronia*, *Funaria*, *Microbryum*, *Pleuridium*, *Tortula*, *Riccia*…

2. **Bryochaméphytes gazonnants ras**

   Il s'agit d'espèces pérennes de petite taille (gamétophyte souvent inférieur à 2 cm de haut), en gazons ras (souvent acrocarpes). La formation des sporophytes et la libération des spores a lieu tous les ans pour la grande majorité des espèces. Ces espèces forment généralement des populations contiguës denses (gazon) sur le substrat.

   Ex : *Barbula*, *Ceratodon*, *Didymodon*, certains *Fissidens*, *Gymnomitrion*, *Marsupella*, *Trichostomum* …

3. **Bryochaméphytes gazonnants élevés**

   Il s'agit d'espèces pérennes de grande taille (gamétophyte supérieur à 2 cm de haut, pouvant atteindre quelques dizaines de centimètres) en gazons élevés (souvent acrocarpes). La formation des sporophytes et la libération des spores peuvent avoir lieu tous les ans mais certaines espèces ne produisent que rarement des sporophytes. Ces espèces forment des populations plus ou moins denses (gazon) sur le substrat. Les espèces de groupe présentent majoritairement un port dressé (notamment les pleurocarpes comme les *Rhytidiadelphus*).

   Ex : *Bartramiaceae*, *Dicranaceae*, *Drepanocladus*, *Polytrichum*, *Rhytidiadelphus*, *Tomenthypnum*.

4. **Bryochaméphytes pulvinés**

   Il s'agit d'espèces pérennes de taille variable (gamétophyte compris entre 0,5 cm et quelques cm de haut) en coussins. La formation des sporophytes et la libération des spores a lieu tous les ans mais certaines espèces ne produisent que rarement des sporophytes (*Leucobryum glaucum* par exemple). Ces espèces forment des populations très denses sous forme de coussins plus ou moins convexes ou de touffes denses.

   Ex : Andreaea, Amphidium, Grimmia, Leucobryum, Orthotrichum, Plagiopus…

5. **Bryochaméphytes tapissants**

   Il s'agit d'espèces pérennes de taille variable (gamétophyte compris entre 0,5 cm et quelques cm de haut, parfois plus petites pour certaines hépatiques) en tapis (souvent pleurocarpes). La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de groupe présentent un port couché, tapissant le substrat (notamment les pleurocarpes telles que les *Plagiothecium* et les hépatiques telles que les *Metzgeria*).

   Ex : *Homalothecium*, *Hookeria*, *Lejeuneaceae*, *Lophocolea*, nombreuses *Marchantiaceae* et *Metzgeriaceae*, *Plagiothecium*, *Pseudotaxiphyllum*, *Radula*…

6. Bryochaméphytes en trames

Il s'agit d'espèces pérennes de taille variable (gamétophyte de quelques cm de haut, parfois plus d'une dizaine de cm) en trames. La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de groupe présentent un port couché voire dressé se présentant sous la forme d'une trame, ou d'un entrelacement, recouvrant de manière plus ou moins lâche le substrat.

Ex : *Bazzania, Brachytheciaceae, Entodontaceae, nombreuses Hypnaceae, Lepidozia, Ptilidium, Thuidium, Trichocolea…*

7. Bryochaméphytes pendantes

Il s'agit d'espèces pérennes de taille relativement grande (gamétophyte de plusieurs cm de haut, atteignant souvent une dizaine de cm) et pendantes. La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de groupe se présentent sous la forme de draperie pendante le long du substrat, souvent des troncs ou des rochers.

Ex : *Antitrichia curtipendula, Pterogonium gracile, Scorpiurium deflexifolium…*

8. Bryochaméphytes sciuroïdes

Il s'agit d'espèces pérennes de taille relativement grande (gamétophyte de plusieurs cm de haut) en goupillons. La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de groupe recouvrent fortement le substrat ; leur originalité est de présenter un port redressé, les rameaux ressemblant à des goupillons ou des quenouilles.

Ex : *Leucodon sciuroides, Leptodon smithii, Scorpiurium circinatum.*

9. Bryochaméphytes ptéridoïdes

Il s'agit d'espèces pérennes de taille relativement grande (gamétophyte de plusieurs cm de haut) et ptéridoïdes. La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de ce groupe présentent un port ressemblant à des fougères (port dressé de type Fougère aigle ou plus ou moins couché de type *Asplenium*).

Ex : *Thamnobryum, Neckeraceae.*

10. Bryochaméphytes dendroïdes

Il s'agit d'espèces pérennes de taille relativement grande (gamétophyte de plusieurs cm) et dendroïdes. La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de groupe présentent un port dressé avec une « tige » semblant lignifiée et un « houppier », les faisant ressembler à un petit arbre.

Ex : *Climacium dendroides*, *Rhodobryum*, *Thamnobryum alopecurum*, *Isothecium.*

11. Bryochaméphytes sphagnoïdes

Il s'agit uniquement des sphaignes. Le type morphologique est constitué comme suit : une « tête », le capitulum et une tige comportant deux types de rameaux : des rameaux pendants, appliqués contre la tige, et des rameaux dressés, s'étalant en étoile autour de la tige. Certaines espèces présentent une morphologie fluette, les rameaux étant très espacés les uns des autres tandis que d'autres présentent un aspect compact, les rameaux étant comprimés les uns contre les autres.

Ex : *Sphagnum.*

12. Bryochaméphytes aquatiques

Il s'agit d'espèces pérennes aquatiques de taille relativement grande (gamétophyte de plusieurs cm de haut). La formation des sporophytes n'est pas constante, certaines espèces ne produisant que rarement des sporophytes. Les espèces de groupe sont aquatiques à amphibies, leur morphologie étant principalement déterminé par la force du courant. La plupart de ces espèces présentent des tiges effilées à feuilles appliquées leur permettant de résister au courant.

Ex : *Rhynchostegium riparioides, Cinclidotus, Fissidens grandifrons, Fontinalis...*

Bryothérophytes
Espèces annuelles ou à comportement d'annuelles.
Archidum, Buxbaumia, Diphycium foliosum, Ephemerum, Fossombronia, Funaria, Microbyum, Pleuridium, Tortula, Riccia...

Bryochaméphytes gazonnants ras
Espèces vivaces en gazons ras (souvent acrocarpes), généralement <2 cm de haut, en gazons très drus.
Barbula, Ceratodon, Didymodon, certains Fissidens, Gymnomitrion, Marsupella, Trichostomum …

Bryochaméphytes gazonnants élevés
Espèces vivaces en gazons élevés (souvent acrocarpes), généralement > 2 cm de haut
Bartramiaceae, Dicranaceae, Drepanocladus, Polytrichum, Rhytidiadelphus, Tomenthypnum...

Bryochaméphytes pulvinés
Ces espèces vivaces forment des populations très denses sous forme de coussins ou de touffes denses
Andreaea, Amphidium, Grimmia, Leucobryum, Orthotrichum, Plagiopus...

Bryochaméphytes tapissants
Espèces en tapis, vivaces, de taille variable, présentant un port couché, tapissant le substrat.
Homalothecium, Hookeria, Lejeuneaceae, Lophocolea, Plagiothecium, Pseudotaxiphyllum, Radula…

Bryochaméphytes en trames
Espèces vivaces, de taille variable, présentant un port couché voire dressé se présentant sous la forme d'une trame, ou d'un entrelacement, recouvrant de manière plus ou moins lâche le substrat.
Bazzania, Brachytheciaceae, Entodontaceae, nombreuses Hypnaceae, Lepidozia, Ptilidum, Thuidium, Trichocolea…

Bryochaméphytes pendants
Espèces pendantes, vivaces, relativement grandes, se présentant sous la forme de draperie pendant le long du substrat (souvent des troncs ou des rochers).
Antitrichia curtipendula, Pterogonium gracile, Scorpidium deflexifolium…

Bryochaméphytes sphagnoides
Il s'agit uniquement dessphaignes.
Sphagnum.

Bryochaméphytes sciuroides
Espèces vivaces en goupillons, relativement grandes qui recouvrent fortement le substrat ; elles présentent un port redressé, les rameaux ressemblant à des goupillons ou des quenouilles.
Leucodon sciuroides, Leptodon smithii, Scorpiurium circinatum...

Bryochaméphytes ptéridoïdes
Espèces vivaces relativement grandes, ressemblant à des fougères (port dressé de type Fougère aigle ou plus ou moins couché de type Asplenium).
Neckeraceae, Thamnobryum.

Bryochaméphytes dendroides
Espèces vivaces dendroides, présentant un port dressé avec une « tige » semblant lignifiée et un « houppier », les faisant ressembler à un petit arbre.
Climacium, Rhodobryum, Thamnobryum...

