

Identification d'espèces parapluies et relations biotiques entre angiospermes et bryophytes, une approche architecturale

Auteur : p204586

Promoteur(s) : Vanderpoorten, Alain; 20782

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en biologie des organismes et écologie, à finalité approfondie

Année académique : 2022-2023

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/17575>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.



Identification d'espèces parapluies et relations biotiques entre angiospermes et bryophytes, une approche architecturale

Mémoire défendu par Marion Quetsch dans le but d'obtenir le grade de Master en Biologie des Organismes et Ecologie

Promoteur : Alain Vanderpoorten ;

Co-promoteur : Flavien Collart et Antoine Guisan

Université de Liège, Faculté des Sciences

Département de biologie, écologie, évolution

Unité de biologie de l'évolution et de la conservation



Année académique 2022 – 2023

Juin 2023



Remerciements

Je souhaiterais remercier chaleureusement mon promoteur, Alain Vanderpoorten, pour son encadrement d'exception, son soutien et son enthousiasme constant. Merci de m'avoir accueillie et fait découvrir de délicieux vins suisses.

Je remercie également Flavien Collart pour sa patience et sa pédagogie durant ma réconciliation avec R. Mais surtout pour cette semaine passée ensemble sur le terrain, je me réjouis de pouvoir retravailler avec toi.

J'aimerais aussi remercier Sébastien, Timothée, Thibault, Ting, Léa et Anne-Marie. Vous rencontrez et vous re-rencontrez a été un pur plaisir et cette année à vos côtés est passée trop vite. Grosse pensée pour mes bros depuis le début, Virginie et Raphaël sans qui ces études auraient été beaucoup moins drôles. Big up à Olivier.

Tout particulièrement, je voudrais remercier mon père, pour m'avoir fait confiance et toujours cru en moi. Merci pour tout.

“ Peu importe ce qui se passera demain
Peu importe où se dirige le carrosse
Ce qui est important c'est ce qui se passe maintenant
Ce qui s'passe dans le carrosse “

Lorenzo (2019) *Revolver rose*. Initial Artist Services, Universal (Sex in the city).

Résumé

Le concept d'espèce parapluie est largement utilisé en biologie de la conservation. Ce concept repose sur le principe que la protection de l'espèce parapluie permettra également la protection des espèces co-occurentes. Ce concept peut être élargi et permettre la prédiction de la richesse spécifique d'une communauté à partir de la richesse, de la composition taxonomique ou d'espèces parapluies d'une autre communauté. Par exemple, l'usage d'espèces parapluies d'angiospermes, groupe emblématique, est pertinente pour la prédiction de la richesse spécifique et de l'assortiment taxonomique du second groupe de plantes terrestres le plus diversifié : les bryophytes.

Le but de ce travail est d'identifier une guildes d'espèces d'angiospermes pouvant servir d'espèces parapluies pour estimer la richesse spécifique de la flore bryophytique. Les questions suivantes seront abordées : La richesse spécifique des angiospermes est-elle corrélée à celle des bryophytes ? Comment cette corrélation varie-t-elle en fonction de l'altitude ? Cette corrélation est-elle due à une préférence de niche partagée ou traduit-elle des interactions biotiques ? Peut-on prédire la richesse spécifique des bryophytes en utilisant des espèces indicatrices d'angiospermes ?

Une matrice de présence-absence des bryophytes a été complétée après un échantillonnage de terrain le long d'un gradient altitudinal dans les Alpes vaudoises (Suisse). Cette matrice décrit la répartition de 322 espèces de bryophytes dans 413 plots de 4m² dans lesquels des données relatives à l'abondance-dominance de 838 espèces d'angiospermes étaient disponibles. Une matrice des types architecturaux chez les angiospermes a également été construite afin de déterminer dans quelle mesure l'aspect de la canopée herbacée, indépendamment de l'identité taxonomique des espèces, détermine la composition de la strate muscinale.

Une corrélation de Pearson a été appliquée afin de déterminer dans quelle mesure la richesse spécifique des bryophytes est corrélée à celle des angiospermes. Ensuite, une analyse de partitionnement de variance a été réalisée dans le but de dissocier la contribution de la composition taxonomique des communautés d'angiospermes, considérée comme un indicateur indirect des caractéristiques abiotiques de l'environnement, de la contribution de l'architecture de la canopée, qui influence, par la compétition, la facilitation et le maintien d'un microclimat sous-jacent, la composition de la strate muscinale. Finalement deux modèles linéaires successifs, dont un avec régularisation par Lasso, ont été générés afin d'identifier de potentielles espèces parapluies. Toutes ces analyses ont été effectuées sur l'entièreté du gradient altitudinal et en distinguant étage montagnard (< 2000m) et alpin (> 2000m).

Une corrélation faible, mais significative ($r = 0,31$; $p < 0,001$) a été mise en évidence entre les richesses spécifiques des bryophytes et des angiospermes. Bien que la variation de richesse spécifique en fonction de l'altitude soit représentée par une courbe unimodale dans les deux groupes, des différences dans le mode de l'optimum d'altitudes ont été observées, traduisant des caractéristiques biologiques et écophysiologiques contrastées de ces deux groupes. La corrélation de $r = 0,31$ entre les richesses des bryophytes et des angiospermes sur l'ensemble du gradient altitudinal résulte en réalité de deux patterns distincts : une faible corrélation à basse altitude ($r = 0,12$; $p = 0,044$) et une forte corrélation à haute altitude ($r = 0,69$; $p = 2,22 \cdot 10^{-16}$). Les analyses visant à dissocier l'importance de la composition

taxonomique et architecturale des angiospermes pour expliquer la composition taxonomique des communautés de bryophytes aux étages montagnards et alpin suggèrent que deux mécanismes entrent en jeu. Premièrement, le pourcentage de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliqué par la composition taxonomique des communautés d'angiospermes passe de 12 à 40% de l'étage montagnard à l'étage alpin. Dans un environnement alpin où les milieux favorables pour les plantes sont concentrés à certains secteurs spécifiques, la présence des angiospermes est indicatrice des conditions de milieu favorables à la végétation en général, mais également des environnements particulièrement favorables aux bryophytes dans un contexte alpin où la disponibilité en eau est critique pour les organismes poikilohydriques. Deuxièmement, le pourcentage de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliqué par la variation architecturale des communautés d'angiospermes passe de 3 à 22% de l'étage montagnard à l'étage alpin. Cette différence suggère un changement des interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes en fonction de l'altitude. Cette observation est en accord avec la théorie du gradient de stress, qui postule que les interactions biotiques passent de la compétition à la facilitation lorsque le stress augmente.

La relation qui existe entre la composition des communautés d'angiospermes et de bryophytes permet dès lors d'envisager l'utilisation d'espèces parapluies des premières pour prédire la richesse spécifique des deuxièmes, en particulier à l'étage alpin.

Table des matières

Remerciements

Résumé

Introduction.....1

Matériels et méthodes.....4

Site d'étude et collecte des données.....4

Analyses statistiques9

Corrélations entre la richesse spécifiques des bryophytes et celles des angiospermes9

Contribution de l'assortiment taxonomique des angiospermes et de l'architecture à
l'explication de la variance de l'assortiment taxonomique des bryophytes9

Quelles sont les types architecturaux et les espèces d'angiospermes représentatif(s) de la
richesse spécifique des bryophytes ?11

Résultats.....12

Discussion19

Conclusion21

Références

Annexe

Introduction

Le concept d'espèce parapluie repose sur le principe que les besoins et les ressources de cette espèce parapluie englobent ceux d'espèces co-occurentes, et que sa protection les sauvegarde également. "Un critère plus spécifique serait qu'une espèce parapluie appropriée représente les exigences de la zone et partage les caractéristiques de l'habitat et les menaces à la persistance avec des espèces coexistantes" (Seddon and Leech, 2008). Ce concept peut être élargi et inclure des paramètres comme la connectivité de l'habitat, la répartition des ressources ou la présence de processus écosystémiques (Roberge and Angelstam, 2004). De plus, des communautés entières peuvent être utilisées pour la prédiction d'une autre. C'est ce que démontre (Schaffers *et al.*, 2008) en utilisant une communauté végétale pour prédire l'assemblage d'une communauté d'arthropodes. Il peut être judicieux de choisir comme espèce parapluie, une espèce ingénieure ou une guildes d'espèces, potentiellement plus à même de prédire la richesse taxonomique du groupe cible qu'une espèce parapluie unique (Seddon and Leech, 2008).

Il est pertinent de choisir une espèce dont l'histoire naturelle et l'écologie sont bien connues et dont l'aire de répartition chevauche celle des espèces cibles coexistantes. Des informations sur le long terme des espèces et de la zone étudiée permettent de mieux comprendre l'écosystème et les espèces qui y vivent (Roberge and Angelstam, 2004). De plus, en vue d'une facilité d'échantillonnage, il est avantageux que l'espèce candidate ait une faible probabilité d'extinction locale, une réponse modérée aux perturbations et qu'elle soit sujette aux mêmes menaces que l'espèce cible. Ajoutons qu'une espèce commune avec une population de grande taille, des paramètres laissant penser qu'elle est persistante et donc facilement reconnaissable, facilitent le monitoring (Seddon and Leech, 2008 ; Branton and Richardson, 2011).

En somme, pour choisir correctement une espèce parapluie il est nécessaire d'avoir un ensemble de critères transcendants les milieux écologiques et les espèces ciblées (Branton and Richardson, 2011). Ce concept d'espèce parapluie est utilisable pour la sélection de sites à protéger (Roberge and Angelstam, 2004) et est applicable dans les stratégies de conservation et de création de réserves. De plus il est pertinent dans le cadre de conservation inter- (Seddon and Leech, 2008) et intra-taxonomique (Branton and Richardson, 2011). Enfin cette notion a également pour but de prédire et de représenter l'occurrence d'autres espèces qui peuvent notamment être difficilement détectables (Tulloch *et al.*, 2016).

Les bryophytes sont un groupe important d'un point de la richesse spécifique. Avec environ 20 000 espèces, elles forment le deuxième groupe de plantes terrestres le plus diversifié après les angiospermes (Patiño and Vanderpoorten, 2018).

Cependant, les bryophytes sont très rarement prises en compte dans les analyses de la biodiversité et sont donc très largement absentes des programmes de conservation (Mcmullan-Fisher *et al.*, 2009 ; Vanderpoorten and Goffinet, 2009 ; Vanneste *et al.*, 2017 ; Zeidler *et al.*, 2022). En effet, seulement 4% des articles publiés entre 2000 et 2005 dans les principales revues de conservation portaient sur les cryptogames. Cette situation a cependant changé, suite à une conscientisation croissante de la nécessité d'inclure les cryptogames en général, et plus particulièrement les bryophytes, dans les programmes de conservation (Hylander and Jonsson, 2007). Plusieurs raisons expliquent cet intérêt tardif mais croissant pour la conservation des

bryophytes. Étant des organismes peu apparents du milieu, elles jouent malgré tout un rôle écologique important en termes d'équilibre hydrique, de contrôle de l'érosion, de régulation du cycle de l'azote mais également en fournissant un habitat pour une très grande diversité d'autres organismes (Suren, 1991 ; Lindo and Gonzalez, 2010 ; Eldridge *et al.*, 2023). De plus, les bryophytes présentent localement un niveau de richesse spécifique comparable voire supérieur à celui des angiospermes. Dans les forêts boréales, la diversité des bryophytes surpasse celle des angiospermes (Berglund and Jonsson, 2001). De la même façon, le ratio du nombre d'espèces de bryophytes et de angiospermes est souvent de 5 : 1 dans les forêts sclérophylles humides en Tasmanie (Pharo and Blanks, 2000). Enfin, et plus crucialement, les patterns de diversité des bryophytes ne suivent pas nécessairement les patterns des autres taxons, mieux étudiés à large échelle spatiale, comme en témoignent de nombreuses incongruences entre la répartition géographique des hot spots de biodiversité mondiales définis pour les angiospermes et les bryophytes (Vanderpoorten and Hallingbäck, 2009). Ainsi un concept élargi de biodiversité devient de plus en plus nécessaire.