Bryochaméphytes aquatiques
Espèces vivaces aquatiques à amphibies, relativement grandes.
Amblystegium riparioides, Cinclidotus, Fissidens grandifrons, Fontinalis…

Figure 1 Les différentes formes de vie des bryophytes

2.3. RELATIONS ENTRE LES COMMUNAUTES DE PLANTES VASCULAIRES ET LES COMMUNAUTES BRYOPHYTIQUES

Les relations entre communautés de plantes vasculaires et communautés bryophytiques sont abordées dans le Synopsis bryosociologique pour la France (Bardat et Hauguel, 2002). Les concepts qui y sont abordés ont depuis été développés dans la présentation faite par Vincent Boullet à Saint-Mandé (2012). L'analyse des communautés bryophytiques nécessite de bien comprendre les différents niveaux d'intégration existant au sein des végétations. Le lecteur trouvera dans la Notice nationale du programme CARHAB (Aussel *et al.*, 2023) une description moderne de ces niveaux, mais ici l'attention portera plus particulièrement sur les niveaux des microcénoses et des synusies.

Pour rappel une microcénose correspond à l'assemblage de tous les végétaux qui se trouvent dans une colonne de biotope donnée, c'est-à-dire soumis à des paramètres identiques, climatiques, pédologiques, géomorphologiques, hydrologiques et de gestion. Une microcénose est donc perçue sur le terrain par son homogénéité de structure et de composition floristique.

Une synusie est une unité de végétation de niveau d'intégration inférieur à la microcénose : chaque synusie peut être intégrée dans une microcénose. Elle correspond à l'assemblage des végétaux qui présentent une unité de réponse aux conditions de milieu, y compris dans la dimension dynamique. Les espèces d'une synusie présentent donc une grande homogénéité des traits fonctionnels, liés à la morphologie des plantes, à leur physiologie, à leur phénologie, etc.

Une synusie donnée (bryophytique comme trachéophytique) joue un rôle particulier au sein d'un type de microcénose, plus ou moins important et plus ou moins structurant. Dans de nombreux cas, les communautés bryophytiques sont très étroitement associées, subordonnées ou conditionnées à des formations végétales, tourbeuses ou sylvatiques. Elles peuvent d'ailleurs être incluses à des communautés de plantes vasculaires. Le tableau n°1 illustre les différents cas rencontrés et par voie de conséquence l'enjeu qu'il y a à analyser les synusies bryophytiques.

Tableau 1 Types de bryocénoses et enjeux d'analyse des synusies bryophytiques

Synusies bryophytiques incluses auxiliaires Incluses dans la végétation trachéophytique, les synusies bryophytiques sont composées d'une (parfois 2-3) espèce à écologie large (grandes espèces de la famille des Hypnacées, des Brachytheciacées…) occupant de manière opportuniste ou accidentelle une microcénose, notamment au sol, mais non strictement liée sociologiquement à cette microcénose. Le recouvrement de cette communauté est assez faible (inférieur à 20 % en général). [prairies et ourlets mésophiles à hygrophiles à couverture herbacée élevée, ouvertures dans les roselières et magnocaricaies] **La bryocénose peut être incluse comme une strate muscinale du relevé de la trachéocénose**	 **Strate bryophytique** (population de *Calliergonella cuspidata* au sein d'une prairie hygrophile).

Synusies bryophytiques structurantes

Les synusies bryophytiques assurent un rôle déterminant dans la structuration et la fonctionnalité du biotope. Il s'agit des végétations pour lesquelles la strate trachéophytique et la strate bryophytique sont étroitement mêlées, notamment du point de vue de l'exploitation des ressources ou de l'ancrage au substrat. Dans ce cas, la synusie bryophytique structure la microcénose et ce sont finalement les synusies trachéophytiques - se développant sur le substrat généré par les bryophytes - qui sont subordonnées.
[tourbières à sphaignes et à hypnacées, sources incrustantes, parois suintantes, bas-marais, voiles à *Riccia fluitans* et *Ricciocarpos natans* dans les Lemnacées]

Les synusies trachéophytiques étant minoritaires, les bryophytes sont essentielles à la caractérisation et à la compréhension de la végétation. Il est recommandé de relever directement la bryo-trachéocénose (relevé de la bryocénose intégrant les trachéophytes).

Communauté incluse
(population de *Polytrichum commune* et *Sphagnum palustre* au sein d'une boulaie claire à sphaignes).

Synusies bryophytiques associées

Il s'agit de synusies terricoles ou épilithiques présentes dans des ouvertures de microcénoses dominées par des trachéophytes (pelouses, landes...) dans des petits espaces dégagés sur sol nu (gratis de lapin, turricules de vers ou taupinières) sur des sols similaires à la communauté trachéophytique.
Ces communautés participent à la dynamique de cicatrisation de la microcénose. Lorsque l'ouverture du tapis végétal est grande, une synusie trachéophytique d'ouverture peut s'associer à la synusie bryophytique pour composer une microcénose de cicatrisation.
[tonsures dans les pelouses, landes, maquis, garrigues, rebords terreux des zones piétinées en prairies humides par exemple à *Bruchia*, terre des allées piétinées / champs cultivés / vignes / décombres / rebords de fossés, vases exondées]. Les communautés terricoles en milieux forestiers sont classées dans cette catégorie (voir p.13 ci-dessous).

Les bryophytes apportent des informations uniques sur le fonctionnement de la cellule paysagère. Dans certains cas, des synusies trachéophytiques (vivaces, annuelles) s'expriment dans le même espace, sans que les unes aient une influence majeure sur les autres. Il convient de réaliser des relevés de la bryocénose et non de les considérer comme une strate muscinale de la trachéocénose.

Communauté associée
(végétation de bryothérophytes terricoles au sein d'une pelouse calcicole).

Synusies bryophytiques subordonnées

Subordonnées aux végétations trachéophytiques, elles exploitent les éléments produits par la microcénose phanérogamique dominante ou la zoocénose.
[bois vivants et morts, branches, feuilles, litière, humus, talus humifères, sphaignes en décomposition, apiculis des sphaignes, laissés de carnivores ou herbivores] Les communautés forestières humicoles sont classées dans cette catégorie (voir p.13).

Ces synusies exploitent un micro-habitat différent de celui de la microcénose trachéophytique. Ces communautés ne peuvent pas être prises en compte autrement qu'en tant que synusies bryophytiques ou bryolichénique. Il convient de réaliser des relevés de la bryocénose.

Communauté subordonnée
(troncs morts au sol dominés par les hypnacées)

Synusies bryophytiques conditionnées

Conditionnées à la végétation trachéophytique, elles exploitent les supports non organiques soumis à des conditions climatiques stationnelles générées par la microcénose sylvatique dominante.
[supports rocheux naturels ou anthropiques en milieu forestier]

Ces synusies exploitent un micro-habitat différent de celui de la microcénose trachéophytique ; ces communautés ne peuvent pas être prises en compte autrement qu'en tant que synusies. Ces communautés ne peuvent pas être prises en compte autrement qu'en tant que synusies bryophytiques ou bryolichénique. Il convient de réaliser des relevés de la bryocénose.

Communauté conditionnée
(rocher calcaire à *Thamnobryum alopecurum*, en sous- bois)

Synusies bryophytiques indépendantes

Indépendantes, elles exploitent des supports non organiques dans des milieux non colonisés par les synusies trachéophytiques. Il s'agit d'un cas extrême de synusie associée, dans des cas inaccessibles aux trachéophytes.
[supports rocheux - rochers, tufs, murs et toits - dans les villages, tombes dans les cimetières, rochers isolés en milieu ouvert, chaos, éboulis, coulée de lave, rochers et ouvrages d'art en rivière plus ou moins exposés aux crues]

Ces synusies exploitent une microcénose qui ne comporte pas de synusie trachéophytique. Ces communautés ne peuvent pas être prises en compte autrement qu'en tant que synusies bryophytiques ou bryolichénique. Il convient de réaliser des relevés de la bryocénose.

Communauté indépendante
(végétation à Grimmiacées sur mur en mortier)

Le cas particulier des végétations bryophytiques terricoles et humicoles forestières

Usuellement, dans le cadre de la réalisation de relevés avec la méthode sigmatiste, les végétations bryophytiques terricoles et humicoles forestières sont incluses dans le relevé trachéophytique sous la forme d'une strate muscinale. Ce type d'approche est commode pour une analyse de la végétation à l'échelle du biotope mais masque cependant les disparités qui peuvent exister au sein du tapis bryophytique.

En toute rigueur, ces végétations terricoles et humicoles forestières, puisqu'elles utilisent le sol nu ou l'humus produit par les phanérogames pour s'ancrer dans le substrat mais aussi l'ombrage du milieu forestier, devraient être considérées comme des végétations bryophytiques subordonnées ou associées. À ce titre, ces communautés devraient donc faire l'objet de relevés séparés des trachéophytes. Dans la mesure où le sous-bois d'une microcénose forestière présente souvent une forte hétérogénéité spatiale liée à des micro-reliefs et morpho-structurale, l'individualisation des synusies bryophytiques est ainsi fortement recommandée. Exceptionnellement, notamment dans certaines forêts de plaine, la strate bryophytique terricole est peu saturée en espèces (moins d'une dizaine d'espèces présentant les mêmes exigences écologiques en matière de pH, de type et de topographie de sol…) ; celles-ci peuvent alors être relevées sous forme de strate muscinale du relevé de la microcénose.

Il convient cependant d'avoir à l'esprit que la surface de réalisation des relevés de synusies muscinales ne doit pas obligatoirement être la même que celle du relevé de la microcénose qui abrite ces synusies. En effet, les différentes synusies muscinales peuvent être fragmentées et occuper des superficies inférieures à celle de la microcénose.

Le cas particulier des végétations bryophytiques aquatiques et amphibies

Les végétations bryophytiques aquatiques peuvent être soumises à de multiples contraintes qui vont conditionner leur structuration et leur répartition spatiale au sein de l'hydrosystème. En particulier, la vitesse du courant, les cycles d'immersion/émersion, la position des communautés par rapport au niveau moyen de l'hydrosystème, etc, sont importantes à prendre en considération lors de la réalisation du relevé bryosociologique. Il convient de bien veiller à l'homogénéité du relevé au regard des facteurs hydrologiques locaux. Plusieurs communautés cohabitent souvent au sein d'un hydrosystème.

2.4. QUELLE(S) METHODE(S) UTILISER ?

La phytosociologie est utilisée selon deux méthodes : la phytosociologie sigmatiste (niveau d'intégration élémentaire : la microcénose) et la phytosociologie synusiale intégrée (niveau d'intégration élémentaire : la synusie[1]). Les communautés bryologiques (tout comme les communautés trachéophytiques) peuvent toujours être analysées comme des synusies. En effet, les communautés bryophytiques, analysées selon la méthode bryosociologique, sont définies sur la base d'une morpho-structure et sont donc dominées par un type biologique ou par un type morphologique dominant (voir §1.4. et §2.1).

[1] Une synusie bryophytique désigne une communauté d'espèces partageant le même microhabitat (et les exigences écologiques associées) et exploitant cette niche écologique au même moment (phénologie similaire). La communauté est alors considérée comme appartenant à une seule et même strate de végétation. La synusie (ou patch) est l'unité élémentaire.

Dans certains cas (tourbières, sources, pelouses…), les bryophytes constituent la synusie la plus structurante de la microcénose et parfois même, ce sont les trachéophytes qui se développent sur le substrat créé par les bryophytes (les synusies trachéophytiques constituent alors des synusies subordonnées aux bryophytes). Dans le cas des synusies indépendantes, associées, subordonnées et conditionnées, l'approche synusiale est la seule adaptée à la prise en compte du compartiment bryophytique. Le synsystème bryophytique à utiliser pour l'analyse de ces communautés est présenté dans la partie 3 du présent document.

Dans d'autres cas au contraire, ce sont les trachéophytes qui structurent la microcénose, dont les bryophytes ne constituent qu'une strate. De telles végétations (synusies incluses auxilliaires, synusies incluses structurantes, forêts) peuvent être abordées comme des communautés bryo-trachéophytiques, dans la mesure où l'individualisation d'une synusie bryophytique apporte peu d'information. Il s'agit des bryo-trachéocénoses. La synnomenclature à utiliser pour l'analyse de ces communautés est le référentiel des végétations trachéophytiques (Prodrome des végétations de france décliné, pvf2), pour les classes correspondantes (*Oxycocco-Sphagnetea, Montio-Cardaminetea*…).

Pour résumer, il conviendra d'adapter la méthode utilisée en fonction de l'importance de la synusie bryophytique au sein de la microcénose.

© J.C. Hauguel / CBN de Bailleul

PARTIE 3

RÉALISATION DES RELEVÉS

3.1. DELIMITATION ET STRATIFICATION DES RELEVES

La communauté végétale est une entité physionomique concrète qui se caractérise par une structure végétale dominante (ou plusieurs co-dominantes) plus ou moins couvrante sur un support donné. Cette entité possède une homogénéité relative interne dans sa composition en espèces. Comme pour les relevés de trachéocénoses, chaque entité dont les limites sont nettes vis-à-vis des autres communautés contiguës ou distantes, est déterminée spatialement par l'homogénéité :

- de la forme de vie dominante ;
- de la diversité et abondance des espèces ;
- de la configuration du compartiment écologique (structure et facteurs édaphiques).

Le relevé bryosociologique ne doit être réalisé que dans les limites de la zone de relevé délimitée[2]. Un relevé bryosociologique peut comporter des micro-strates internes en fonction du comportement et du mode de développement des espèces dominantes. Le groupement qui fait l'objet du relevé peut présenter différentes formes spatiales (compactes ou fragmentées). La réalisation du relevé bryosociologique doit prendre en compte l'hétérogénéité de ces formes spatiales. Ainsi, la réalisation de relevés fragmentés (pluri-ponctuels) est recommandée dans de nombreux cas (groupements corticoles, saxicoles, terricoles annuels…).

Il convient d'être particulièrement vigilant sur les paramètres suivants :

[2] Les zones de relevés délimitées présentées dans les figures 2 à 7 sont également appelées « strates ». La stratification étant la démarche d'identification des différentes zones d'une microcénose nécéssitant la réalisation de relevés bryosociologiques (cf fig. 2 à 7).

- s'assurer que le substrat est homogène sur toute la surface du relevé. En effet, par exemple sur les rochers, l'accumulation ponctuelle de quelques millimètres d'humus suffit pour changer de communauté, souvent même de classes de végétation ;
- privilégier autant que possible les parties centrales des communautés afin d'atténuer l'effet de lisière entre deux types de communautés ;
- le prélèvement de portions du relevé (voire de la totalité), pour examen à la loupe binoculaire et au microscope, est souvent nécessaire voire indispensable pour être sûr de repérer toutes les espèces présentes, les nommer correctement (au rang taxinomique le plus élevé que possible) et attribuer des coefficients d'abondance-dominance les plus proches possibles de la réalité. C'est notamment le cas pour des communautés pionnières sur substrat perturbé dans lesquelles on trouve des espèces morphologiquement voisines, intimement mêlées, beaucoup à propagules rhizoidaux (*Atrichum tenellum*, *Bryoerythrophyllum ferruginescens*, *Bryum subapiculatum*, *Trichodon cylindricus*, etc.). Un ou quelques individus d'une espèce isolés dans le tapis bryophytique sont parfois difficilement discernables sur le terrain.

Les figures 2 à 7 illustrent différents cas de stratification[3] bryosociologique des relevés dans divers types de biotopes.

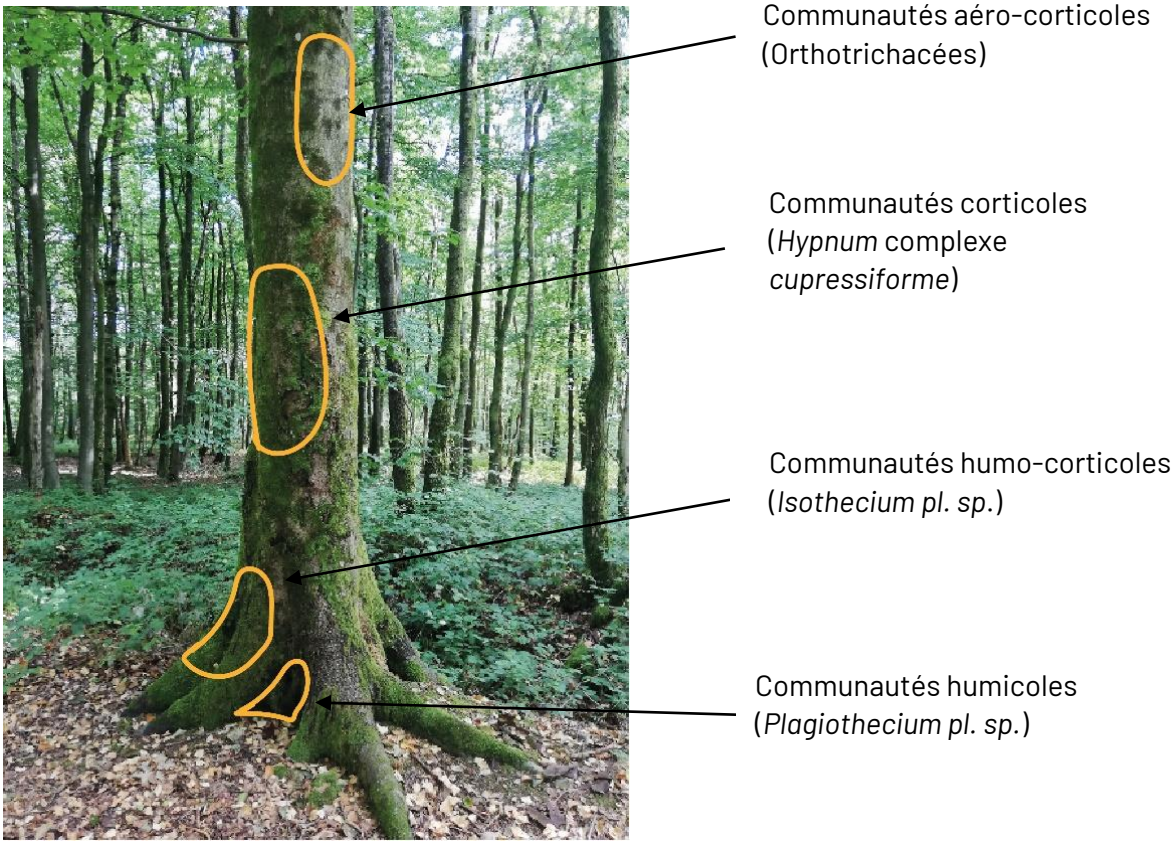

Figure 2 Exemple de stratification sur un tronc d'arbre en forêt

[3] Différenciation des différentes synusies bryophytiques exigeant la réalisation d'un relevé.