L'intégration des bryophytes dans les programmes d'évaluation et de conservation de la biodiversité se heurte cependant à des difficultés rencontrées pour l'identification des espèces. En effet, les bryophytes sont des organismes de petite taille qui ne présentent pas d'organes complexes comme la fleur des angiospermes, source de très nombreux caractères taxonomiques facilitant l'identification. De plus, les bryophytes sont poïkilohydriques, c'est-à-dire qu'elles sont incapables de réguler leur contenu en eau, celui-ci étant en équilibre avec celui de l'environnement. En fonction de l'état d'hydratation, le gamétophyte a un aspect différent (Oliver, 2018), ce qui complique davantage l'identification. Dans un tel contexte, il est nécessaire de trouver des indicateurs indirects facilement mesurables afin d'estimer la biodiversité des bryophytes et de chercher, notamment à des fins de conservation, des alternatives dans le concept d'espèce parapluie (Oliver, 2018).

Les angiospermes forment le premier groupe de plantes le plus diversifié avec environ 300 000 espèces. C'est un taxon couramment utilisé comme indicateur de biodiversité car comparé aux autres lignées de plantes terrestres, leur taxonomie, leurs flores, (Bonnemaison, 2018), leur biogéographie et leur fonctions sont bien connues (Mcmullan-Fisher *et al.*, 2009).

Ainsi, l'auto-écologie des espèces d'angiospermes, traduite par des indices comme ceux d'Ellenberg pour l'ensoleillement, la température, l'humidité, la teneur en azote du sol, permet une estimation indirecte des facteurs environnementaux du milieu qui affectent également la distribution des bryophytes (Zolotova, Ivanova and Ivanova, 2022). D'autre part, la canopée formée par la végétation vasculaire détermine directement la composition de la strate muscinale sous-jacente via des mécanismes liés à la compétition pour les nutriments et l'accès à la lumière ou à la facilitation (Bourrat, 2020). A cet égard, la présence d'une canopée d'angiospermes est susceptible de générer un microclimat humide sous-jacent propice à la strate muscinale (Ingerpuu, Liira and Pärtel, 2005).

Néanmoins, les bryophytes diffèrent des angiospermes par une série de caractéristiques écophysiologiques. En particulier, les bryophytes sont poïkilohydriques et dépendent directement des précipitations atmosphériques pour leur alimentation hydrique. Dépourvues de racines et captant l'eau et les nutriments par l'entièreté de leur gamétophyte, elles peuvent coloniser des substrats très durs comme la roche, que les racines des angiospermes ne peuvent percer. Ces différences soulèvent la question de la pertinence de l'utilisation des angiospermes comme indicatrices de la diversité des bryophytes. Or, très peu d'études ont jusqu'à présent été

réalisées pour analyser conjointement la variation spatiale de la diversité des flores d'angiospermes et de bryophytes (Pharo, Beattie and Binns, 1999 ; Grytnes, Heegaard and Ihlen, 2006 ; Grau, Grytnes and Birks, 2007 ; Vittoz *et al.*, 2010).

Si les études précitées démontrent toutes l'existence d'une corrélation significative entre les richesses spécifiques des groupes étudiés, l'intensité de la corrélation varie drastiquement d'une étude à l'autre. Ainsi Grytnes, Heegaard and Ihlen (2006) rapportent une faible corrélation entre les richesses spécifiques des bryophytes et angiospermes. En revanche Grau, Grytnes and Birks (2007) mettent en évidence une forte corrélation de 0,79 entre mousses et angiospermes de l'Himalaya. Ces différences suggèrent que les relations entre la diversité des communautés d'angiospermes et de bryophytes varient fortement en fonction du milieu. Dans ce contexte, les régions montagneuses offrent un cadre d'étude approprié car ils présentent une topographie complexe offrant une grande diversité de niches écologiques sur de courtes distances géographiques.

L'objectif général de ce mémoire est de déterminer dans quelle mesure les richesses spécifiques des angiospermes et des bryophytes sont concordantes le long d'un gradient altitudinal afin de déterminer dans quelle mesure la richesse spécifique des bryophytes peut être prédite à partir de la présence d'espèces parapluies d'angiospermes.

Pour ce faire nous avons abordé les questions suivantes :

1. La richesse spécifique des angiospermes est-elle corrélée à celle des bryophytes ? Cette corrélation varie-t-elle en fonction de l'altitude ?
2. Ces patterns de corrélations s'expliquent-ils par le fait que la composition taxonomique des angiospermes traduit les conditions abiotiques du milieu, conditions partagées avec les bryophytes, ou bien un effet biotique direct entre la canopée herbacée et la strate muscinale ?
3. Peut-on prédire la richesse spécifique des bryophytes en utilisant la présence des différentes espèces d'angiospermes ? Si oui, quelles sont la ou les espèces d'angiospermes représentative(s) de la richesse spécifique des bryophytes ?

Matériels et méthodes

Site d'étude et collecte des données

Cette étude prend place dans le canton de Vaud (Suisse), plus particulièrement dans la partie alpine de celui-ci. La zone d'étude a une superficie d'environ 700km² et s'étend entre 375 et 3210 mètres d'altitude. Le climat du canton de Vaud est tempéré (Dubuis *et al.*, 2011).

Les sites d'échantillonnage (plots) ont été générés de façon aléatoire stratifiée en fonction de la pente, de l'altitude et de l'orientation, sur toute la zone d'étude et uniquement dans les zones ouvertes et non boisées (Dubuis *et al.*, 2011). Les plots, d'une surface de 4m², ont d'abord été localisés au moyen d'une carte régionale, puis leur position exacte a été trouvée au moyen d'un GPS (Geo7X de Trimble®) dans lequel leurs coordonnées géographiques ont été préalablement enregistrées. Les coordonnées et l'altitude effectives des plots, ainsi que leur identifiant ont été enregistrés. Les coordonnées mesurées ont par la suite été corrigées en utilisant le logiciel fourni avec le GPS afin d'augmenter la précision de ces dernières et de retirer les éventuelles erreurs anthropiques ou naturelles.

Un inventaire exhaustif des espèces de bryophytes dans chaque plot a été réalisé depuis 2017. Dans le cadre du présent travail, 109 plots supplémentaires se sont ajoutés aux 304 plots déjà inventoriés, pour arriver à un total final de 413. 322 espèces de bryophytes ont été identifiées au moyen des flores de (Smith, 2004) et de (Cortini Pedrotti, 2006). Lorsque l'identification sur le terrain se révélait impossible, un échantillon était systématiquement prélevé pour identification microscopique ultérieure au laboratoire.

Les données relatives aux angiospermes, dans ces mêmes 413 plots, ont été obtenues sur le site de RechAlp, une plateforme transdisciplinaire de l'université de Lausanne regroupant des données sur les conditions biotiques et abiotiques à très fine échelle dans les Alpes vaudoise. Depuis, ce projet a été repris par le Centre interdisciplinaire de recherche sur la montagne (<https://rechalp.unil.ch/>). Ces données ont été récoltées de 2002 à 2022. Un inventaire exhaustif de la flore des angiospermes a été effectué et des mesures d'abondance ont été prises pour chacune des espèces. Ces mesures d'abondance sont exprimées par les indices de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1964). Les divers inventaires ont ensuite été homogénéisés taxonomiquement en suivant la nomenclature de la checklist d'InfoFlora de 2017 (Juillerat *et al.*, 2017). Une matrice d'abondance des espèces d'angiospermes avec les indices Braun-Blanquet a été construite.

Les indices de Braun-Blanquet correspondent à une échelle semi-quantitative de couverture-abondance de la végétation. Les indices de cette échelle sont des valeurs qualitatives d'abondance auxquelles correspondent des intervalles de valeurs quantitatives d'abondance (en pourcent). Afin de faciliter l'utilisation de cet outil, la médiane de chaque intervalle a été calculée et utilisée dans la matrice d'abondance des angiospermes suivant (Vittoz and Guisan, 2007) (Tableau 1).

Tableau 1 : Tableau des indices d'abondance Braun-Blanquet qualitatives et leurs équivalences en indices quantitatifs.

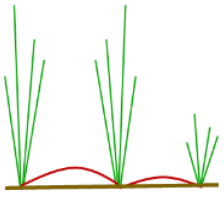
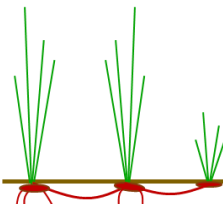
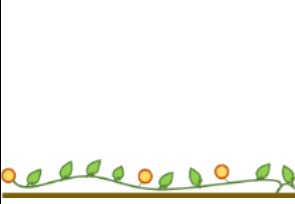
Indices Braun-Blanquet	Intervalles des indices transformés (%)	Médianes des indices transformés (%)
r	< 0,1	0,05
+	0,1 - 1	0,5
1	1 – 5	3
2a	6 – 15	10
2b	16 – 25	20
3	26 – 50	37,5
4	51 – 75	62,5
5	> 75	87,5

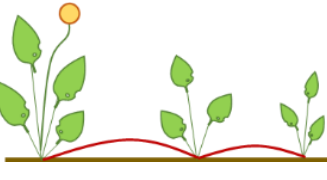
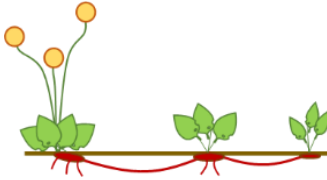
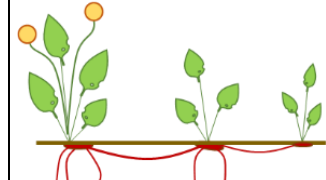
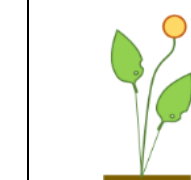
Dans chacune des matrices de bryophytes et d'angiospermes, les espèces avec moins de 10 occurrences ont été éliminées de façon à écarter les espèces rares, peu à même de participer à des patterns écologiques globaux. Ces espèces rares n'ont été conservées que pour répondre à la première question, portant sur les patterns de richesse spécifique totale des bryophytes et des angiospermes. Ainsi les matrices des bryophytes sur tout le gradient, avec et sans espèces rare, comportent respectivement 322 et 104 espèces pour 413 plots. Les matrices des angiospermes sur tout le gradient, avec et sans espèces rares, comportent respectivement 838 et 319 espèces pour 413 plots.

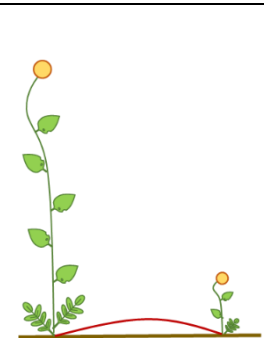
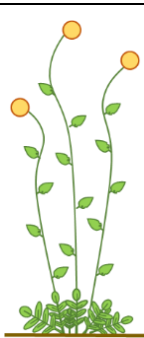
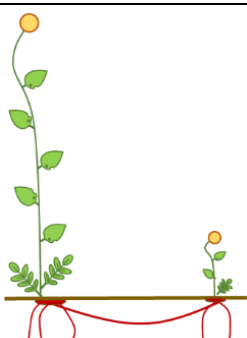
Afin de répondre à la deuxième question, adressant le potentiel effet des interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes sur l'assortiment taxonomique de ces dernières, des matrices de types architecturaux ont été générées à partir de la matrice de répartition des angiospermes sans espèces rares. Chaque espèce d'angiosperme a été assignée à un type architectural sur base du système proposé par Barkman (1988).