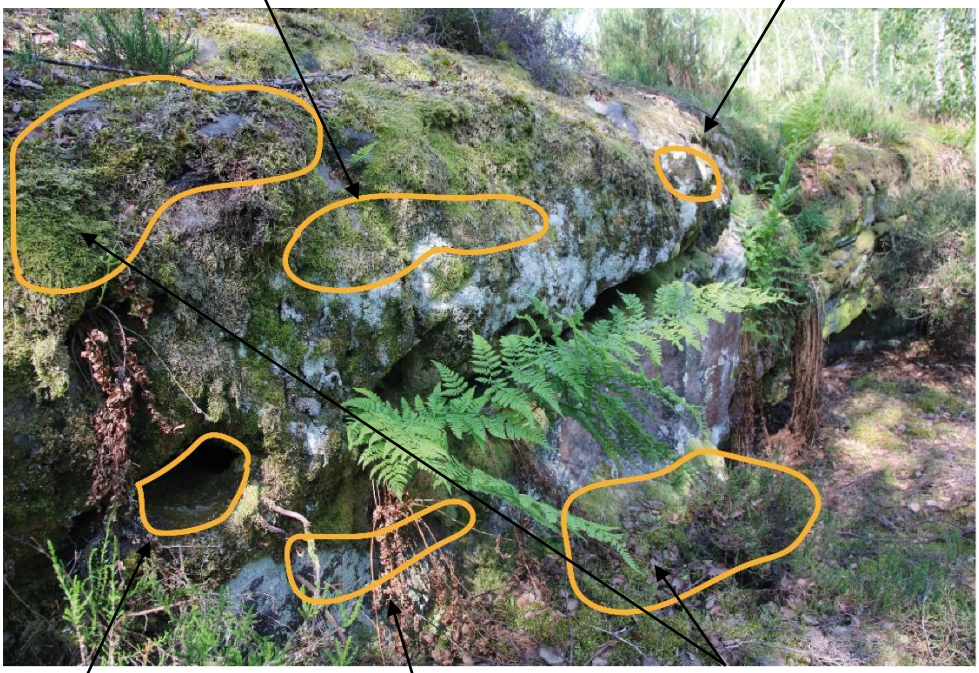

Figure 3 Exemple de stratification sur des blocs de grès

Figure 4 Exemple de stratification le long d'un cours d'eau (ne sont pas figurées les communautés immergées)

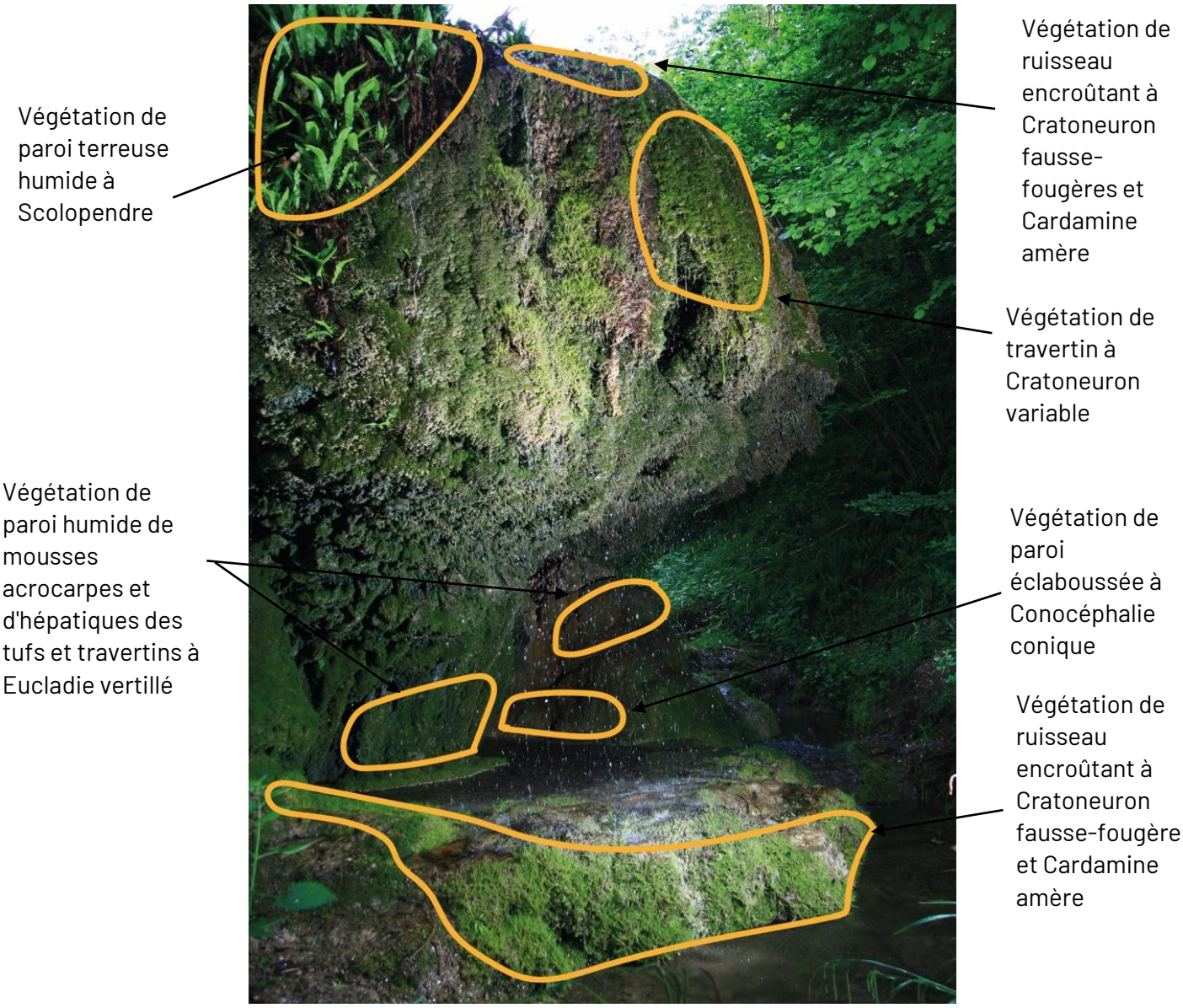

Figure 5 Exemple de stratification sur un travertin (Hauguel et Messean, 2015)

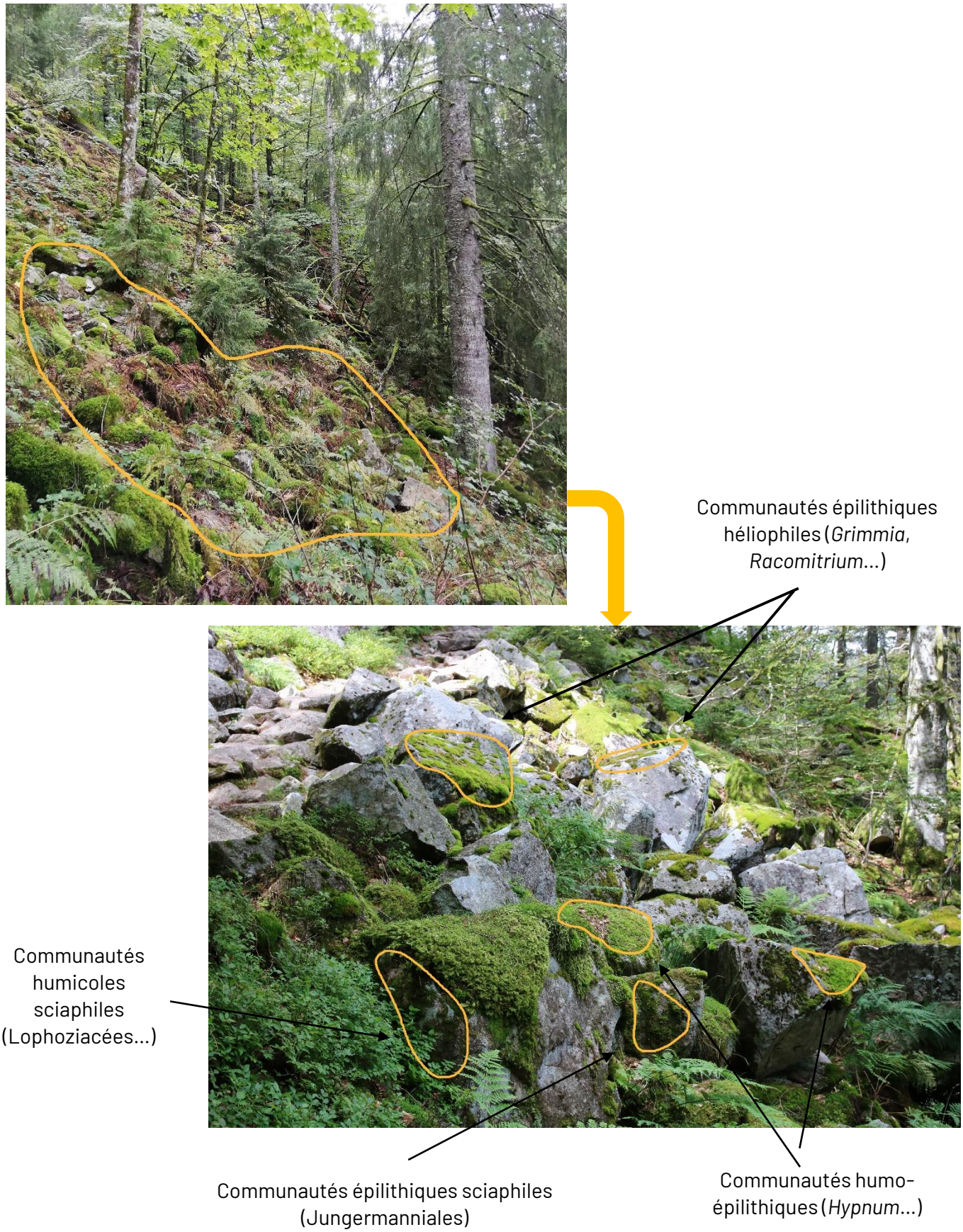

Figure 6 Exemple de stratification sur un versant avec éboulis

3.2. LA SURFACE DU RELEVE

Comme pour les communautés trachéophytiques (Catteau, 2019), il est nécessaire d'harmoniser l'aire des relevés bryosociologiques. Lorsque la végétation bryophytique est abordée à l'échelle des synusies (communautés indépendantes, associées, subordonnées et conditionnées), l'aire minimale théorique doit être adaptée aux formes de vie des espèces et notamment à la répétitivité des patchs de ces espèces au sein de la surface couverte par le relevé. Un travail reste à mener pour préconiser des aires minimales par grands types de communautés : quelques dm^2 semblent suffisants pour des synusies bryo-thérophytiques alors que des surfaces minimales pouvant aller jusqu'à 0,5 m^2 (voire 1 à 2 m^2) semblent nécessaires pour des synusies dominées par des espèces vivaces recouvrantes. Rappelons que cette aire minimale théorique doit être adaptée à la structure de la végétation. En particulier, lorsque la végétation est largement dominée par une espèce (communautés humicoles à terro-humicoles en milieu forestier, ourlets à *Pseudoscleropodium purum*, etc.) ou lorsque le recouvrement est faible, la surface de l'aire de relevé doit être augmentée.

D'une manière générale, retenons que l'aire minimale théorique doit être divisée par le recouvrement total qu'ont toutes les espèces de la communauté végétale, à l'exclusion de l'espèce dominante. On obtient alors l'aire minimale adaptée.

Aire minimale adaptée = Aire minimale théorique / Recouvrement espèces non dominantes

Exemple : une communauté bryophytique corticole largement dominée par *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, de telle sorte que les autres espèces couvrent 20% du relevé, aura une aire mini adaptée = 0,5/0,2=2,5 m^2.

Un cas extrême est celui des communautés vivaces terricoles à terro-humicoles (forêts, pelouses...) où, les espèces se développant souvent sous forme de clones apparents très disjoints les uns des autres, il n'est pas rare de devoir marcher plusieurs mètres pour trouver quelques espèces complémentaires qui appartiennent bien à la même communauté mais dont la présence est assez rare ou localisée. Qu'on aborde ce type de communauté comme des patchs largement dominés par une espèce ou au contraire comme une végétation beaucoup plus étendue mais de faible recouvrement, la conclusion sera la même : il est nécessaire de l'aborder comme une surface de quelques dizaines de mètres carrés (cf. fig.7). Il faudra alors être particulièrement vigilant concernant l'homogénéité de l'aire de relevé, en évitant en particulier les souches et bois morts et les micro-dépressions.

Figure 7 Exemple de relevé des communautés vivaces terricoles à terro-humicoles en forêt

Enfin, pour les complexes bryo-trachéophytiques, la délimitation du relevé prend également en compte la répartition des plantes vasculaires. Dans ce cas, la surface du relevé est plutôt celle préconisée pour l'analyse des communautés de plantes vasculaires (par exemple une quinzaine de mètres carrés pour une communauté de pelouse à composition équilibrée ; cf. Catteau 2022a).

3.3. NOTION DE SATURATION DU RELEVE

Tout comme pour la réalisation de relevés trachéophytiques, une courbe aire-espèce peut être réalisée afin de calibrer l'homogénéité des relevés. Cependant, pour le cas spécifique des végétations bryophytiques, le nombre d'espèces par relevé est souvent assez faible. Il convient cependant d'être prudent car les relevés publiés ont parfois été réalisés selon une approche « espèce-centrée », un peu à l'image des relevés de végétations aquatiques. Ainsi, dans le cas particulier des terricoles et terro-humicoles, certaines communautés décrites ne comptent que 2 à 3 espèces, et les associations sont souvent nommées par une espèce dominante (ex : *Calypogeietum fissae, Calypogeietum muellerianae, Eurhynchietum praelongi*...). Ceci est probablement lié à un biais dans l'échantillonnage, du fait d'une méthode non encore correctement calibrée, en particulier quant à l'aire de relevé (cf. § 2.2).

Dans de nombreux cas, le nombre maximum d'espèces par groupement est de l'ordre d'une dizaine, voire d'une quinzaine. Un nombre d'espèces supérieur à 15 doit systématiquement alerter : soit le relevé n'est pas homogène, soit la communauté ayant fait l'objet du relevé est exceptionnellement diversifiée.

A titre indicatif, selon notre expérience, des fourchettes (ordres de grandeur) sont proposées pour différents types de communautés dans le tableau suivant.

Tableau 2 Nombre potentiel d'espèces par type de communauté

Type de communauté	Nombre d'espèces
Corticole riche en acrocarpes (Orthotrichacées) et en hépatiques	6-12(15)
Terricole sur limons riches en calcium actif (Pottiacées)	8-12
Terricole sur sables acides frais	4-8
Saxicole sur pierre acide	3-6 (8)
Saxico-humicole sur pierre acide	4-8 (10)
Saxico-terricole sur pierre calcaire	4-6 (8)
Turficole acidiphile (tourbière à sphaignes)	4-6 (8-10)
Turficole basophile (tourbière à hypnacées)	4-8
Aquatique rhéophile	4-6 (8)
Humicoles en sous-bois	4-8 (10)
Sapro-lignicoles	3-8
Combes à neige	2-4

3.4. COEFFICIENTS D'ABONDANCE-DOMINANCE

L'échelle d'abondance-dominance retenue est celle préconisée par Guinochet (1973), reprise notamment par Catteau (2022a).

Tableau 3 Typologie des coefficients d'abondance-dominance

5	Recouvrement > 75% de la surface, abondance variable
4	Recouvrement compris entre 50% et 75% de la surface, abondance variable
3	Recouvrement compris entre 25% à 50% de la surface, abondance variable
2	Recouvrement compris entre 10 et 25 %, individus ou petites colonies très abondants
1	Recouvrement compris entre 5 et 10 %, individus ou petites colonies assez abondants (ou assez peu abondants avec un recouvrement plus grand)
+	Recouvrement < 5%, individus ou très petites colonies très peu abondants

D'autres échelles adaptées pour les bryophytes ont été proposées. Si elles ont le mérite d'une plus grande facilité d'utilisation, elles introduisent cependant une distorsion de signification par rapport à l'échelle adoptée pour les groupements trachéophytiques et le problème devient insoluble dans le cas de relevés bryo-trachéophytiques. Il faut également garder à l'esprit qu'un écart d'appréciation de 1 voire 2 niveaux par rapport à la réalité, n'engendre pas de biais significatif pour l'analyse des relevés. **C'est bien la répétitivité de la présence/absence des espèces qui est fondamentale dans l'analyse d'un tableau phytosociologique**.

3.5. COEFFICIENT DE SOCIABILITE OU INDICE D'AGREGATION

Le coefficient de sociabilité renseigne sur la physionomie de la communauté. Cette valeur confère au relevé une valeur informative importante, tout particulièrement dans le cadre de suivis diachroniques (évaluation des processus dynamiques). Hugonnot (2011), suivant Hébrard (1973), a précisé les difficultés d'attribution du coefficient de sociabilité dans le cas des bryophytes. Cette appréciation visuelle est subjective et n'a pas la même signification selon les espèces car elle est liée à l'architecture et au mode de développement des plantes. Il est aussi assez souvent difficile de distinguer les individus. Bardat (2001) préfère parler d'indice d'agrégation et propose la grille suivante. Toutefois, afin de conserver une certaine harmonie, nous retiendrons ici le terme de coefficient de sociabilité, vocable largement utilisé dans l'étude des végétations trachéophytiques.