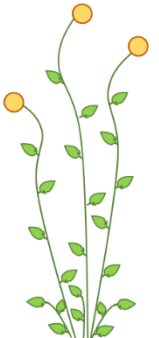
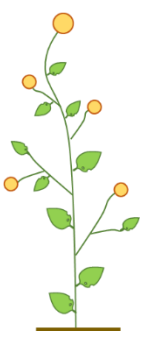
(Barkman, 1988) a conçu une typologie des types architecturaux des plantes vasculaires terrestres et aquatiques, les bryophytes et les lichens d'Europe. Les critères principaux sur lesquels se base le système de Barkman sont notamment, le caractère ligneux ou herbacé, le type de port (érigé, décombant, prostré, cespiteux, rhizomateux), le type de ramification (pas, peu, fortement ramifié), l'agencement foliaire (rosette apicale, rosette basilaire, tige feuillée) (Tableau 2). Ainsi la typologie comporte différentes catégories, basées sur les traits morphologiques, regroupant les espèces en fonction de leur architecture. La nomination des catégories se fait d'après le genre ou l'espèce représentatif du type architectural. Toutes ces caractéristiques de la strate herbacées sont importantes pour la strate muscinale et influencent sa répartition. Par exemple, une canopée dense de hautes graminées rhizomateuses élimine typiquement par compétition la strate muscinale (Klanderud and Totland, 2005). De la même manière, une strate herbacée composée d'espèces caractérisées par des feuilles disposées en rosette basale dense entrera en compétition pour l'espace avec la strate muscinale. Au contraire, une canopée herbacée ouverte peut générer un microclimat humide sous-jacent favorable à la strate muscinale (Ingerpuu, Liira and Pärtel, 2005).

Tableau 2 : Principaux types architecturaux de la clef de Barkman, pour les plantes herbacées, avec leurs caractères discriminants et une illustration. Les Graminoidea correspondent aux plantes en touffes denses avec un port cespiteux. Les Decumbentes réunissent les espèces présentant une tige longue prostrée ou décombante avec des feuilles bien développées. Les Rosulatae regroupent les plantes avec uniquement des feuilles basales alors que les Scaposorosulatae reprennent les espèces avec des feuilles caulinaire et en rosette basale différenciées. Enfin les Scaposae correspondent aux plantes avec uniquement des feuilles caulinaires.

	Graminoidea			Decumbentes	
	Stolonifera	Rhizomatosa	Caespitosa	Illecebrids	Thymids
Caractères discriminants	Présence de stolons	Présence de rhizomes longs	Présence de rhizomes courts, touffes isolées	Tige prostrée, feuilles dans un même plan	Tige décombante, feuilles dans plusieurs plans
Illustrations					

	Rosulatae			
	Fragariids	Bellids	Oxalids	Primulids
Caractères discriminants	Présence de stolons	Présence de courts rhizomes, rosette basale	Présence de longs rhizomes, absence de rosette basale	Plante solitaire, tige simple
Illustrations				

	Scaposorosulatae				
	Ajugids	Arabids	Aegopodiids	Verbascids	Ranunculids
Caractères discriminants	Présence de stolons	Rosette basale dense, port cespiteux	Présence de rhizomes longs	Tige feuillée non ramifiée	Tige feuillée fortement ramifiée
Illustrations					

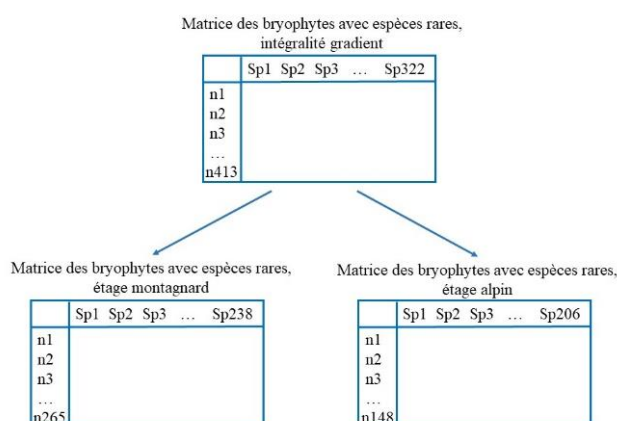
	Scaposae				
	Linariids	Minuartiids	Asperulids	Epipactids	Gypsophilids
Caractères discriminants	Port cespiteux, tiges peu ramifiées	Port cespiteux, tiges fortement ramifiées	Présence de rhizomes longs	Tige feuillée non ramifiée	Tige feuillée fortement ramifiée
Illustrations					

Pour plus de facilité, une modification a été apportée à la clef de Barkman. La classe des Graminoidea hemicaespitosa, graminées à rhizomes longs et courts, a été fusionnée avec celle des Graminoidea rhizomatosa, graminées à longs rhizomes. En Annexe se trouve la typologie utilisée et appliquées aux espèces présentes dans la zone d'étude.

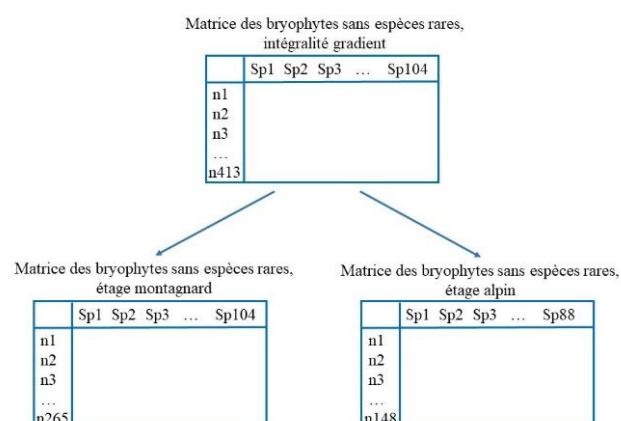
Grâce à cette clef, aux sites web <https://www.infoflora.ch/fr/> [Accédé le 28 janvier 2023], <https://www.tela-botanica.org/> [Accédé le 28 janvier 2023], ainsi qu'avec l'aide des flores (Hess, Hirzel and Landolt, 1967, 1970, 1972), un type architectural a été assigné à chacune des espèces de la matrice des angiospermes avec les espèce agrégées. Deux degrés d'architecture ont été considérés. Le premier Complet avec le niveau d'identification le plus fin et le second Simplifié avec un niveau d'identification plus brut, comportant respectivement 45 et 18 types architecturaux. Ce double degré d'identification a été opéré dans l'éventualité où des informations sont perdues si le système de Barkman est trop discriminatoire. Ainsi deux matrices d'abondance des types architecturaux Complètes et Simplifiées ont été créées en réalisant une somme de l'abondance des différents types architecturaux dans chacun des plots.

Chaque analyse a été faite sur tout le gradient altitudinal, allant de 431 à 2885 mètres d'altitude, mais également en séparant les diverses matrices en étage montagnard (< 2000m) et en étage alpin (> 2000m). Cette limite de 2000m d'altitude, qui correspond à la fin de la zone forestière et au début de la végétation alpine rase, a été appliquée afin de tenir compte des modifications au niveau des interactions biotiques entre espèces, suivant l'hypothèse du gradient de stress altitudinal (Anthelme, Cavieres and Dangles, 2014). De ce fait, une matrice à l'étage montagnard et à l'étage alpin a été créé pour chacune des matrices initiales : matrice des bryophytes avec espèces rares, des bryophytes sans espèces rares, des angiospermes avec et sans espèces rares, ainsi que pour la matrice des types architecturaux complets (Figure 2A, 2B, 2C, 2D et 2E).

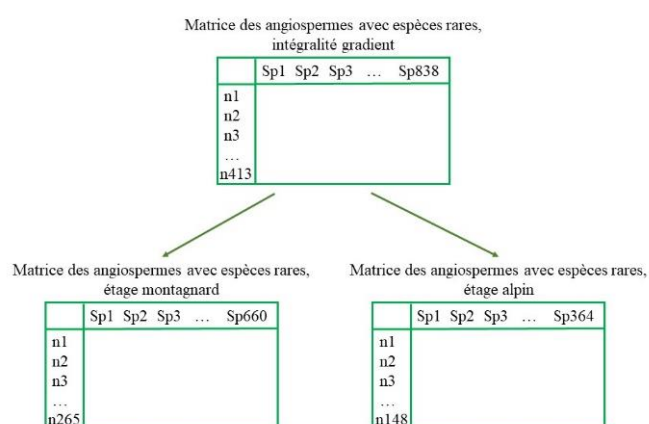
A



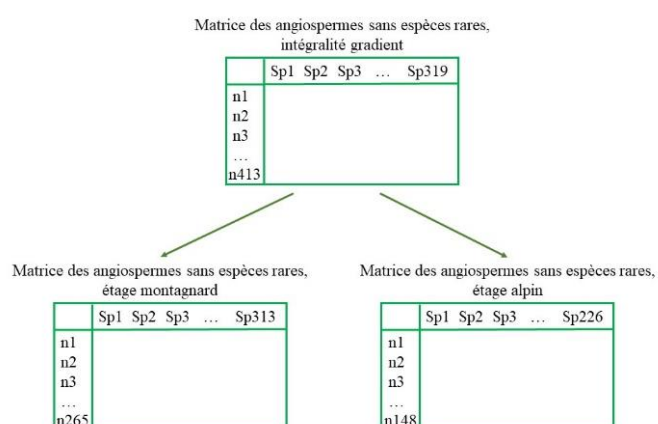
B



C



D



E

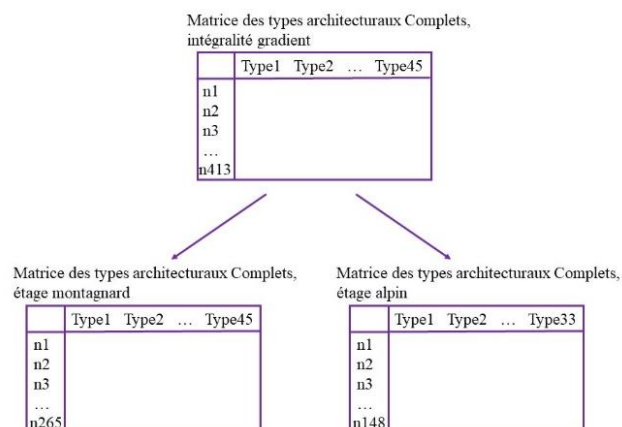


Figure 2 : **2A** : Création des matrices des bryophytes avec espèces rares à l'étage montagnard avec 238 espèces pour 265 plots et à l'étage alpin avec 206 espèces pour 148 plots. **2B** : Création des matrices des bryophytes sans espèces rares à l'étage montagnard avec 104 espèces pour 265 plots et à l'étage alpin avec 88 espèces pour 148 plots. **2C** : Création des matrices des angiospermes avec espèces rares à l'étage montagnard avec 660 espèces pour 265 plots et à l'étage alpin avec 364 espèces pour 148 plots. **2D** : Création des matrices des angiospermes sans espèces rares à l'étage montagnard avec 313 espèces pour 265 plots et à l'étage alpin avec 226 espèces pour 148 plots. **2E** : Création des matrices des types architecturaux Complets à l'étage montagnard avec 45 types pour 265 plots et à l'étage alpin avec 33 types pour 148 plots. Il y a 12 types architecturaux absents à l'étage alpin.

Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R studio version 4.2.1 (R Core Team, 2022).

Corrélations entre la richesse spécifiques des bryophytes et celles des angiospermes

Les matrices de présence-absence des espèces dans les plots ont servi à générer des matrices de richesse spécifique par plot, sur le gradient altitudinal complet mais également à l'étage montagnard et à l'étage alpin, afin de déterminer dans quelle mesure la richesse spécifique des bryophytes est corrélée à celle des spermatophytes (Question 1). Une corrélation de Pearson a été mesurée et un test de significativité a été appliqué pour chaque corrélation calculée. De plus, des courbes de richesse spécifique des bryophytes et des angiospermes, sur le gradient altitudinal complet, ont été générées afin d'examiner la variation de la richesse spécifique en fonction de l'altitude. Pour ce faire, le gradient altitudinal complet a été divisé en 17 intervalles de 150m d'altitude. La richesse spécifique des bryophytes et celle des angiospermes ont été calculées dans chacun de ces intervalles puis portées en graphique.

Contribution de l'assortiment taxonomique des angiospermes et de l'architecture à l'explication de la variance de l'assortiment taxonomique des bryophytes

Dans le but d'évaluer la contribution de l'assortiment taxonomique des angiospermes et de l'architecture à l'explication de la variance de l'assortiment taxonomique des bryophytes (Question 2), une analyse de partitionnement de variation a été effectuée via le package vegan (Oksanen et al., 2022). Les analyses de partitionnement de variance combinent l'analyse de redondance et l'analyse de redondance partielle pour attribuer la variance d'une variable ou d'une matrice dépendante entre plusieurs ensembles de données ou matrices explicatives (Figure 3A). De la sorte, il est possible d'apprécier la part de variance de la matrice des bryophytes expliquée par la matrice des angiospermes et les matrices des types architecturaux. Le résultat de l'analyse de partitionnement de variation se présente sous la forme d'un diagramme de Venn (Figure 3B).

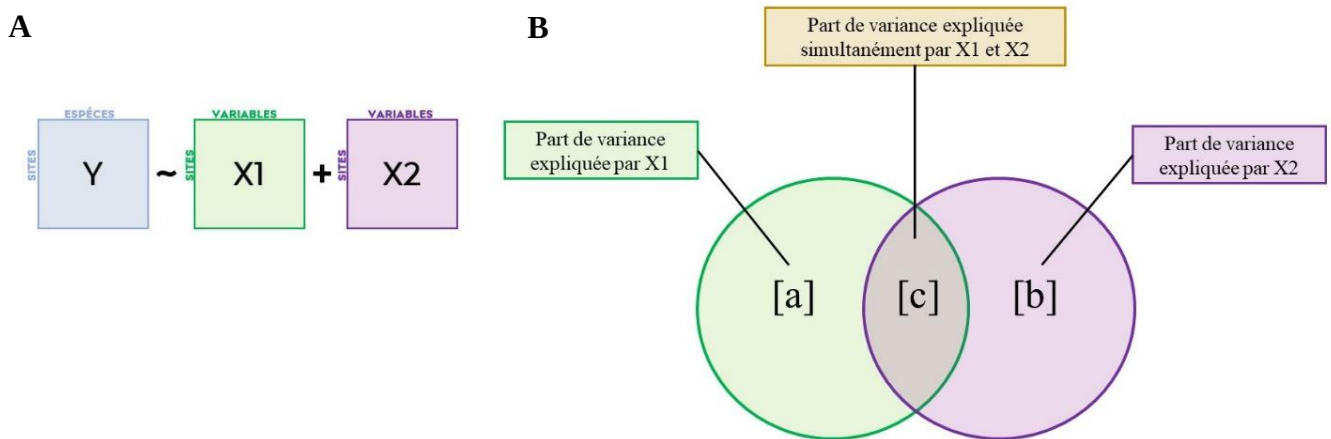


Figure 3 : 3A : Forme générale du partitionnement de variation. La matrice dépendante Y en fonction des deux matrices explicatives X1 et X2. **3B :** Diagramme de Venn de l'analyse de partitionnement de variance. Avec X1 la première matrice explicative et X2 la deuxième matrice explicative et [a], [b], [c] les fractions de la variance de la matrice dépendante. [a] la part de variance expliquée uniquement par la matrice X1, [b] la part de variance expliquée uniquement par la matrice X2 et [c] la part de variance expliquée simultanément par X1 et X2. Enfin [d] est la part de variance non expliquée pour X1 et X2. Les fractions [a] et [b] sont calculées par analyse de redondance partielle alors que la fraction [d] est calculée par analyse de redondance. La fraction [c] est calculée par soustraction, elle peut donc être positive ou négative. Si cette fraction est positive alors elle correspond à une part de variance additive car elle n'est pas attribuable à X1 ou X2. De ce fait le pourcentage de variance expliqué de Y correspond à la somme des fractions [a], [b] et [c]. Lorsque la fraction [c] est négative, cela signifie qu'il y a redondance entre les deux matrices explicatives et que le pourcentage de variance expliqué de Y correspond à $[a] + [b] - [c]$.

Dans un premier temps cette analyse a été faite sur tout le gradient altitudinal afin de comparer les niveaux d'identifications architecturaux Complètes et Simplifiés. Dans un deuxième temps, l'analyse a été menée uniquement pour le niveau d'identification Complet, en divisant le gradient selon étage montagnard et alpin afin d'examiner l'importance de ce type architectural sur l'assortiment taxonomique des bryophytes dans ces deux étages. Ainsi, deux matrices des types architecturaux Complètes à l'étage montagnard et à l'étage alpin ont été créées. La première comporte 45 types architecturaux pour 265 plots et la seconde contient 33 types architecturaux pour 148 plots, il y a 12 types architecturaux absents à l'étage alpin.

Précisons que pour ce deuxième temps, les matrices des angiospermes à l'étage montagnard et alpin ont été résumées au moyen d'une Analyse en Composantes Principales. En effet, le nombre d'espèces que contiennent ces matrices était supérieur au nombre n de plots, ce qui pose problème pour l'analyse de partitionnement de variation, acceptant au maximum n-1 prédicteurs. La matrice de distribution des espèces d'angiospermes a donc été résumée au moyen d'une Analyse en Composante Principales avec le package FactoMineR (Lê, Josse and Husson, 2008). N'ont été gardées que les composantes principales qui représentent de manière cumulative 90% de la variance. À l'étage montagnard 126 composantes principales ont été retenues pour 265 plots et à l'étage alpin 63 composantes ont été retenues pour 148 plots. Afin de vérifier la significativité des fractions de variance de l'analyse de partitionnement de variation, une ANOVA a été réalisée. Ce type d'ANOVA se base sur des tests de permutation pour chaque prédicteur. Au total, 999 permutations ont été effectuées.

Quelles sont les types architecturaux et les espèces d'angiospermes représentatif(s) de la richesse spécifique des bryophytes ?

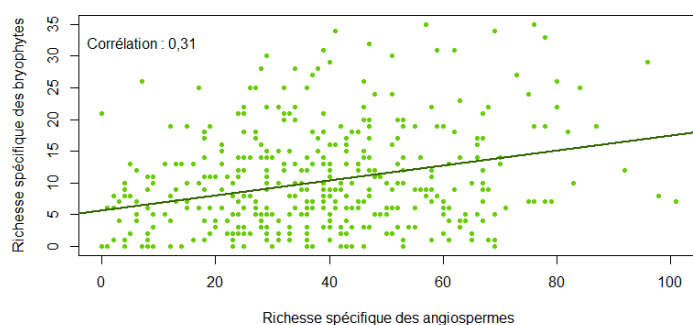
Un modèle linéaire a été établi afin de déterminer les types architecturaux du niveau d'identification Complet, qui prédisent le mieux la richesse spécifique des bryophytes. Seuls les types architecturaux significatifs ont été retenus et leur contribution respective au R^2 du modèle a été calculée grâce au package *rdacca.hp* (Lai *et al.*, 2022).

De manière à sélectionner une espèce ou guildes d'angiospermes prédisant au mieux la diversité spécifique des bryophytes et pouvant être choisies comme espèces parapluies (Question 3), un modèle linéaire avec une régularisation par Lasso (Tibshirani, 1996) a été réalisé avec le package *glmnet* (Friedman, Hastie and Tibshirani, 2010). Le Lasso est une analyse de régression qui permet notamment la sélection de variables en vue d'améliorer la précision de la prédiction d'un futur modèle. Ce Lasso fonctionne avec un paramètre Lambda qui permet de mettre une pénalité, faisant en sorte que le modèle sélectionné soit le plus prédictif. Dans cette étude, la valeur de Lambda a été choisie afin de minimiser la somme des carrés des résidus qui correspondent à l'écart entre les données réelles et un modèle. Cette valeur a été déterminée en réalisant une cross-validation 10-fold, une méthode de rééchantillonnage qui scinde le jeu de données en 10 blocs de taille identique où 9 blocs servent à calibrer le modèle et le bloc restant sert à évaluer le modèle produit. La procédure est répétée jusqu'à ce que les 10 blocs aient servi à évaluer un modèle. Le Lambda correspondant au meilleur modèle a été choisi. Ainsi, le Lasso permet de sélectionner un sous-ensemble d'espèces d'angiospermes représentant le mieux la diversité spécifique des bryophytes. Sur base de ce groupe d'espèces, un modèle linéaire a été construit afin de réduire le nombre de prédicteurs, les espèces qui n'étaient pas significatives ont été retirées. Enfin, un dernier modèle linéaire a été réalisé avec ce groupe d'espèces restreint afin de mesurer la variance totale expliquée. De plus, la contribution au R^2 du modèle de chacune des espèces a été calculée grâce au package *rdacca.hp* (Lai *et al.*, 2022).

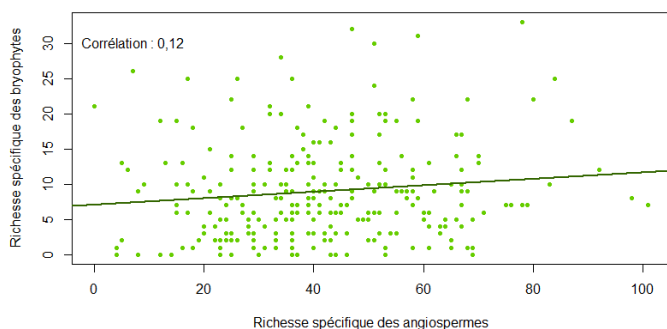
Résultats

La corrélation entre les richesses spécifiques des angiospermes et des bryophytes sur tout le gradient altitudinal est de 0,31 ($p = 9,54.10^{-05}$) (Figure 4A). Lorsque l'on divise le gradient altitudinal selon étage montagnard et alpin, la corrélation entre les richesses spécifiques des angiospermes et des bryophytes change. Elle diminue à l'étage montagnard, avec une corrélation de 0,12 ($p = 0,044$) alors qu'elle augmente à hautes altitudes ($r = 0,69$; $p = 2,22.10^{-16}$) (Figure 4B et 4C).