Tableau 4 Typologie des coefficients de sociabilité / indices d'agrégation

1	Populations en individus isolés, distance inter-individus très largement supérieure à la hauteur des gamétophytes
2	Populations formant des peuplements en petites taches isolées les unes des autres par une distance supérieure à leur diamètre
3	Population formant des peuplements assez denses séparés par des distances voisines de leur diamètre
4	Populations formant des peuplements denses séparés par une distance inférieure à leur plus grand diamètre
5	Populations en peuplements très denses entre lesquels les espaces interstitiels forment des couloirs parfois interrompus

Il convient de ne pas accorder une importance trop grande à ce coefficient. Là encore une erreur d'appréciation de 1, voire 2 niveaux n'est pas préjudiciable à l'analyse correcte du relevé (le cas particulier des relevés de communautés dominés par des bryophytes pulvinées peut nécessiter une adaptation de la présente grille de description – chaque coussin pouvant être considéré comme une « population » au sens exprimé dans le tableau 4).

3.6. LES INFORMATIONS A RECUEILLIR

A l'instar de la phytosociologie, les informations de contexte du relevé sont primordiales pour relier l'association identifiée avec les conditions de milieu et par conséquent, améliorer l'analyse de l'écologie de la végétation. En bryosociologie, des informations complémentaires à ceux d'un inventaire des plantes vasculaires sont souvent nécessaires. Elles sont listées dans le tableau n°5.

Tableau 5 Informations connexes aux relevés de bryocénoses

Information	Détails (unités, référentiel)
Observateur	Nom et prénom de l'observateur
Date	Idéalement au format année/mois/jour : AAAAMMJJ
Lieu	Coordonnées GPS, lieu-dit, commune
Surface	cm^2 ou dm^2, rarement m^2
Forme spatiale du relevé	Relevé linéaire ou surfacique, fragmenté ou non (préciser le cas échéant le nombre de patchs et leur espacement), etc. L'extension spatiale peut être précisée par une longueur et une largeur (X cm x Y cm).
Recouvrement(s) (%)	Indiquer le cas échéant le recouvrement lichénique (voire celui des algues, des cyanobactéries notamment dans le cas des communautés tuficoles) en plus du recouvrement bryophytique lorsque les deux strates sont intriquées.

	Il est indispensable de documenter le recouvrement total et parfois nécessaire de préciser le recouvrement des différentes strates (bryophytique, lichénique, algal…).
Exposition du support	Points cardinaux
Pente du support	En degrés ou en % : à préciser dans la méthode
Hauteur sur le support	Hauteur (en mètres) à laquelle le relevé a été réalisé sur troncs. Pour les communautés saxicoles, situation de la zone de relevé sur le support (zone supérieure, latérale ou inférieure, zone convexe ou concave). La hauteur intrinsèque de la végétation n'est habituellement pas relevée pour les bryophytes, l'expression en hauteur des espèces variant peu contrairement aux végétations ligneuses par exemple.
Type de support ou substrat	Pour les corticoles : renseigner l'essence du phorophyte et son diamètre (en m) à 1,30 m de haut. Préciser l'état (dépérissant ou vivant) du bois pour les espèces se développant sur les branches. Pour les saprolignicoles : renseigner le stade de décomposition du bois en suivant par exemple une échelle de 1 à 6 (Ódor & Van Hees, 2004), le type et les dimensions du support (souche, branche, bois mort sur pied) et indiquer la présence ou absence d'écorce. Pour les saxicoles : renseigner le type de roche, en apportant des précisions relatives à la chimie de la roche (présence de calcaire actif ou non, etc.). le pH du substrat étant un facteur déterminant dans la nature des communautés en place, il est recommandé d'apporter plus de précisions que l'utilisation de simples termes génériques comme « granites » ou « calcaires », ces familles de roches étant chimiquement extrêmement variables (possibilité de se référer aux données du Bureau de ressources géologiques et minières du site web infoterre.brgm.fr). Pour les terricoles et humicoles : renseigner le type de granulométrie du sol en précisant le ou les éléments minéraux dominants (argiles, limons, sables) et le type d'humus (cas des humus forestier) : mull, moder, mor (des nuances peuvent être apportées). Pour les aquatiques : type de biotope (rivière/mare/cascade…), vitesse du courant, périodes d'immersion/émersion, éclaboussures, paramètres physico-chimiques (pH, conductimétrie…).

Ensoleillement	Une échelle à 6 valeurs peut être utilisée (Landolt). Usuellement, les valeurs suivantes sont utilisées : héliophile, semi-sciaphile, sciaphile, lucifuge
Hygrométrie atmosphérique	Cette donnée peut être difficile à acquérir rapidement sur le terrain. A moins d'utiliser un hygromètre et en considérant que la mesure effectuée ponctuellement est représentative sur une durée de végétation (ce qui semble impossible), il est préférable de noter si le biotope est en situation de confinement, de ravin, soumis aux embruns...
Hygrométrie du substrat	Une échelle à 12 valeurs peut être utilisée (cohérence avec le programme CarHab). Ces valeurs sont les suivantes : hyperxérophile, xérophile, méso-xérophile, mésohydrique, méso-hygrophile, hygrophile, hydrophile, amphibie hydrophile (*i.e. Paludella squarrosa*), amphibie +/- immergé (*i.e. Scorpidium cossonii*) aquatique stagnophile, aquatique rhéophile. Différencier les espèces strictement aquatiques des espèces périodiquement immergées.
Lien dynamique des communautés bryophytiques	Indiquer les liens dynamiques supposés entre la communauté du relevé et les communautés en contact.
Contexte phytocénotique et topographique	Indiquer les grands systèmes de végétations au sein desquelles se trouve le groupement analysé et de la situation topographique (niveau topographique, exposition du versant). Par exemple : bloc de granite métrique sous une hêtraie montagnarde sur blocs à mi-versant et en ubac.
Schéma de la zone de relevé	La schématisation de la situation du relevé dans son environnement peut s'avérer extrêmement utile pour illustrer les caractéristiques écologiques du microhabitat dans lequel se trouve la communauté relevée mais aussi pour souligner les liens dynamiques avec les communautés en contact.

3.7. LES DIFFICULTES RENCONTREES

Les principales difficultés et les techniques permettant de les résoudre sont résumées dans le tableau ci-dessous.

Tableau 6 Difficultés et techniques propres à la réalisation de relevés de bryocénoses

Difficulté	Technique
Identification des différentes espèces du relevé	Rapporter le support de la zone relevée au labo afin d'identifier et d'individualiser les espèces sous loupe binoculaire.
Évaluation des coefficients d'abondance-dominance et de sociabilité	Rapporter le support de la zone relevée au labo afin d'évaluer les coefficients d'abondance-dominance voire de sociabilité. Se constituer une grille de référence, par exemple un transparent avec une grille graduée en cm pour évaluer les recouvrements.
Accessibilité aux végétations	Utiliser un escabeau pour accéder aux zones hautes de troncs, de murs, etc. ou un râteau à peigne fin pour relever les toits de chaume, végétations rhéophiles etc.
Recherche des stades phénologiques spécifiques	La recherche des phases phénologiques (protonéma, bulbilles…) peut être effectuée sur site mais l'examen doit être effectué sous la loupe binoculaire
Atteindre la complétude d'un relevé	Outre l'identification et la délimitation des espèces au labo, il est indispensable d'adapter la date du relevé au type de communauté ciblée afin de maximiser les chances d'observer les espèces en phase de sporulation (par exemple : terricoles au printemps et à l'automne, Orthotrichacées en période estivale). Par ailleurs, en particulier pour les communautés annuelles, il est hautement recommandé d'attendre des conditions météorologiques (en période de sécheresse prolongée, attendre des précipitations suffisantes préalablement à l'inventaire de terrain, soit au moins 1 à 2 semaines).

© J.C. Hauguel / CBN de Bailleul

PARTIE 4

SYNSYSTÈMES DES COMMUNAUTÉS BRYOPHYTIQUES

La bryosociologie est une discipline très récente et les principaux travaux de synthèse ont été réalisés dans les pays de l'Est, notamment en Allemagne sous l'égide de Marstaller (Marstaller, 1993, 2006). Pour le territoire français métropolitain, une synthèse des connaissances, largement basée sur les travaux de Marstaller a été proposée par J. Bardat et J.-C. Hauguel en 2002. Basebryo, développé par Philippe Julve compile les synusies bryophytiques connues en Europe occidentale tout en proposant des tableaux bryosociologiques pour chaque type de communauté. Plus récemment, on peut citer les travaux de Puglisi et Privitera qui proposent en 2012 une synthèse des syntaxons italiens sur la base des travaux de Marstaller (Puglisi M. & Privitera M., 2012), la publication en 2016 d'un synsystème européen associant végétations trachéophytiques, bryophytiques, lichéniques et algales (Mucina *et al.*), en 2021 d'un synsystème des végétations de France métropolitaine jusqu'au rang des alliances (Hugonnot V., Chavoutier L., 2021) et celle en 2023 d'un synsystème néerlandais associant communautés bryophytiques et lichéniques (Schrijvers-Gonlag M., Van Dort K, 2023).

Notons le référentiel très didactique concernant un certain nombre de communautés corticoles présentées dans l'ouvrage consacré aux mousses épiphytes d'Auvergne de J. Celle (2019). Ce référentiel, bien que partiel puisque ne concernant que l'Auvergne, constitue un bel exemple de guide permettant de déterminer les communautés bryophytiques corticoles.

Ces synsystèmes – tout comme l'est d'ailleurs la bryosociologie - sont donc encore jeunes et méritent d'être éprouvés. Dans l'immédiat ils constituent les principales références disponibles. Les synsystèmes à privilégier à l'heure actuel sont ceux de Marstaller ainsi que le référentiel européen (Mucina *et al.*, 2016) ou encore le référentiel à l'alliance de Hugonnot & Chavoutier (2021).

Les principales unités phytosociologiques utilisées en bryosociologie sont proposées selon une combinaison de deux approches (d'après Bardat et Hauguel, 2002) :

- d'une part, l'individualisation de classes strictement bryosociologiques constituées uniquement par des combinaisons bryofloristiques (référentiel des synusies bryophytiques) ;
- d'autre part, l'intégration de classes trachéophytiques dans lesquelles des unités décrites comportent à la fois des bryophytes et des plantes vasculaires [référentiel des trachéophytes (PVF2)].

La détermination des relevés doit être effectuée de la même manière que pour des végétations trachéophytiques (Catteau, 2022b). Les principales étapes sont les suivantes :

- rassemblement des relevés en tableaux bruts ;
- tri selon les fréquences des espèces ;
- diagonalisation permettant d'individualiser des unités élémentaires.

Les principales classes de synusies bryophytiques et microcénoses bryo-trachéophytiques sont présentées dans les tableaux n°7 et 8. Les alliances des communautés bryophytiques exposées dans le guide des bryophytes de France figurent dans le tableau n°9. Les autorités ne sont pas mentionnées par soucis de faciliter la lecture des tableaux.

Tableau 7 Principales classes de synusies bryophytiques

Végétation du sol et des humus	Communautés pionnières terricoles	*Barbuletea unguiculatae*
	Communautés pionnières arénicoles	*Ceratodonto-Polytrichetea piliferi*
	Communautés pionnières terro-humicoles	*Pogonato-Dicranelletea*
	Communautés humicoles vivaces acidiclines	*Hylocomietea splendentis*
	Communautés humo-corticoles	*Hypnetea cupressiformis*
	Communautés sapro-lignicoles	*Lepidozio-Lophocoletea*
Végétation sur rochers	Communautés de rochers calcaires secs	*Ctenidietea mollusci* (rochers humifères) *Grimmietea anodontis* (rochers nus)
	Communautés de rochers siliceux secs	*Grimmio-Racomitrietea*
Végétation sur troncs et branches	Communautés corticoles basiphiles	*Neckeretea complanatae*
	Communautés corticoles acidiphiles	*Frullanio-Leucodontetea*
Végétation des déchets organiques	Communautés fimicoles	*Splachnetea lutei*
Végétation aquatique et palustre	Communautés amphibies à aquatiques rhéophiles	*Platyhypnidio-Fontinalietea*

	Communautés aquatiques saumâtres méditerranéennes	*Rielletea helicophyllae*
Végétation des tourbières et des bas-marais	Communautés sphagnicoles	*Mylietea anomalae*

Tableau 8 Principales classes de microcénoses bryo-trachéophytiques

Végétation des tourbières et des bas-marais	Communautés neutro-alcalines	*Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae**
	Communautés acidiphiles turfigènes	*Oxycocco-Sphagnetea**
Végétation aquatique et palustre	Communautés hygrophiles non rhéophiles	*Montio-Cardaminetea**
	Communautés des forêts hygrophiles	*Alnetea glutinosae**
	Communautés amphibies flottantes méso-eutrophes	*Lemnetea minoris*
	Communautés non amphibies flottantes acidiphiles	*Utricularietea intermedio-minoris**
Végétation pelousaire	Communautés terrico-humicoles neutro-calcicole climaciques	*Festuco-Brometea*
	Communautés terrico-humicoles acidiphiles, plutôt arénicoles	*Koelerio-Corynephoretea*
Végétation sur rocher	Communautés Humo-saxicoles	*Anogrammo-Polypodietea**
	Communautés saxicoles basophiles hygrophiles	*Adianthetea capilli-veneris**
Végétation du sol et des humus en contexte sylvatique	Communautés terricoles et humicoles	*Querco-Fagetea* et *Vaccinio-Picetea* (ne devrait pas être utilisée. Cf.§1.3)

Les communautés dans lesquelles le relevé des bryophytes est indispensable est signalée par *

Tableau 9 Synsystème (à l'alliance) du Guide des bryophytes de France (Hugonnot & Chavoutier, 2021)

Ceratodonto-Polytrichetea piliferi	**Communautés à caractère xérophile et photophile des sables (ou substrats riches en sable) oligotrophiles plus ou moins grossiers (parfois insérées dans les pelouses acidiphiles)**
Polytrichetalia piliferi	**-**
Campylopodion polytrichoidis	Communautés méditerranéennes à thermo-atlantiques
Ceratodonto-Polytrichion piliferi	Communautés médioeuropéennes
Racomitrion lanuginosi	Communautés médioeuropéennes des éboulis siliceux
Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis	**Communautés aciciphiles des supports organiques ou riches en matières organiques**
Brachythecietalia rutabulo-salebrosi	**Communautés humo-corticoles**
Bryo capillaris-Brachythecion rutabuli	-
Cladonio digitatae-Lepidozietetalia reptantis	**Communautés saprolignicoles**
Nowellion curvifoliae	Communautés des stades initiaux de décomposition
Tetraphidion pellucidae	Communautés des stades de décomposition avancés
Dicranetalia scoparii	**Communautés corticoles à caractère climacique des bases de tronc**
Dicrano scopari-Hypnion filiformis	Communautés tempérées
Isothecion myosuroides	Communautés subatlantiques
Dicranelletalia cerviculatae	**Communautés turficoles des stades pionniers**
Dicranellion cerviculatae	-
Diplophylletalia albicantis	**Communautés pionnières, humicoles, acidiphiles, sous-bois forestier**
Brachydotio trichodis-Campylostelion saxicolae	Communautés épilithiques pionnières
Dicranellion heteromallae	Communautés terrico-humicoles (parfois chasmophiles à épilithiques)
Diplophyllion albicantis	Communautés terrico-humicoles (parfois chasmophiles à épilithiques)
Haplomitrion hookeri	Communautés hygrophiles sabulicoles
Pellion epiphyllae	Communautés hygrophiles terrico-humicoles
Pohlion crudae	Communautés chasmophiles montagnardes
Grimmietalia hartmanii	**Communautés épilithiques sciaphiles**
Grimmio hartmanii-Hypnion cupressiformis	-
Ctenidietea mollusci	**Communautés des rochers calcaires ombragés**
Ctenidion mollusci	Communautés mésothermes
Distichion capillacei	Communautés des rochers froids
Seligerion calcareae	Communautés pionnières
Fissidention gracilifolii	Communautés pionnières

Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis	**Communautés épiphytiques des écorces riches en bases**
Orthotrichetalia	**-**
Fabronion pusillae	Communautés méditerranéennes
Leskeion polycarpae	Communautés des troncs inondables
Syntrichion laevipilae	Communautés tempérées aérohygrophiles et thermophiles
Ulotion bruchii	Communautés atlantiques très aérohygrophiles
Ulotion crispae	Communautés tempérées faiblement aérohygrophiles
Grimmietea alpestris	**Communautés épilithiques et acidiphiles**
Grimmietalia alpestris	**Communautés extra-littorales**
Andreaeion nivalis	Communautés subalpines et alpines des rochers suintants
Andreaeion petrophilae	Communautés montagnardes à subalpines des rochers secs
Grimmion commutatae	Communautés planitiaires à montagnardes, mésoxérophiles et photophiles
Schitidietalia maritimi	***Communautés littorales soumises aux embruns salés***
Grimmion maritimae	-
Grimmietea anodontis	**Communautés épilthiques, xérophiles et basiphiles**
Grimmietalia anodontis	**-**
Grimmion tergestinae	-
Hylocomietea splendentis	**Communautés terricoles pos-pionnières climaciques à dominantes pleurocarpiques**
Hylocomietalia splendentis	**-**
Eurhynchion striati	Communautés climaciques neutrophiles des matériaux limono-argileux
Fissidention taxifolii	Communautés post-pionnières des substrats limoneux
Pleurozion schreiberi	Communautés climaciques acidiphiles des humus bruts
Neckeretea complanatae	**Communautés humo-épilithiques, sciaphiles, des rochers et troncs riches en calcaires ou riches en bases**
Antitrichetalia curtipendulae	**Communautés acidiclines**
Antritrichion curtipendulae	-
Neckeretalia complanatae	**Communautés basiphiles**
Neckerion complanatae	Communautés tempérées
Plasteurhynchion meridionalis	Communautés méditerranéennes
Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae	**Communautés amphibies et aquatiques**
Hygrohypnetalia	**Communautés des eaux acides**
Hygrohypnion dilatati	Communautés alpines