A



B



C

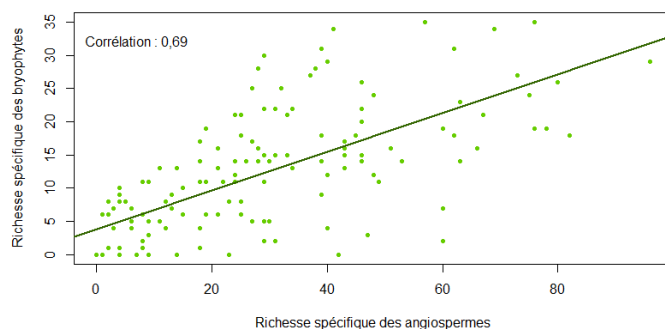
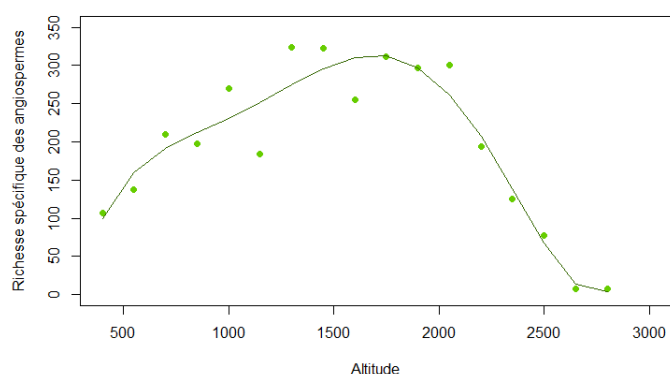


Figure 4 : Variation de la richesse spécifique des bryophytes en fonction de la richesse spécifique des angiospermes dans 413 placettes de 4m² dans les Alpes vaudoises (**4A**), dans 265 placettes situées à l'étage montagnard (< 2000m, **4B**) et dans 148 placettes situées à l'étage alpin (> 2000m, **4C**).

La richesse spécifique des angiospermes et bryophytes présente une relation unimodale avec l'altitude avec un maximum de diversité à des altitudes moyennes (Figure 5A et 5B). Ces maximums de richesse surviennent à des altitudes différentes, aux alentours de 1400m d'altitude pour les angiospermes et 2100m pour les bryophytes.

A



B

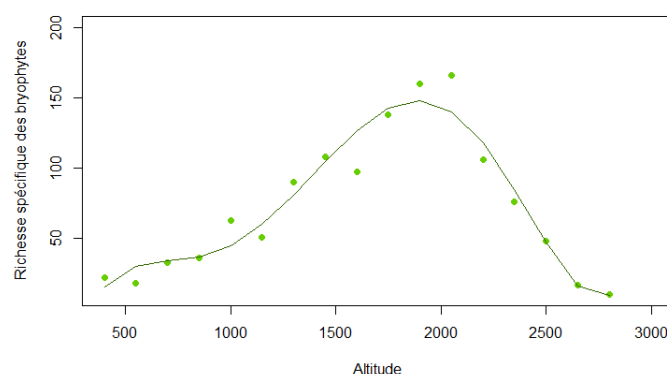


Figure 5 : Variation de la richesse spécifique des angiospermes (A) et des bryophytes (B) en fonction de l'altitude dans 413 placettes de 4m² dans les Alpes vaudoises.

Sur tout le gradient altitudinal, la part de variance [c] expliquée simultanément par la matrice des angiospermes et la matrice des types architecturaux complets est négative (- 4,4%), il y a donc redondance d'informations entre les deux matrices. Par conséquent, la variation de la composition spécifique des communautés d'angiospermes et la composition de leurs types architecturaux complets expliquent respectivement 39% ($p = 0,001$) et 13% ($p = 0,001$) de la variation de la composition spécifique des communautés de bryophytes (Figure 6). La même analyse, réalisée cette fois avec les types architecturaux simplifiés explique un pourcentage de variance de la composition spécifique des communautés de bryophytes moindre (43%), avec 33% expliqués par la composition spécifique des communautés d'angiospermes ($p = 0,001$), 4% expliqués par les types architecturaux simplifiés ($p = 0,023$) et 6% de variance conjointement expliqués par la composition spécifique des communautés d'angiospermes et leurs types architecturaux simplifiés (Figure 7).

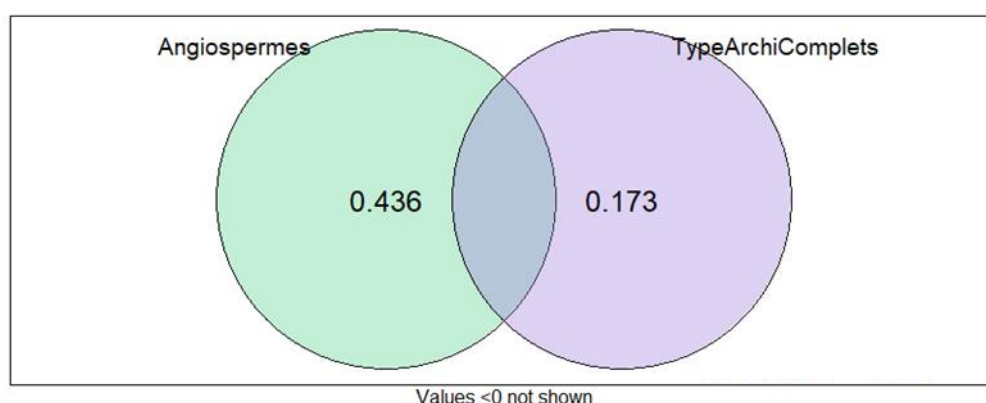


Figure 6 : Parts de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliquées par la composition taxonomique (en vert) et les types architecturaux Complets (en violet) des communautés d'angiospermes sur l'entière du gradient altitudinal. La part de variance expliquée commune aux deux matrices explicatives est négative (-4,4%).

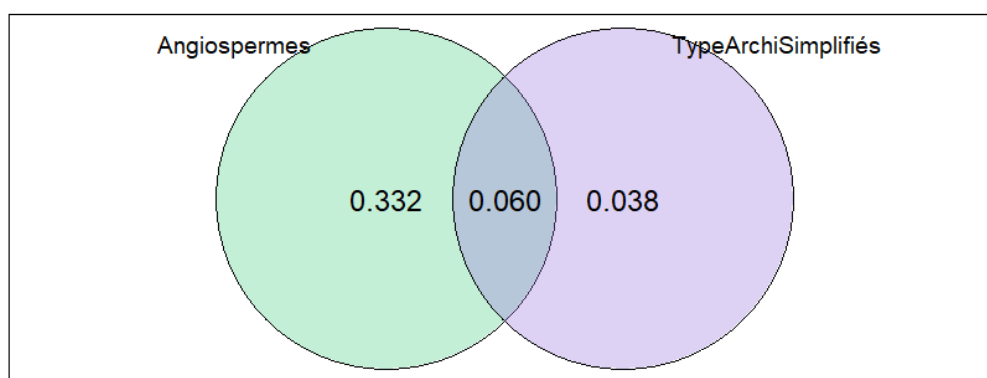


Figure 7 : Parts de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliquées par la composition taxonomique (en vert) et les types architecturaux Simplifiés (en violet) des communautés d'angiospermes sur l'entière du gradient altitudinal.

Les analyses de partitionnement de variation réalisées pour les étages montagnard (<2000m) et alpin (>2000m), respectivement, corroborent les résultats de la corrélation entre les richesses spécifiques entre bryophytes et angiospermes. Ainsi, les composantes principales résumant la composition spécifique des angiospermes et la composition des types architecturaux complets des angiospermes expliquent 25% de la composition spécifique des communautés de bryophytes à l'étage montagnard. De ces 25%, 12 ($p = 0,001$) sont issus des composantes principales de la matrice floristique d'angiospermes, 3% ($p = 0,033$) de la composition des types architecturaux des angiospermes, et 10% de la conjonction de ces deux variables (Figure 8). A l'étage alpin, la part de variance [c] expliquée simultanément par la matrice des composantes principales des angiospermes et la matrice des types architecturaux complets est négative (-4,4%), il y a donc redondance entre les deux matrices. De ce fait, les composantes principales des angiospermes expliquent 36% ($p = 0,001$) de la variance de la composition spécifique des communautés de bryophytes tandis que la composition des types architecturaux complets des angiospermes explique 17% ($p = 0,001$) de cette variance (Figure 9).

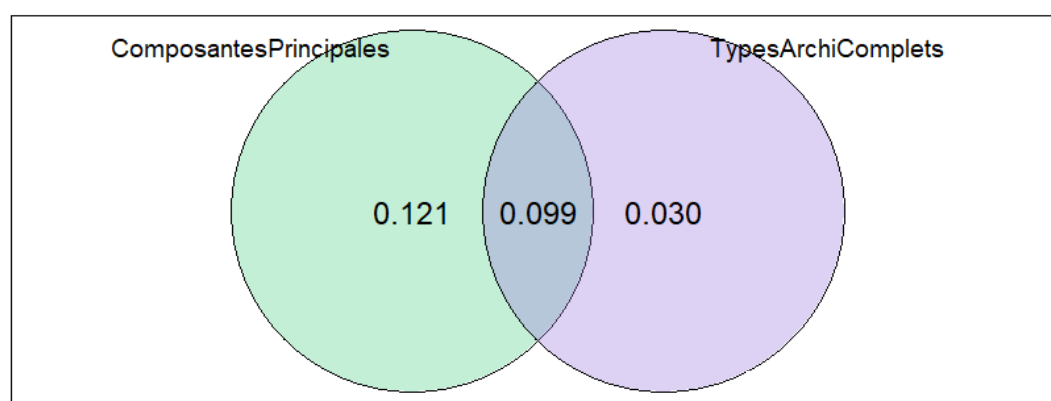


Figure 8 : Parts de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliquées par la composition taxonomique (en vert) et les types architecturaux Complets (en violet) des communautés d'angiospermes à l'étage montagnard (< 2000m).

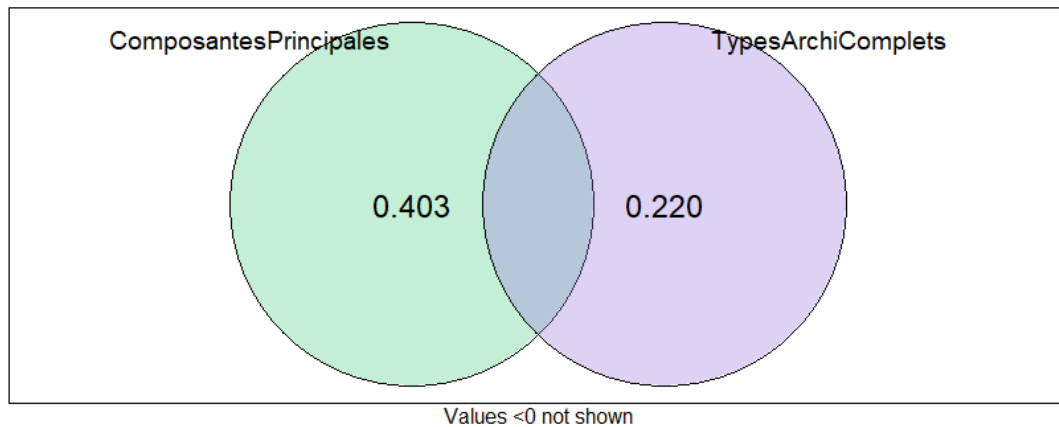


Figure 9 : Parts de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliquées par la composition taxonomique (en vert) et les types architecturaux Complets (en violet) des communautés d'angiospermes à l'étage alpin (> 2000m). La part de variance expliquée commune aux deux matrices explicatives est négative (-4,4%).

Le modèle linéaire servant à déterminer les types architecturaux Complet prédisant au mieux la richesse spécifique des bryophytes, réalisé à l'étage montagnard contient 4 types architecturaux significatifs et explique 13,88% de la diversité des bryophytes (Tableau 3A). Deux types architecturaux ont une contribution importante au R^2 du modèle, les Hierochloids et les Illecebrids qui expliquent 60% du R^2 .

A l'étage alpin, le modèle linéaire contient 9 types architecturaux significatifs et explique 57,47% de la variance totale de la diversité des bryophytes (Tableau 3B). Certains types architecturaux ont une contribution importante au R^2 du modèle, notamment les Nardids, Verbascids et les Asperulids qui expliquent à eux-trois 60% du R^2 .

Tableau 3 : Synthèse des modèles linéaires destinés à sélectionner les types architecturaux prédisant la richesse spécifique des bryophytes dans 413 placettes de 4m² dans les Alpes vaudoises. Pour chaque type architectural sélectionné, la pente, p-valeur, la contribution au R² ainsi que leurs caractères architecturaux sont indiquées. **3A :** Analyses réalisées à l'étage montagnard (<2000m). **3B :** Analyses réalisées à l'étage alpin (>2000m).

A

Types architecturaux	Pente	p valeur	Contribution au R ² du modèle (%)	Caractères architecturaux
Hierochloids	- 0,15022	1,42.10 ⁻²	33,03	Présence de stolons (Graminoidea stolonifera)
Illecebrids	- 0,25234	1,33.10 ⁻³	32,70	Tige prostrée, feuilles disposées dans un même plan (Decumbentes)
Bellids	0,16574	8,25.10 ⁻⁴	18,16	Présence de courts rhizomes, rosette basale (Rosulatae)
Piceids	1,03124	8,23.10 ⁻³	16,12	Arbre aux branches médianes et inférieures pendantes.

B

Types architecturaux	Pente	p valeur	Contribution au R ² du modèle (%)	Caractères architecturaux
Nardids	0,13205	2,72.10 ⁻⁶	24,08	Plante de petite taille (5 – 40cm) (Graminoidea caespitosa)
Verbascids	0,50210	5,20.10 ⁻⁶	22,40	Tige feuillée non ramifiée (Scaposorosulatae)
Asperulids	2,86620	4,54.10 ⁻⁶	17,44	Présence de rhizomes longs (Scaposae)
Oxalids	0,95733	5,75.10 ⁻⁴	10,75	Présence de longs rhizomes, absence de rosette basale (Rosulatae)
Primulids	0,17890	1,42.10 ⁻²	7,19	Plante solitaire, tige simple (Rosulatae)
Arrhenaterids	0,15099	1,10.10 ⁻³	6,89	Plante de grande taille (50-200cm) (Graminoidea rhizomatosa)
Androsaceids	0,70310	9,64.10 ⁻⁴	6,39	Plante à tige très courte, formant des coussins compacts (Pulvinatae)
Moliniid	- 0,27976	6,32.10 ⁻³	2,91	Plante de grande taille (40-120cm) (Graminoidea caespitosa)
Cornids	113,78312	2,05.10 ⁻²	1,93	Arbuste aux branches droites dressées

Le modèle linéaire final destiné à prédire la richesse spécifique des bryophytes en fonction des espèces d'angiospermes à l'étage montagnard contient 10 espèces d'angiospermes et explique 51,87% de la variance totale (Tableau 4A). *Alchemilla conjuncta aggr.* est l'espèce qui participait le plus au R^2 du modèle, avec une contribution de 24,97%.

A l'étage alpin, le modèle final contient 5 espèces et explique 52,79% de la variance totale (Tableau 4B). Parmi elles, *Gentiana purpurea* et *Festuca violacea aggr.* contribuent à elles deux à 50% du R^2 du modèle.

Tableau 4 : Synthèse des modèles linéaires destinés à sélectionner les espèces d'angiospermes indicatrices de la richesse spécifique des bryophytes dans 413 placettes de 4m² dans les Alpes vaudoises. Pour chaque espèce sélectionnée, la pente, p-valeur, la contribution au R² et le milieu (<https://www.infoflora.ch/fr/> [Accédé le 24 mai 2023]) sont indiquées. **4A :** Analyses réalisées à l'étage montagnard (<2000m). **4B :** Analyses réalisées à l'étage alpin (>2000m).

A

Espèces	Pentes	p-valeur	Contribution au R ² du modèle (%)	Milieux infoFlora
<i>Alchemilla conjuncta</i> aggr.	4,9622	9,40.10 ⁻¹⁰	24,97	Pâturages, rochers, éboulis
<i>Trifolium repens</i>	-3,315	4,86.10 ⁻⁸	13,45	Gazons, chemins, décombres
<i>Alnus viridis</i>	4,3368	5,45.10 ⁻⁴	11,23	Pentes et ravins pierreux, rocheux
<i>Phyteuma spicatum</i>	3,8888	2,13.10 ⁻⁵	10,97	Forêts, prairies de montagne
<i>Aster bellidiastrum</i>	3,469	5,47.10 ⁻⁴	9,66	Prés et rocailles humides, pentes instables, forêts humides
<i>Trifolium badium</i>	2,5164	7,5.10 ⁻³	8,21	Prairies humides et grasses, pâturages, abords des sources
<i>Solidago virgaurea</i>	3,6896	1,82.10 ⁻³	7,08	Forêts claires, buissons, rives, décombres
<i>Hypericum maculatum</i>	1,9629	7,8.10 ⁻³	6,74	Prairies humides, mégaphorbiaies
<i>Veronica aphylla</i>	-9,9572	2,53.10 ⁻³	4	Prés, pâturages, éboulis, combes à neige
<i>Poa cenisia</i>	-7,6171	2,17.10 ⁻⁴	3,67	Eboulis et alluvions calcaires

B

Espèces	Pentes	p-valeur	Contribution au R ² du modèle (%)	Milieux infoFlora
<i>Gentiana purpurea</i>	7,8318	9,23.10 ⁻⁹	26,73	Pâturages, brousses d'arbustes nains, mégaphorbiaies, aulnaies vertes
<i>Festuca violacea</i> aggr.	5,0752	1,27.10 ⁻⁶	24,08	Pâturages, pelouses sèches
<i>Agrostis alpina</i>	6,5936	1,51.10 ⁻⁵	17,7	Pelouses et rochers calcaires
<i>Carex ferruginea</i>	8,5587	3,13.10 ⁻⁶	17,33	Pentes, éboulis, couloirs humides
<i>Luzula alpinopilosa</i>	4,5256	6,15.10 ⁻³	14,12	Eboulis à enneigement prolongé, rochers, combes à neige

Discussion

Cette étude montre une corrélation significative ($r = 0,31$; $p = 9,54.10^{-05}$) entre les richesses spécifiques de deux grands groupes de végétaux, les bryophytes et les angiospermes. La significativité de cette corrélation traduit le fait que bryophytes et angiospermes répondent de manière similaire au gradient macro-écologique altitudinal. En effet, les richesses spécifiques des bryophytes et des angiospermes suivent toutes deux un pattern unimodal, avec une faible diversité à basse altitude, un optimum de richesse à moyenne altitude suivi d'un déclin à haute altitude. C'est un schéma typique retrouvé dans beaucoup d'écosystèmes montagnards (Oommen and Kartik, 2005). Il peut s'expliquer par trois mécanismes : (i) des facteurs écologiques tels que la variation des conditions climatiques et la productivité en fonction de l'altitude, notamment avec une période de croissance réduite et des températures plus froides réduisant la productivité à haute altitude (Rahbek, 1997) ; (ii) l'amplitude de niche des espèces selon la loi de Rapoport¹, (Stevens, 1992) ; (iii) des facteurs neutres, notamment le "mid-domain effect", une théorie selon laquelle, si les espèces sont aléatoirement distribuées au sein d'un espace fini (à basse et haute altitude), il y aura plus d'espèces avec une distribution chevauchante à moyenne altitude qu'aux altitudes extrêmes (Colwell and Hurtt, 1994). Ces différences liées à l'altitude sont exacerbées par les perturbations humaines, qui prévalent à basse altitude (Grau, Grytnes and Birks, 2007 ; Nogués-Bravo *et al.*, 2008 ; Vittoz *et al.*, 2013).

Néanmoins, la valeur du coefficient de corrélation observée entre les richesses spécifiques des bryophytes et des angiospermes traduit un recouvrement assez faible de la variation spatiale de la richesse spécifique entre les deux groupes. Deux facteurs permettent d'expliquer ce recouvrement modéré des patterns de richesse spécifique entre groupes taxonomiques sur le gradient altitudinal. D'une part, bien que l'aspect du pattern général de richesse spécifique des bryophytes et des angiospermes soit similaire sur l'entièreté du gradient altitudinal, des différences dans le mode de l'optimum altitudinal sont observées. Ainsi, les maximums de richesses sont trouvés à des altitudes différentes, aux alentours de 2100m pour les bryophytes et de 1400m d'altitude pour les angiospermes. Ces différences traduisent les caractéristiques biologiques et écologiques contrastées de ces deux groupes. Les bryophytes ont la capacité de coloniser des milieux peu propices pour les angiospermes, tels que des affleurements rocheux ou des rochers escarpés (Vanderpoorten and Hallingbäck, 2009), milieux plus abondants à haute altitude. D'autre part, bryophytes et angiospermes présentent également une adaptation différente au stress hydrique. Les bryophytes sont des organismes poikilohydriques, avec un pic de richesse spécifique au niveau de la zone nuageuse, aux altitudes plus élevées où le potentiel d'évaporation est plus faible résultant en une humidité du milieu plus importante. De plus, les bryophytes ont une meilleure résistance aux basses températures pour deux raisons principales. D'une part, la dessiccation des tissus réduit la formation des cristaux de glace. D'autre part, les concentrations en protéine "Late Embryogenesis Abundant" (LEA) et en sucrose augmentent fortement lors de la diminution de températures, générant des verres biologiques qui protègent les membranes cellulaires des dégâts occasionnés par la formation de potentiels cristaux de glace (Oliver, 2005 ; Oliver, 2008).

¹ La loi de Rapoport prédit que les espèces de hautes altitudes, soumises à des conditions de stress croissantes, ont une amplitude de niche écologique plus grande (Stevens, 1992).

D'autre part, la corrélation moyenne entre les richesses des bryophytes et des angiospermes sur l'ensemble du gradient altitudinal résulte en réalité de deux patterns distincts, révélés pour la première fois dans cette étude : une faible corrélation à basse altitude ($r = 0,12$; $p = 0,044$) et une forte corrélation à haute altitude ($r = 0,69$; $p = 2,22 \cdot 10^{-16}$). Les analyses visant à dissocier l'importance de la composition taxonomique et architecturale des angiospermes pour expliquer la composition taxonomique des communautés de bryophytes aux étages montagnards et alpin suggèrent que deux mécanismes entrent en jeu.

Premièrement, le pourcentage de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliqué par la composition taxonomique des communautés d'angiospermes passe de 12 à 40% de l'étage montagnard à l'étage alpin. A l'étage alpin, l'aire est en effet plus petite qu'à plus basse altitude, et les milieux favorables pour les plantes sont concentrés à certains secteurs tandis que d'autres, comme les glaciers, les éperons rocheux exposés ou les couloirs d'avalanche, sont dépourvus de toute végétation. Dans ce contexte, la présence des angiospermes est indicatrice des conditions de milieu favorables à la végétation en général, mais également des environnements particulièrement favorables aux bryophytes dans un contexte alpin où la disponibilité en eau est critique pour les organismes poïkilohydriques. A cet égard, certaines espèces d'angiospermes sont indicatrices d'habitats restant humides pendant la saison estivale comme les combes à neige, qui sont particulièrement propices à la bryoflore alpine (voir ci-dessous).

Deuxièmement, le pourcentage de variance de la composition taxonomique des communautés de bryophytes expliqué par la variation architecturale des communautés d'angiospermes passe de 3 à 22% de l'étage montagnard à l'étage alpin. Cette différence suggère un changement des interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes en fonction de l'altitude. Cette observation est en accord avec la théorie du gradient de stress, qui postule que les interactions biotiques passent de la compétition à la facilitation lorsque le stress augmente (Lett *et al.*, 2018) et selon laquelle la compétition prévaut aux basses altitudes et laisse la place à la facilitation à l'étage alpin. Ces prédictions sont vérifiées dans les Alpes vaudoises par l'analyse des co-occurrences à l'aide de la méthode de D'Amen *et al.* (2018) entre paires d'espèces d'angiospermes et de bryophytes. Cette analyse montre que la facilitation explique 12% des paires d'espèces non-aléatoires à l'étage alpin, tandis qu'aux étages inférieurs, la contribution de la facilitation pour expliquer les paires d'espèces non aléatoires est deux fois moindre (Bourrat, 2020).

Dans ce contexte, il est intéressant de constater que les Nardids, les Verbascids et les Asperulids sont les types architecturaux les plus importants pour expliquer la richesse spécifique de la strate muscinale à l'étage alpin. Contrairement aux Graminoideas à longs rhizomes (par exemple, *Arrhenaterum elatior*, certains *Carex* et *Festuca*), qui couvrent de grandes surfaces, présentent une canopée très dense et entrent en compétition avec la strate muscinale, les Nardids regroupent les espèces de Graminoideas (telles que *Agrostis alpina*, *Avenella flexuosa* ou *Festuca quadriflora*) avec un port cespiteux formant des touffes compactes, générant une structure de végétation courte et dense, propice à la rétention de l'eau par capillarité dans la communauté. Chez les bryophytes, qui sont poïkilohydriques et véhiculent l'eau par capillarité, des communautés très denses ont une plus grande capacité de rétention d'eau capillaire, ce qui va prolonger la période d'humidité nécessaire à l'activité écophysologique (Proctor *et al.*, 2007). Dans ces conditions, la richesse spécifique de la strate muscinale augmente avec la densité des communautés auxquelles elles participent (Bergamini *et al.*, 2001). Les Verbascids et les Asperulids forment quant à eux une canopée herbacée ouverte, soit parce que leur tige n'est pas ramifiée (Verbascids) ou parce qu'ils ne possèdent

pas de feuilles basales différenciées (Asperulids avec des espèces comme *Hedysarum hedysaroides* et *Bartsia.alpina*). Ils offrent dès lors architecture idéale pour la strate muscinale, leur canopée ouverte permettant l'installation d'un microclimat humide sans occuper tout l'espace disponible et exclure la strate muscinale par compétition pour la lumière.

La relation qui existe entre la composition des communautés d'angiospermes et de bryophytes permet dès lors d'envisager l'utilisation d'espèces parapluies des premières pour prédire la richesse spécifique des deuxièmes, en particulier à l'étage alpin. À l'étage montagnard, 10 espèces indicatrices ont été identifiées. Parmi celles-ci, *Alchemilla conjuncta* aggr., *Trifolium repens* et *Alnus viridis* sont les trois meilleurs indicateurs de la richesse des communautés de bryophytes. Les deux premières espèces sont en effet indicatrices de milieux accidentés comme des rochers, éboulis, décombres, propices à la colonisation par la strate muscinale. *Alnus viridis* se présente de surcroît sous la forme d'un buisson ou d'un petit arbre, assurant un ombrage et le maintien d'une humidité atmosphérique sous-jacente propice à la strate muscinale.

À l'étage alpin, seules 5 espèces d'angiospermes indicatrices ont été identifiées, mais leur contribution au pourcentage de variance de la richesse spécifique de la strate muscinale est beaucoup plus importante que dans le cas des espèces indicatrices de l'étage montagnard (25 et 13,5% dans le cas d'*Alchemilla conjuncta* aggr. et de *Trifolium repens* contre 27 et 24% dans le cas de *Gentiana purpurea* et de *Festuca violacea* aggr.). Ces cinq espèces d'angiospermes indicatrices de la richesse de la strate muscinale à l'étage alpin traduisent des conditions d'habitat propices aux bryophytes. *Carex ferruginea* caractérise par exemple les éboulis et couloirs humides offrant des supports rocheux libres de compétition, propices à de larges communautés rupicoles. *Luzula alpinopilosa* est une espèce des combes à neige (tout comme *Salix herbacea* ou *Veronica aphylla*), l'un des milieux les plus importants pour la conservation de la bryoflore alpine (Hodgetts, 2019), dans lequel on retrouve dans la zone d'études de riches communautés d'hépatiques telles qu'*Anthelia juratzkana* et de mousses, parmi lesquelles des espèces qualifiées de vulnérables (au sens de l'IUCN) à l'échelle européenne, comme *Gymnobarbula bicolor*.

Conclusion

La présente étude a permis de mettre en évidence la forte corrélation entre les richesses spécifiques des angiospermes et des bryophytes à l'étage alpin des Alpes vaudoises. Cette importante corrélation à haute altitude est expliquée par un changement dans la nature des interactions biotiques entre ces deux groupes, à savoir le passage de relations compétitives à des relations de facilitations, en accord avec la théorie du gradient de stress. Effectivement, à ces altitudes l'architecture de la strate herbacée explique une part importante de l'assortiment taxonomique de la strate muscinale. Certains types en particulier semblent jouer un rôle crucial, créant un microclimat favorable pour le développement de communautés bryophytiques. Enfin, toujours à l'étage alpin, la guildes d'espèces d'angiospermes identifiées comme potentielles espèces parapluies reflètent bien les habitats propices aux bryophytes.

Ce travail pourra trouver des applications dans la conservation de la flore alpine, à la fois pour une approche intégrative de la biodiversité des plantes terrestres mais également dans

le contexte de la gestion des menaces qui pèsent sur la biodiversité. A cet égard, les invasions biologiques sont le driver principal de la baisse de biodiversité des écosystèmes à travers le monde. Au sein des montagnes ce sont surtout les écosystèmes de l'étage montagnard qui sont touchés par cette invasion. À cause des conditions climatiques rudes et de la faible densité de population humaine, l'étage alpin restait encore épargné. Cependant, cet envahissement tend à augmenter à cause de potentielles pré-adaptations des espèces invasives aux conditions abiotiques de l'étage alpin, de l'utilisation d'espèces résistantes au froid pour l'agrément (comme c'est le cas dans les stations de ski) mais aussi par le changement de relations entre plantes à ces altitudes où la facilitation augmente et qui bénéficient ces espèces (Pauchard *et al.*, 2009). Ainsi il est important d'établir un suivi annuel de l'évolution de l'architecture de la canopée herbacée en milieu alpin pour déterminer dans quelle mesure les interactions biotiques entre la strate herbacée et muscinale pourraient passer de la facilitation à la compétition, de pouvoir mettre en place d'éventuelles actions prioritaires de gestion (Cavieres, 2021).

Références

- Anthelme, F., Cavieres, L.A. and Dangles, O. (2014) 'Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change', *Frontiers in Plant Science*, 5. Available at: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>.
- Barkman, J.J. (1988) 'New systems of plant growth forms and phenological plant types', in Werger, M. J. A., *Plant form and vegetation structure*. The Hague: SPB Academic Publ.
- Bergamini, A. *et al.* (2001) 'Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants: *Productivity, shoot number, and species number*', *Journal of Ecology*, 89(6), pp. 920–929. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00613.x>.
- Berglund, H. and Jonsson, B.G. (2001) 'Predictability of plant and fungal species richness of old-growth boreal forest islands', *Journal of Vegetation Science*, 12(6), pp. 857–866. Available at: <https://doi.org/10.2307/3236874>.
- Bonnemaison, E. (2018) *Comparaison des gradients de richesse spécifique entre les plantes terrestres le long du gradient altitudinal*. Mémoire de fin d'étude. Université de Liège.
- Bourrat, L. (2020) *Mise en évidence des interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes par la modélisation écologique*. Mémoire de fin d'étude. Université de Liège.
- Branton, M. and Richardson, J.S. (2011) 'Assessing the Value of the Umbrella-Species Concept for Conservation Planning with Meta-Analysis', *Conservation biology*, 25(1), pp. 9–20. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01606.x>.
- Braun-Blanquet, J. (1964) *Pflanzensoziologie*. Vienna: Springer Vienna. Available at: <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>.
- Cavieres, L.A. (2021) 'Facilitation and the invasibility of plant communities', *Journal of Ecology*, 109(5), pp. 2019–2028. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13627>.
- Colwell, R.K. and Hurtt, G.C. (1994) 'Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect', *The American Naturalist*, 144(4), pp. 570–595. Available at: <https://doi.org/10.1086/285695>.
- Cortini Pedrotti, C. (2006) *Flora dei muschi d'Italia. Bryopsida (II parte)*. Antonio Delfino Editore. Roma.
- D'Amen, M. *et al.* (2018) 'Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence', *Ecography*, 41(8), pp. 1233–1244. Available at: <https://doi.org/10.1111/ecog.03148>.
- Dubuis, A. *et al.* (2011) 'Predicting spatial patterns of plant species richness: a comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches: Predicting plant species richness', *Diversity and Distributions*, 17(6), pp. 1122–1131. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00792.x>.

- Eldridge, D.J. *et al.* (2023) 'The global contribution of soil mosses to ecosystem services', *Nature Geoscience*, 16(5), pp. 430–438. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01170-x>.
- Friedman, J., Hastie, T. and Tibshirani, R. (2010) 'Regularization Paths for Generalized Linear Models via Coordinate Descent', *Journal of Statistical Software*, 33(1). Available at: <https://doi.org/10.18637/jss.v033.i01>.
- Grau, O., Grytnes, J.-A. and Birks, H.J.B. (2007) 'A comparison of altitudinal species richness patterns of bryophytes with other plant groups in Nepal, Central Himalaya', *Journal of Biogeography*, 34(11), pp. 1907–1915. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01745.x>.
- Grytnes, J.A., Heegaard, E. and Ihlen, P.G. (2006) 'Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway', *Acta Oecologica*, 29(3), pp. 241–246. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2005.10.007>.
- Hess, H.E., Hirzel, R. and Landolt, E. (1967) *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete Band 1 : Pteridophyta bis Caryophyllaceae*. Basel Stuttgart: Birkhäuser.
- Hess, H.E., Hirzel, R. and Landolt, E. (1970) *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete Band 2 : Nymphaeaceae bis Primulaceae*. Basel Stuttgart: Birkhäuser.
- Hess, H.E., Hirzel, R. and Landolt, E. (1972) *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete Band 3 : Plumbaginaceae bis Compositae*. Basel Stuttgart: Birkhäuser.
- Hodgetts, N. (2019) *A miniature world in decline: European Red List of Mosses, Liverworts and Hornworts*. IUCN, International Union for Conservation of Nature. Available at: <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.ERL.2.en>.
- Hylander, K. and Jonsson, B.G. (2007) 'The conservation ecology of cryptogams', *Biological Conservation*, 135(3), pp. 311–314. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.019>.
- Ingerpuu, N., Liira, J. and Pärtel, M. (2005) 'Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment', *Plant Ecology*, 180(1), pp. 69–75.
- Juillerat, P. *et al.* (2017) *Checklist 2017 de la flore vasculaire de la Suisse*. Info Flora, Centre de données et d'informations sur la flore de Suisse.
- Klanderud, K. and Totland, Ø. (2005) 'Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot', *Ecology*, 86(8), pp. 2047–2054. Available at: <https://doi.org/10.1890/04-1563>.
- Lai, J. *et al.* (2022) 'Generalizing hierarchical and variation partitioning in multiple regression and canonical analysis using the rdacca.hp R package.', *Methods in Ecology and Evolution*, 13(4):782-788. Available at: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.13800>.
- Lê, S., Josse, J. and Husson, F. (2008) '**FactoMineR** : An R Package for Multivariate Analysis', *Journal of Statistical Software*, 25(1). Available at: <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.

- Lett, S. *et al.* (2018) 'The role of bryophytes for tree seedling responses to winter climate change: Implications for the stress gradient hypothesis', *Journal of Ecology*. Edited by H. Chen, 106(3), pp. 1142–1155. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12898>.
- Lindo, Z. and Gonzalez, A. (2010) 'The Bryosphere: An Integral and Influential Component of the Earth's Biosphere', *Ecosystems*, 13(4), pp. 612–627. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9336-3>.
- Mcmullan-Fisher, S.J.M. *et al.* (2009) 'Surrogates for Macrofungi and Mosses in Reservation Planning: Surrogates for Macrofungi and Mosses', *Conservation Biology*, 24(3), pp. 730–736. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01378.x>.
- Nogués-Bravo, D. *et al.* (2008) 'Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients', *Nature*, 453(7192), pp. 216–219. Available at: <https://doi.org/10.1038/nature06812>.
- Oksanen, J. *et al.* (2022) 'vegan: Community Ecology Package'. R package version 2.6-4'. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oliver, M.J. (2005) 'Desiccation Tolerance in Bryophytes: A Reflection of the Primitive Strategy for Plant Survival in Dehydrating Habitats?', *Integrative and Comparative Biology*, 45(5), pp. 788–799. Available at: <https://doi.org/10.1093/icb/45.5.788>.
- Oliver, M.J. (2008) 'Biochemical and molecular mechanisms of desiccation tolerance in bryophytes', in B. Goffinet and A.J. Shaw (eds) *Bryophytes biology*, pp. 269–298.
- Oliver, M.J. (2018) 'Putting *Physcomitrella Patens* on the Tree of Life: The Evolution and Ecology of Mosses', in *Annual Plant Reviews online*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1–15. Available at: <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0384>.
- Oommen, M.A. and Kartik, S. (2005) 'Elevational Species Richness Patterns Emerge from Multiple Local Mechanisms in Himalayan Woody Plants', *Ecology*, 86(11), pp. 3039–3047.
- Patiño, J. and Vanderpoorten, A. (2018) 'Bryophyte Biogeography', *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37(2–3), pp. 175–209. Available at: <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482444>.
- Pauchard, A. *et al.* (2009) 'Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations', *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(9), pp. 479–486. Available at: <https://doi.org/10.1890/080072>.
- Pharo, E.J., Beattie, A.J. and Binns, D. (1999) 'Vascular Plant Diversity as a Surrogate for Bryophyte and Lichen Diversity', *Conservation Biology*, 13(2), pp. 282–292. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.013002282.x>.
- Pharo, E.J. and Blanks, P.A.M. (2000) 'Managing a neglected component of biodiversity: a study of bryophyte diversity in production forests of Tasmania's northeast', *Australian Forestry*, 63(2), pp. 128–135. Available at: <https://doi.org/10.1080/00049158.2000.10674822>.
- Proctor, M.C.F. *et al.* (2007) 'Desiccation-tolerance in bryophytes: a review', *The Bryologist*, 110(4), pp. 595–621. Available at: [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2007\)110\[595:DIBAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2007)110[595:DIBAR]2.0.CO;2).

- R Core Team (2022) 'R: A language and environment for statistical computing.' Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <https://www.R-project.org/>.
- Rahbek, C. (1997) 'The Relationship Among Area, Elevation, And Regional Species Richness In Neotropical Birds', *The American Naturalist*, 149(5), pp. 875–902. Available at: <https://doi.org/10.1086/286028>.
- Roberge, J.-M. and Angelstam, P. (2004) 'Usefulness of the Umbrella Species Concept as a Conservation Tool', *Conservation biology*, 18(1), pp. 76–85. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00450.x>.
- Schaffers, A.P. *et al.* (2008) 'Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition', *Ecology*, 89(3), pp. 782–794. Available at: <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>.
- Seddon, P.J. and Leech, T. (2008) 'Conservation short cut, or long and winding road? A critique of umbrella species criteria', *Oryx*, 42(2), pp. 240–245. Available at: <https://doi.org/10.1017/S003060530806119X>.
- Smith, A.J.E. (2004) *The moss flora of Britain and Ireland*. 2nd ed. Cambridge, UK ; New York: Cambridge University Press.
- Stevens, G.C. (1992) 'The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude', *The American Naturalist*, 140(6), pp. 893–911. Available at: <https://doi.org/10.1086/285447>.
- Suren, A.M. (1991) 'Bryophytes as invertebrate habitat in two New Zealand alpine streams', *Freshwater Biology*, 26(3), pp. 399–418. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01407.x>.
- Tibshirani, R. (1996) 'Regression Shrinkage and Selection via the Lasso', *Journal of the Royal Statistical Society*, Vol. 58(No. 1), p. 22.
- Tulloch, A.I.T. *et al.* (2016) 'Data from: Dynamic species co-occurrence networks require dynamic biodiversity surrogates'. Dryad. Available at: <https://doi.org/10.5061/DRYAD.5C4D6>.
- Vanderpoorten, A. and Goffinet, B. (eds) (2009) *Introduction to bryophytes*. Cambridge, UK ; New York: Cambridge University Press.
- Vanderpoorten, A. and Hallingbäck, T. (2009) 'Conservation biology of bryophytes', in B. Goffinet and A.J. Shaw (eds) *Bryophyte biology*. 2nd ed. New York: Cambridge University Press, pp. 487–533.
- Vanneste, T. *et al.* (2017) 'Impact of climate change on alpine vegetation of mountain summits in Norway', *Ecological Research*, 32(4), pp. 579–593. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1472-1>.
- Vittoz, P. *et al.* (2010) 'Subalpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss Inner Alps', *Botanica Helvetica*, 120(2), pp. 139–149. Available at: <https://doi.org/10.1007/s00035-010-0079-8>.

Vittoz, P. *et al.* (2013) 'Climate change impacts on biodiversity in Switzerland: A review', *Journal for Nature Conservation*, 21(3), pp. 154–162. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2012.12.002>.

Vittoz, P. and Guisan, A. (2007) 'How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers', *Journal of Vegetation Science*, 18(3), pp. 413–422. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02553.x>.

Zeidler, M. *et al.* (2022) 'Homogenization of bryophyte species after alpine grassland restoration', *Journal of Environmental Management*, 319, p. 115628. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2022.115628>.

Zolotova, E., Ivanova, N. and Ivanova, S. (2022) 'Global Overview of Modern Research Based on Ellenberg Indicator Values', *Diversity*, 15(1), p. 14. Available at: <https://doi.org/10.3390/d15010014>.

Annexe

1. Scandentia

Plantes supportées par d'autres plantes.

1.1.Plantes grimpantes

1.1.1. Convolvulids

Plantes volubiles.

1.1.2. Aparinids

Plantes à la tige lâche et grimpante, qui s'étalent et s'étendent sur et entre d'autres plantes.

1.1.3. Bryonids

Plantes à vrilles.

1.2.Vignes

1.2.1. Hederids

Plantes pourvues de crampons.

2. Plantes non supportées par d'autres plantes

2.1.Equisetoids

Plantes herbacées aux feuilles fortement réduites.

2.1.1. Eleocharids

Plantes érigées, non ramifiées, solitaires ou poussant en tapis.

2.1.2. Equisylvatids

Plantes érigées, fortement ramifiées.

2.1.3. Junceffudids

Plantes érigées, non ramifiées.

2.2.Gramninoids

2.2.1. Stolonifera : Hierochloids

Présence de stolons.

2.2.2. Rhizomatosa

Présence de longs rhizomes.

2.2.3. Caespitosa

Présence de rhizomes courts, touffes isolées.

2.2.4. Solitaria : Airids

Tiges isolées, plantes annuelles.

2.3. Herbae

2.3.1. Pulvinatae : Androsaceids

Tige très courte, plantes compactes en coussins denses.

2.3.2. Decumbentes

2.3.2.1. Illecebrids

Tige prostrée, feuilles disposées dans un même plan.

2.3.2.2. Thymids

Tige décombante, feuilles dans plusieurs plans.

2.3.3. Arcuatae : Polygonatids

Tige principale archée.

2.3.4. Erectae

2.3.4.1. Rosulatae

Plantes avec uniquement des feuilles basales.

2.3.4.1.1. Fragariids

Présence de stolons.

2.3.4.1.2. Primulids

Plante solitaire, tige solitaire ou absente.

2.3.4.1.3. Bellids

Présence de courts rhizomes, rosette basale

2.3.4.1.4. Oxalids

Présence de longs rhizomes, absence de rosette basale.

2.3.4.2. Scapasorosulatae

Plante avec rosette basale et feuilles caulinaires différenciées.

2.3.4.2.1. Aegopodiids

Présence de longs rhizomes.

2.3.4.2.2. Ranunculids

Tige feuillée fortement ramifiée.

2.3.4.2.3. Ajugids

Présence de stolons.

2.3.4.2.4. Verbascids

Tige feuillée non ramifiée.

- 2.3.4.2.5. *Arabids*
Rosette basale dense, port cespiteux.

2.3.4.3. Scaposae

Plante avec uniquement des feuilles caulinaires.

- 2.3.4.3.1. *Linariids*
Port cespiteux, tiges peu ramifiées.

- 2.3.4.3.2. *Epipactids*
Tige feuillée non ramifiée.

- 2.3.4.3.3. *Gypsophilids*
Tige feuillée fortement ramifiée.

- 2.3.4.3.4. *Asperulids*
Présence de longs rhizomes.

- 2.3.4.3.5. *Minuartids*
Port cespiteux, tiges fortement ramifiées.

2.3.4.4. Epirosulatae

Plante avec les feuilles en rosette au sommet de la tige.

- 2.3.4.4.1. *Trientalids*
Présence de longs rhizomes.

- 2.3.4.4.2. *Eranthids*
Plante solitaire, germant d'un court rhizome d'un bulbe ou d'un tubercule.

2.4. Petit arbuste

Ligneux, <1m de haut.

2.4.1. Empetrid

Présence de tiges décombantes, 10-30 cm de haut.

2.4.2. Myrtilids

Port érigé, 10-100 cm de haut.

2.4.3. Loiseleureid

Plante rampante avec des tiges prostrées, 5-10 cm de haut.

2.5. Arbuste

Ligneux, 1-5m de haut.

2.5.1. Sambucids

Port érigé avec des branches archées.

2.5.2. Sarothamnids

Port érigé avec des branches fastigiées.

2.5.3. Cornids

Port érigé avec des branches raides, ou étalées se redressants.

2.5.4. Rosids

Arbuste rampant aux tiges arquées, recouvrant souvent d'autres plantes.

2.5.5. Mugids

Plante rampante avec des tiges prostrées.

2.6. Trees

2.6.1. Piceids

Branches médianes et inférieures pendantes.

2.6.2. Quercids

Branches généralement horizontales.

2.6.3. Fagids

Branches étalées se redressants.