Racomitrion aciculare	Communautés montagnardes à subalpines
Leptodyctetalia riparii	**Communautés des eaux neutres à basiques**
Brachythecion rivularis	Communautés collinéennes à montagnardes
Cinclidotion fontinaloidis	Communautés planitiaires à collinéennes, photophiles
Fissidention rivularis	Communautés planitiaires à collinéennes, sciaphiles
Fontinalion antipyreticae	Communautés aquatiques, planitiaires à collinéennes des eaux méso-eutrophes
Platyhypnidion rusciformis	Communautés amphibies, planitiaires à collinéennes, des eaux mésotrophes
Pleurochaeto squarrosae-Abietinelletea abietinae	**Communautés thermophiles à caractère climacique des substrats terreux riches en bases**
Pleurochaeto squarrosae-Abietinelletalia abietinae	**-**
Abietinellion abietinae	Communautés des substrats à dominante limoneuse
Homalothecio aurei-Pleurochaetion squarrosae	Communautés des substrats à dominante sableuse
Psoretea decipientis	**Communautés thermophiles à carcatère pionnier des substrats terreux riches en base**
Barbuletalia unguiculatae	**Communautés des substrats limoneux ou argileux, riches en carbonates**
Aloino bifrontis-Crossidion crassinervis	Communautés méditerranéennes et continentales des substrats arides
Cephaloziello baumgartneri-Southbion nigrellae	Communautés terrico-épilithiques
Cheilothelion chloropi	Communautés méditerranéennes, xérophiles et photophiles
Grimmaldion fragrantis	Communautés médioeuropéennes
Mannion androgynae	Communautés méditerranéennes à hépatiques tahlloïdes
Pottio commutatae-Riccion crustatae	Communautés des substrats salins et gypseux
Tortellion flavovirentis	Communautés des littoraux maritimes
Funarietalia hygrometricae	**Communautés des substrats riches en bases sels minéraux nitrophiles**
Funarion hygrometricae	Communautés rudérales
Phascion cuspidatae	Communautés liées aux cultures
Physcomitrellion patentis	Communautés liées aux vases exondées mésotrophes
Pseudephemerion nitidi	communautés liées aux vases exondées oligo-mésotrophes
Splachnetea lutei	**Communautés des substrats organiques organiques en décomposition**
Splachnetalia lutei	**-**

Splachnion lutei	-

© J.C. Hauguel / CBN de Bailleul

PARTIE 5

BIBLIOGRAPHIE

Aussel A., Bellenfant S., Catteau E., Causse G., Connord C., Gaudillat V., Laporte O. , Maisonneuve B., Sacca C., Villejoubert G., 2023. Notice CarHab - Programme de cartographie nationale des habitats naturels et semi-naturels. MTECT, OFB, MNHN, IGN, réseau des CBN, EVS UMR 5600 Université Jean Monnet Saint-Etienne, PatriNat (OFB - MNHN - CNRS - IRD), 36 p.

Bardat, J., 1999. *Formes biologiques des bryophytes*. Cours de DESS génie écologique Orsay. Doc polycopié. 8 p.

Bardat, J., 2001. *Phytosociologie et bryophytes*. Stage bryosociologie. Doc. Polycopié. 22 p.

Bardat, J. & Hauguel, J.-C., 2002. *Synopsis bryosociologique pour la France*. *Cryptogamie, Bryologie*, 23 (4) : 279-343.

Bardat, J., Boullet, V. & Hugonnot, V., 2012 - *La place des bryophytes dans la synsystématique des végétations vasculaires : 1. La problématique. Présentation*. Colloque « Prodromes et cartographie des végétations en Europe » - Saint Mandé. Conservatoire botanique national du Massif central. 24 p. non publié.

Bardat, J., Boudier P., 2000. *Les bryocénoses du chaos gréseux du Moulin-de-Roches (Commune de Senlisse, Yvelines, France). Cryptogamie, Bryol*, 21 (3) : 187-221.

Boullet V., 1988. *Organisation et dynamiques structurales des anciens parcours pastoraux en milieux calcicoles atlantiques*. *Coll. Phyto*. XVI – Phytosociologie et pastoralisme : 157-193. Paris.

Boullet V., 1999. Le relevé phytosociologique : principes et méthodes. Conservatoire botanique national du Massif central. Support de formation du stage ATEN du 25-29 mai 2009. 16 p.

Catteau E., 2019. *Proposition de reformulation de l'aire minimale des relevés phytosociologiques*. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.* 72 (1-3) : 137-141.

Catteau, E., 2022a. *Mémento pour la pratique du relevé phytosociologique*. Doc non publié. Conservatoire botanique national de Bailleul, 13 p.

Catteau, E., 2022b. *Mémento du tableau phytosociologique*. Doc non publié. Conservatoire botanique national de Bailleul, 14 p.

Celle, J., 2019. Mousses épiphytes d'auvergne et autres bryophytes corticoles : inventaire & conservation d'un patrimoine végétal méconnu. Guide technique. CBN du Massif central, 76 p.

Gillet, F. ; de Foucault, B. ; Julve, P., 1991. *La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts*. *Candollea*, 46 : 315-340.

Guinochet M., 1973. *Phytosociologie*. Collection d'écologie 1. Masson Éd. Paris. 227 p.

Hauguel, J.-C. & Messean, A., 2015 – *Les sources pétrifiantes du département de l'Aisne*. Centre régional de phytosociologie agréé Conservatoire Botanique National de Bailleul, Conservatoire d'espaces naturels de Picardie. 75 p. Bailleul.

Hébrard J.-P., 1973. *Étude des bryoassociations du Sud-Est de la France et leur contexte écologique*. Thèse, Marseille, France, tome I, 422 p., tome II : 75 tabl., 17 pl. fig.

Hugonnot, V., 2011. *Les bryocénoses saprolignicoles de la Réserve Biologique Intégrale du site d'Arvières (Ain). Les Nouvelles Archives de la Flore jurassienne et du nord-est de la France*, 9, 2011 – S.B.F.C., C.B.N.F.C.-O.R.I.

Hugonnot V., Chavoutier L., 2021. *Les bryophytes de France. Vol. 1. Anthocérotes et hépatiques.* Biotope. 652 p.

Marstaller R., 2006. *Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesllschaften Europas und angrenzender Gebiete. Haussknechtia Beiheft*, 13 : 1-192.

Mucina, Ladislav & Bueltmann, Helga & Dierßen, Klaus & Theurillat, Jean-Paul & Raus, Thomas & Čarni, Andraž & Šumberová, Kateřina & Willner, Wolfgang & Dengler, Jürgen & Gavilán, Rosario & Chytry, Milan & Hájek, Michal & Di Pietro, Romeo & Iakushenko, Dmytro & Pallas, Jens & Daniëls, Fred & Bergmeier, Erwin & Guerra, Arnoldo & Ermakov, Nikolai & Tichý, Lubomír., 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. Applied Vegetation Science. 19. 3-264. 10.1111/avsc.12257.

Ódor P. & ad F.M. Van Hees, 2004. *Preferences of dead wood inhabiting bryophytes to decay phase, log size and habitat types in Hungarian beech forests*. Journal of Bryology, 26 : 79-95.

Puglisi M. & Privitera M., 2012. *A synopsis of the Italian bryophyte vegetation.* Cryptogamie, Bryologie, 2012, 33 (4): 357-382

Royer J.-M., 2009. *Petit précis de phytosociologie sigmatiste*. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*, N.S., numéro spécial 33. 86 p.

Schrijvers-Gonlag M., Van Dort K, 2023. *A synopsis of bryophyte-lichen syntaxa in the Netherlands*. Lindbergia, 2023. 29 p

Ressources en ligne

Prodrome des végétations de France décliné (pvf2) : https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_typo/28

Mots-clés

Bryosociologie ; Communautés ; Végétations ; Mousses.

Rédaction

Jean-Christophe HAUGUEL, Emmanuel CATTEAU (CBN de Bailleul), Aurélien LABROCHE (CBN du Massif central), Timothée PREY (CB de Normandie).

Référence bibliographique

HAUGUEL J.-C., CATTEAU, E., LABROCHE, A. & PREY, T. 2023 – Guide méthodologique de bryosociologie. Conservatoires botaniques nationaux, Office Français de la Biodiversité. 37 p.

Date de réalisation : Décembre 2023

Guide rédigé dans le cadre du Réseau Thématique sur la connaissance et la préservation des bryophytes constitué par le réseau des Conservatoires botaniques nationaux sous la coordination technique de l'Office Français de la Biodiversité.

© Copyright photographie de couverture : tourbière haute à sphaignes des *Oxycocco-Sphagnetea*, Hargnies (08) – J.C. Hauguel.

Décembre 2023

CONSERVATOIRES BOTANIQUES NATIONAUX

Pour en savoir plus :
www.fcbn.fr/le-reseau-des-cbn

OFB OFFICE FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITÉ