

Mise en évidence des interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes par la modélisation écologique

Auteur : Bourrat, Lola

Promoteur(s) : Vanderpoorten, Alain; 3293

Faculté : Faculté des Sciences

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

Année académique : 2019-2020

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/9901>

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.

Université de Liège, Faculté des Sciences
Département de biologie, écologie, évolution
Unité de biologie de l'évolution et de la conservation.



**Mise en évidence des interactions biotiques
entre angiospermes et bryophytes par la
modélisation écologique**

Mémoire défendu par Bourrat Lola dans le but d'obtenir le
grade de Master en Biologie des Organismes et Écologie

Promoteur : Alain Vanderpoorten ; Co-promoteur : Antoine Guisan
Co-encadrant : Flavien Collart

Année académique 2019/2020

Août 2020

Remerciements

Je voudrais remercier tout d'abord mon promoteur, Alain Vanderpoorten, merci de m'avoir aussi bien encadré pour ce travail, d'avoir toujours été à l'écoute, de bon conseil et très réactif dans le suivis de mon travail.

Je remercie aussi Flavien Collart, sans qui la partie analyse statistique aurait été une toute autre paire de manche. Merci de m'avoir permis de dompter un peu plus le logiciel R.

Merci à vous deux de nous avoir permis Maxime, Thibault et moi d'avoir pu faire une semaine dans les Alpes Suisses sur le terrain pour récolter des données. Et merci à Antoine Guisan sans qui nous n'aurions pas eu le matériel nécessaire pour trouver l'emplacement des plots.

Je voudrais remercier mes amis, et tout particulièrement Mélanie qui m'a soutenue et encouragée tout le long de ce travail et même le long des deux années de master à Liège. Je voudrais aussi nommer et remercier Sarah, qui malgré la distance m'a été d'une grande aide pour relativiser dans mes moments de doute et de panique, qui me soutient depuis déjà plusieurs années dans tout ce que j'entreprends. Merci à vous.

Je remercie aussi Maxime, pour avoir supporté tous mes moments de stress, d'angoisse et d'avoir toujours réussi à me faire sourire malgré ces moments compliqués. De m'avoir soutenu, rassuré et boosté pour réaliser ce travail et les autres travaux en parallèle du mémoire.

Enfin, je voudrais remercier ma famille qui m'a soutenue pour ce travail et pour tous les choix que j'ai pu faire dans mes études, et de m'avoir permis d'arriver à un tel niveau d'étude.

Résumé

La répartition des espèces est influencée par trois facteurs principaux : les limites dispersives, l'environnement dans lequel les espèces se trouvent ainsi que les interactions biotiques que les espèces peuvent avoir entre elles. Les interactions biotiques sont importantes pour expliquer la richesse spécifique d'un lieu et la composition des communautés écologiques. En particulier, les strates herbacées et muscinales peuvent entretenir des relations de facilitation ou de compétition. Le long d'un gradient altitudinal, la théorie du 'stress gradient' émet l'hypothèse que la compétition entre individus laisserait la place à la facilitation lorsque le stress abiotique augmente. Le présent travail a pour objectif de tirer profit d'une nouvelle méthode statistique pour quantifier l'importance des interactions biotiques entre les strates muscinales et herbacées le long d'un gradient altitudinal. Plus précisément, les questions suivantes seront abordées: 1. Dans quelle mesure la compétition et la facilitation entre les strates herbacées et muscinales prévalent-elle ? ; 2. Comment varient ces interactions le long d'un gradient altitudinal ?

Sur base d'un échantillonnage de terrain, une matrice de présence-absence de 64 espèces de bryophytes dans des plots de 2x2m dans les Alpes Vaudoises a été construite. Cette matrice a été complétée par des données distributionnelles de 183 espèces d'angiospermes et de 42 variables environnementales à fine échelle spatiale disponible dans le cadre du dispositif Rechalp. Ces matrices ont été soumises à une méthode basée sur les co-occurrences. La méthode identifie dans un premier temps les paires d'espèces non-aléatoires sur base d'un modèle nul. Dans un deuxième temps, les paires d'espèces dont les co-occurrences ou les non-coïncidences ne peuvent s'expliquer par des préférences ou des différences de niche, ni par des limites dispersives, sont interprétées en termes de compétition ou de facilitation. Cette méthode a été appliquée sur l'ensemble du gradient altitudinal d'une part, puis au sein des milieux alpins (>2000m) et non-alpins d'autre part pour tester l'hypothèse du 'stress gradient'.

86 % des paires d'espèces de bryophytes et d'angiospermes étaient dues au hasard. Parmi les 14% de paires non-aléatoires restantes, 93,8 % étaient explicables par des préférences de niche et/ou les limites dispersives et 6,2 % par les interactions biotiques. En milieu alpin, l'attendu théorique est confirmé : seule la facilitation entre espèces est présente en termes d'interactions biotiques. En milieu non alpin, la compétition (0,7%) est présente, néanmoins, la facilitation (6,4 %) prévaut entre les deux groupes de plantes terrestres étudiés .

Si cette étude permet de quantifier pour la première fois les relations entre les communautés de bryophytes et d'angiospermes, la méthode des co-occurrences pour évaluer les interactions biotiques a récemment fait l'objet d'une ré-évaluation critique et son application est discutée. Néanmoins, nos résultats suggèrent que les relations biotiques entre bryophytes et d'angiospermes sont très marginales, ce qui a des conséquences importantes pour justifier l'application de modèles de distribution d'espèces qui ne prennent pas en compte ces interactions. Cette situation n'est cependant pas fixe et dans le cadre du réchauffement climatique, les espèces de basse altitude ont tendance à remonter le long du gradient et rentrent en compétition avec les espèces de haute altitude. Un suivi de la répartition des espèces le long du gradient altitudinal et de leurs relations biotiques dans les prochaines décennies s'avère donc nécessaire.

Table des matières

Remerciement

Résumé

Table des figures et des tableaux

Introduction.....	1
Matériels et méthodes.....	5
1. Échantillonnage.....	5
2. Analyses statistiques.....	7
Résultats.....	13
Les interactions biotiques entre la communauté des angiospermes et des bryophytes.....	13
Les interactions biotiques entre la communauté des angiospermes alpines et des bryophytes alpines.....	14
Les interactions biotiques entre la communauté des angiospermes non alpines et des bryophytes non alpines.....	15
Discussion.....	16
Conclusions et perspectives.....	19
Références	

Table des figures et tableaux

FIGURE 1 : Cercle des corrélations de l'analyse en composantes principales de 42 variables environnementales mesurées dans 241 plots de 2x2m dans les Alpes vaudoises. Chacune des flèches noires représente la corrélation des variables environnementales (Tableau 1) aux deux premiers axes de l'ACP.....	10
FIGURE 2 : Arbre de décision appliqué pour assigner les facteurs expliquant les paires d'espèces entre bryophytes et angiospermes dans les Alpes Vaudoises (adapté de Blois et al., 2014 et D'Amen et al., 2018).....	11
FIGURE 3 : Proportion des facteurs expliquant les paires d'espèces de bryophytes et d'angiospermes non aléatoires sur l'ensemble du jeu de données floristiques dans les Alpes Vaudoises suivant la méthode de Blois et al. (2014) et D'Amen et al. (2018).....	13
FIGURE 4 : Proportion des facteurs expliquant les paires d'espèces de bryophytes et d'angiospermes non aléatoires alpines dans les Alpes Vaudoises suivant la méthode de Blois et al. (2014) et D'Amen et al. (2018).....	14
FIGURE 5 : Proportion des facteurs expliquant les paires d'espèces de bryophytes et d'angiospermes non aléatoires non-alpines dans les Alpes Vaudoises suivant la méthode de Blois et al. (2014) et D'Amen et al. (2018).....	15
TABLEAU 1 : Description des variables environnementales disponibles à l'échelle des Alpes vaudoises avec une résolution de 25m ²	6

Introduction

Les interactions biotiques sont l'ensemble des actions d'un être vivant ayant un impact sur un ou plusieurs autres organismes vivants. Elles peuvent être de nature positive apportant une meilleure fitness (capacité de survie) aux individus impliqués dans l'interaction (mutualisme, facilitation), ou bien à au moins un des individus en étant neutre pour les autres (commensalisme). Elles peuvent aussi être de nature négative ayant des inconvénients, une baisse de fitness pour un des individus (parasitisme, prédation) ou pour l'ensemble des individus (compétition) (Blondel, 1995).

Les interactions biotiques constituent l'un des trois facteurs principaux influençant la répartition d'un organisme vivant, les deux autres facteurs sont la capacité de dispersion de ce dernier, et les facteurs abiotiques de l'environnement où il se trouve (Nylén, le Roux, & Luoto, 2013; Tuomisto, Ruokolainen, & Yli-Halla, 2003), et dès lors, la composition des communautés (Cavieres & Badano, 2009; Davis, Jenkinson, Lawton, Shorrocks, & Wood, 1998; Nylén et al., 2013; Singer, Travis, & Johst, 2013). Il est donc important de connaître le type et le fonctionnement de ces interactions pour permettre de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la distribution des espèces et permettre de modéliser cette dernière (Wisz et al., 2013). Cette modélisation se verrait alors plus représentative de la dynamique des espèces, car dans un grand nombre d'études, l'environnement abiotique seul ne permet pas d'expliquer la répartition des espèces de façon satisfaisante (Staniczenko, Sivasubramaniam, Suttle, & Pearson, 2017).

La prise en considération de ces interactions est d'autant plus cruciale dans le contexte actuel de changements globaux et de réchauffement climatique. Il a été montré que suivant le type de relation, les changements globaux peuvent être en partie compensés dans le cas du mutualisme (Singer et al., 2013) tandis que leur impact peut être exacerbé dans le cas du parasitisme (Singer et al., 2013). Enfin, dans le cas des relations non obligatoires, la simple présence d'espèces dans un environnement peut influencer positivement (facilitation) ou négativement (compétition) la possibilité de colonisation de nouvelles espèces qui suivent les changements environnementaux (Spasojevic, Harrison, Day, & Southard, 2014). Dans ce cas, il y aura alors création de nouvelles interactions, il est donc aussi important de pouvoir les prédire (Alexander, Diez, Hart, & Levine, 2016).

La compréhension des réseaux d'interactions entre espèces peut s'avérer profitable dans différents domaines d'application comme la gestion d'espèces impliquées dans des services écosystémiques (pollinisation, espèces utilisées contre les ravageurs) (Schweiger et al., 2010; Visser, Wiegand, Grimm, & Johst, 2009), mais aussi dans les plans de gestion liés à la conservation

d'espèces en danger d'extinction ou en réintroduction (Gilman, Urban, Tewksbury, Gilchrist, & Holt, 2010). Mieux comprendre les interactions biotiques permettrait également de mieux anticiper la dynamique des espèces invasives et des pathogènes (Peterson et al., 2011).

Suite à la prise en considération des interactions biotiques dans la distribution des espèces, des chercheurs ont mis en place des approches expérimentales (transplantation d'espèces, test en laboratoire de l'impact d'une espèce sur une autre, etc) pour les évaluer et les mesurer. Cependant, ces expérimentations sont limitées par le nombre d'espèces étudiées (Davis, Lawton, Shorrocks, & Jenkinson, 1998; Maalouf, Le Bagousse-Pinguet, Marchand, Touzard, & Michalet, 2012; Olsen & Klanderud, 2014; Shevtsova, Haukioja, & Ojala, 1997), et souvent menées sur un laps de temps court. Ces éléments posent problème premièrement pour avoir une vue plus large en termes de nombre d'espèces et sur les réseaux d'interactions biotiques qui les lient. De plus, la courte durée de ces expérimentations est potentiellement limitante, ce qui est similaire pour les expériences contrôlées en laboratoire, dont les résultats et les conclusions ne sont pas équivalents à ce qu'il se passerait dans la nature.

En parallèle, d'autres chercheurs ont essayé d'intégrer les interactions biotiques dans des modèles statistiques de co-occurrence, en contrôlant les autres facteurs expliquant la répartition des espèces, à savoir la préférence de niche et les limites dispersives (Blois et al., 2014; D'Amen, Mod, Gotelli, & Guisan, 2018; Dormann et al., 2018; Mod, le Roux, Guisan, & Luoto, 2015). Ces méthodes ont pour avantage de pouvoir travailler sur un grand nombre d'espèces simultanément en prenant en compte toutes les espèces deux à deux. Ces approches statistiques examinent parmi les paires d'espèces lesquelles sont aléatoires ou non. Pour les paires non aléatoires, des analyses permettent de savoir dans quelles mesures ces paires sont dues aux facteurs écologiques (préférence de niche) ou aux limites dispersives des espèces. Les co-occurrences et les non-coïncidences non aléatoires ne pouvant s'expliquer en termes de niche écologique ou de limites dispersives sont donc interprétées en termes d'interactions biotiques (Blois et al., 2014 ; D'amen et al., 2018). Ces approches statistiques permettent de distinguer les facteurs environnementaux des facteurs biotiques pour expliquer les relations entre les espèces (D'Amen, Rahbek, Zimmermann, & Guisan, 2017), ce qui est plus compliqué à mettre en évidence lors d'expérimentations.

Dans le cadre de ce mémoire, nous nous focalisons sur les interactions biotiques entre les deux groupes de plantes terrestres les plus diversifiés : les angiospermes et les bryophytes. En ce qui concerne l'impact de la strate muscinale sur la strate herbacée, le couvert muscinal peut dans certains cas garder les graines à l'abri de la prédation, et même aider à la germination (Equihua & Usher, 1993; Freestone, 2006). Ce couvert peut aussi prévenir des dommages sur les racines des angiospermes (Startsev, Lieffers, & McNabb, 2007). Enfin, il a été montré que la strate muscinale

contribue à réduire la dessiccation du sol (Gornall, Woodin, Jónsdóttir, & van der Wal, 2011), ce qui peut être profitable pour les angiospermes qui bénéficieraient d'un milieu humide en période de sécheresse (Sohlberg & Bliss, 1987). En revanche, des interactions compétitives ont également été mises en évidence de manière récurrente, par exemple chez *Narthecium ossifragum*, qui entre en compétition avec les mousses pour les nutriments et la lumière (Malmer, Albinsson, Svensson, & Wallén, 2003), ou plus généralement via la diminution significative du taux de germination des plantes à fleurs en raison d'une strate muscinale dense empêchant l'accès au sol aux racelles de la plantules (Hornberg, Ohlson, & Zackrisson, 1997). Equihua & Husher (1993) ont ainsi montré une diminution du taux de germination chez la callune en raison de la compétition avec *Campylopus introflexus*, une mousse circum-Antarctique accidentellement introduite en Europe à la moitié du 20e siècle et dont les tapis très denses augmentent la mortalité des graines par dessiccation ou prédation.

D'autre part, les strates de végétation vasculaires déterminent largement la composition des communautés de bryophytes. C'est évidemment frappant dans le cas des communautés de bryophytes épiphytes, dont la répartition est tributaire de la présence de leur hôte (Kiebacher, Scheidegger, & Bergamini, 2017). Dans les milieux ouverts, la strate herbacée, et c'est plus particulièrement l'objet du présent travail, a également une grande influence sur la composition de la strate muscinale. Dans ce contexte, l'éco-physiologie spécifique des bryophytes joue un rôle important dans leurs relations et interactions avec les angiospermes. Les bryophytes sont des organismes poïkilohydriques, c'est-à-dire que leur teneur en eau interne varie en même temps que celle de l'air ambiant. Les bryophytes dépendent donc des précipitation pour leur apport en eau et en nutriments, contrairement aux angiospermes qui sont des plantes vasculaires ayant des racines et des structures de transport interne pour l'eau et les nutriments. La poïkilohydrie des bryophytes induit le fait que ces dernières s'assèchent en même temps que l'environnement, leur évolution leur a permis d'avoir un mécanisme de protection qui est la tolérance à la dessiccation. Ce mécanisme permet à leur métabolisme de rentrer en dormance pour éviter les dommages que peut occasionner la sécheresse (Alpert & Oliver, 2002). Cependant, lorsque les bryophytes sont en état de dessiccation, leur activité métabolique cesse. Elles ont donc évolué dans des milieux ombragés tels que des cavités rocheuses qui leur permettent de rester humides, et ont développé la capacité de pouvoir faire la photosynthèse avec peu de lumière, avec un point de compensation bas (Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Ingerpuu, Liira, & Pärtel, (2005) ont ainsi montré que le couvert végétal d'angiospermes peut générer un microclimat favorable pour les bryophytes, l'ombre apportée par ce couvert d'angiospermes permet alors aux bryophytes d'éviter l'assèchement. Toutefois, cette facilitation peut se transformer en compétition pour la lumière si le couvert végétal

d'angiospermes est trop important ou bien en fonction des espèces d'angiosperme concernées (Malmer et al., 2003; Startsev, Lieffers, & Landhäusser, 2008; Van Der Wal, Pearce, & Brooker, 2005). Zechmeister, Schmitzberger, Steurer, Peterseil, & Wrška (2003) ont par exemple pu montrer que dans des conditions de prairies amendées d'engrais azoté, la richesse spécifique en bryophytes diminuait alors que celle en angiospermes augmentait.

La nature des interactions biotiques dépend de l'environnement où se trouvent les organismes concernés. L'hypothèse du stress gradient prédit que les interactions entre plantes passent de la compétition à la facilitation lorsque le stress augmente (Maestre, Callaway, Valladares, & Lortie, 2009). L'application de cette hypothèse est particulièrement frappante le long d'un gradient altitudinal en raison de l'augmentation du stress abiotique avec l'altitude sur de courtes distances (Sanders & Rahbek, 2012). Dans cette hypothèse les interactions biotiques de type compétition se trouveront principalement à basse altitude où le stress environnant est moindre. En revanche, les interactions de type facilitation apparaîtront en plus grand nombre aux hautes altitudes où le stress environnant est important (Anthelme, Cavieres, & Dangles, 2014).

L'objectif général de ce mémoire est de quantifier l'importance des interactions biotiques entre les strates muscinales et herbacées le long d'un gradient altitudinal afin de répondre aux questions suivantes :

1. Dans quelle mesure la compétition et la facilitation entre les strates herbacées et muscinales prévalent-elle ?
2. Comment varient ces interactions le long d'un gradient altitudinal ?

Matériel et méthodes

1. Échantillonnage

Cette étude prend place dans le canton de Vaud, situé dans la partie ouest des Alpes suisses. La zone d'étude s'étend de 375 à 3210 mètres d'altitude et couvre approximativement 700 km². Cette zone se trouve dans un climat tempéré (Dubuis et al., 2011). Le sol y est principalement calcaire.

Les sites d'échantillonnages ont été définis préalablement selon un protocole aléatoire stratifié équilibré basé sur l'altitude, la pente et l'aspect (Hirzel & Guisan, 2002) et ne s'appliquant que sur les zones ouvertes et non boisées, suivant le projet RechAlp (RechAlp, 2018). La localisation des sites d'échantillonnage (plots) s'est faite tout d'abord via une carte des Alpes Vaudoises pour pouvoir accéder au plus près aux zones d'échantillonnage. Pour trouver la position exacte des plots, un GPS (Geo7X) dans lequel les coordonnées des plots ont été enregistrées a été utilisé. La précision du GPS était de l'ordre du centimètre au mètre suivant les conditions de terrain. Une fois le plot trouvé, l'encodage des coordonnées géographiques et de l'altitude dans l'appareil a été effectué et l'identifiant du plot était noté. Certaines erreurs dans la prise des coordonnées, par exemple les erreurs de précision dans les horloges des satellites et des GPS, ou encore l'atmosphère pouvant ralentir le signal GPS, résultant en une position faussée, ont dû être corrigées par la suite grâce à un programme disponible dans le GPS.

Pour ce qui est des données muscinales, une partie des plots (206) a été échantillonnée entre septembre 2017 et juin 2018 (Collart, 2018), et 95 sites ont été échantillonnés dans le cadre du présent travail en septembre 2019, ce qui donne un total de 301 plots échantillonnés. Chaque plot correspond à une placette de 4m². Dans chacun d'eux, un inventaire exhaustif des espèces de bryophytes a été réalisé. Un prélèvement d'échantillons a systématiquement été effectué. L'identification des espèces a été réalisée en laboratoire à la loupe binoculaire et au microscope optique, à l'aide des flores de Smith (1978, 1999, 2004) et Cortini Pedrotti (2001). Une matrice de présence absence a été encodée avec un total d'espèces égal à 293.

Les données environnementales (tableau 1) utilisées dans cette étude ont été obtenues à l'aide du site de RechAlp (<http://rechalp.unil.ch/>). Ces données pédologiques et microclimatiques ont une résolution de 25 mètres (Buri et al., 2017; Dubuis et al., 2013).

Tableau 1 : Description des variables environnementales disponibles à l'échelle des Alpes vaudoises avec une résolution de 25m²

Variabes environnementales	Signification	Variabes environnementales	Signification
Bio1	Température annuelle moyenne	Gdd0	Somme des degrés-jours au-dessus de 0°C
Bio2	Moyenne mensuelle de l'écart entre la température maximale et minimale	Gdd3	Somme des degrés-jours au-dessus de 3°C
Bio3	Isothermalité (Bio2/Bio7)*(100)	Gdd5	Somme des degrés-jours au-dessus de 5°C
Bio4	Température saisonnière	Gdd10	Somme des degrés-jours au-dessus de 10°C
Bio5	Température maximale du mois le plus chaud	Rhires	Précipitation annuelle moyenne (*100)
Bio6	Température minimale du mois le plus froid	Seasonlenght	Nombre de jour consécutifs où la température minimale est >0°C
Bio7	Écart annuel de température (Bio5-Bio6)	Seasonlenght.sd	Écart type de Seasonlenght
Bio8	Température moyenne du trimestre le plus humide	Seasonstart	Premier jour de l'année où toutes les températures minimales journalières suivantes sont >0°C
Bio9	Température moyenne du trimestre le plus sec	Seasonstart.sd	Écart type de Seasonstart
Bio10	Température moyenne du trimestre le plus chaud	Srad	Radiation solaire moyenne journalière (*1000)
Bio11	Température moyenne du trimestre le plus froid	Srel	Durée moyenne d'ensoleillement
Bio12	Précipitation annuelle	Tab5	Moyenne des températures moyennes mensuelles
Bio13	Précipitation du mois le plus humide	Tmax	Moyenne des températures maximales mensuelles
Bio14	Précipitation du mois le plus sec	Tmin	Moyenne des températures minimales mensuelles
Bio15	Précipitation saisonnière	Roch	Présence de rochers
Bio16	Précipitation du trimestre le plus humide	Pier	Présence de pierriers
Bio17	Précipitation du trimestre le plus sec	D13	Valeur du Carbone 13 dans le sol
Bio18	Précipitation du trimestre le plus chaud	Ph	Valeur du pH du sol
Bio19	Précipitation du trimestre le plus froid	Topo	Position topographique
Etp	Potentiel d'évapotranspiration	Slope	Direction de la pente la plus raide à un endroit
Etpi.nc	Potentiel d'évapotranspiration	Aspect	Angle de la pente

En ce qui concerne les données des angiospermes (795 espèces), une matrice de ces dernières a été obtenue via le site de RechAlp à partir des études de Dubuis et al., (2011), Randin et al. (2006) et Buri et al. (2017).

Une correspondance a été établie entre les plots où les angiospermes et les bryophytes ont été inventoriées. Les plots ayant une différence dans leur localisation supérieure à 2 mètres n'ont pas été retenus, pour avoir une meilleure représentativité des interactions biotiques entre les deux groupes. Les distances entre les plots ont été calculées de la manière suivante pour chaque plot :

$$\sqrt{(X_b - X_a)^2 + (Y_b - Y_a)^2}$$

Où X_b et Y_b sont les coordonnées en mètre (système MN95) des plots mesurées à l'aide du GPS lors de la présente étude et X_a et Y_a sont les coordonnées en mètre (système MN95) des plots mesurées lors des inventaires de la flore vasculaire (sur R avec la commande sqrt (Becker, Chambers, & Wilks, 1988)).

Les espèces d'angiospermes et bryophytes choisies pour la suite de l'analyse ont été retenues si elles avaient une occurrence supérieure ou égale à 10. En effet, une occurrence inférieure à cette limite entraînerait une représentation limitée et/ou erronée de la répartition des espèces concernées. Les deux matrices de présences/absences ont été combinées et les analyses sont donc faites sur 247 espèces (183 angiospermes et 64 bryophytes) et 241 plots.

2. Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques suivantes ont été faites avec le logiciel R studio version v.3.6.1 (R Core Team, 2019).

La méthode utilisée pour mettre en évidence les interactions biotiques est tirée de Blois et al. (2014) et de D'Amen et al. (2018). Le principe de cette méthode est l'analyse de co-occurrences basées sur l'utilisation d'un modèle nul. A l'aide de la matrice de présence/absence des bryophytes et angiospermes, la force d'association de chaque paire d'espèces a pu être calculée. Cette quantification est réalisée par le calcul du C-score (compris entre 0 et 1), qui est calculé de la manière suivante entre une espèce A et une espèce B :

$$C_{ab} = \frac{(R_a - S) \times (R_b - S)}{(R_a \times R_b)}$$

Où R_a représente le nombre d'occurrences de l'espèce A, R_b le nombre d'occurrence de l'espèce B et S est le nombre de plots où les espèces A et B sont présentes simultanément. Pour une valeur de C-score égale à 1, la paire d'espèces est considérée comme totalement ségréguée, c'est à dire que les

espèces de cette paire ne sont jamais présentes toutes les deux dans le même plot. Inversement, une valeur de C-score égale à 0 représente une paire d'espèces considérée comme totalement agrégée, c'est-à-dire qu'elles sont toujours retrouvées ensemble dans les plots. Afin de s'assurer que ces paires d'espèces ne soient pas agrégées ou ségréguées aléatoirement, un test dont l'hypothèse nulle est « les paires d'espèces sont aléatoires » a été réalisé. Pour ce test, une randomisation de 10 000 matrices a été faite sur base de la matrice des données observées. Cette randomisation a été faite à l'aide de la modification de la fonction “ecospat.cons_Cscore” du package ecospat (Broennimann, Di Cola, & Guisan, 2017 ; D'Amen et al., 2018). Les C-scores observés sont comparés aux C-scores aléatoires pour vérifier la signification des paires agrégées ou ségréguées, c'est-à-dire pour s'assurer que les C-scores observés sont plus grands (ségréguation) ou plus petits (agrégation) que la distribution de ceux obtenus aléatoirement. Lors de ce genre de test, des faux positifs peuvent être produits, c'est-à-dire que l'hypothèse nulle a été rejetée par erreur. Afin de réduire ce nombre de faux positifs, une approche bayésienne empirique a été faite. Cela consiste à ranger chaque C-score de manière croissante dans 22 boîtes espacées régulièrement. Ensuite, la matrice d'origine a été randomisée 1000 fois et le nombre moyen de paires d'espèces dans chaque boîte a été calculé, produisant une distribution nulle des fréquences des paires d'espèces avec différents scores. Dans chacune des boîtes, les paires d'espèces qui avaient un C-score observé supérieur au nombre moyen des paires d'espèces simulées et dont l'hypothèse nulle était rejetée par la procédure de randomisation standard ont été conservées (D'Amen et al., 2018). Le package utilisé pour cette approche bayésienne est ade4 (Dray, Dufour, & Chessel, 2007).

Trois facteurs peuvent expliquer que des espèces tendent à être significativement agrégées ou ségréguées, il s'agit des limites dispersives, des conditions environnementales et des interactions biotiques. Des tests spatiaux et environnementaux ont été entrepris afin de séparer ces différents facteurs. Pour chaque paire d'espèces ségréguées, l'ensemble des plots contenant seulement l'espèce A (1,0) ou seulement l'espèce B (0,1) sont testés entre eux. Pour chaque paire d'espèces agrégée, les tests vont être pratiqués sur l'ensemble des plots contenant les deux espèces (1,1) ou aucune des deux (0,0) entre eux (D'Amen et al., 2018).

Pour les tests spatiaux, une MANOVA à un facteur (“one-way MANOVA”) a été appliquée. Pour ce faire, une matrice a été construite de la façon suivante :

1) Pour les paires ségréguées, la matrice présente en ligne les plots correspondants aux types de classe (1,0) et (0,1). En colonne, les variables quantitatives sont les coordonnées x et y des plots et la variable de classe binaire informe si c'est l'espèce A qui est présente ou l'espèce B. L'hypothèse nulle de ce test est « La moyenne des coordonnées où se trouve l'espèce A (1,0) est égale à la moyenne des coordonnées où se trouve l'espèce B (0,1) ». Si l'hypothèse nulle est

acceptée, les espèces sont considérées comme sympatriques, c'est-à-dire que les aires de répartition se recouvrent. Si l'hypothèse nulle est rejetée, il est considéré que les aires de répartition des deux espèces sont significativement différentes, l'espèce A et l'espèce B sont considérées comme allopatriques. C'est donc leurs limites dispersives qui expliquent leurs répartitions.

2) Pour les paires agrégées, la matrice présente en ligne les plots correspondants aux types de classe (1,1) et (0,0). En colonne, les variables quantitatives sont les coordonnées x et y des plots et la variable de classe binaire informe si les deux espèces sont présentes ou absentes des plots en question. L'hypothèse nulle de ce test est « La moyenne des coordonnées où se trouve les deux espèces (1,1) est égale à la moyenne des coordonnées où ces espèces sont absentes (0,0) ». Si l'hypothèse nulle est acceptée, les aires de répartition des deux espèces considérées s'étendent aux plots de co-absence (0,0). Ainsi, les limites dispersives des paires d'espèces ne peuvent pas expliquer le pattern de co-absence. Si l'hypothèse nulle est rejetée, il est considéré que les aires de répartition entre les plots où les paires d'espèces sont présentes et celles des plots où elles sont absentes sont significativement différentes. C'est donc leurs limites dispersives qui expliquent leurs répartitions.

En plus de cela, la zone d'étude se trouvant sur un gradient altitudinal, l'analyse a été répétée en utilisant la différence d'altitude entre les plots comme variable quantitative.

Pour le test environnemental, une ACP (analyse en composante principale) a été faite sur l'ensemble des variables environnementales. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 77.5% de la variance totale des variables environnementales. L'axe de la première composante expliquant 70.7 % de la variance totale est principalement corrélé positivement aux variables liées à la température et négativement aux variables liées aux précipitations. L'axe de la deuxième composante expliquant 6.7 % de la variance totale est principalement corrélé positivement aux variables liées à la direction de la pente et négativement aux variables liées à la topographie du lieu (Fig. 1). Les deux premières composantes résultantes de cette analyse ont été traitées en tant que vecteur de réponse à deux éléments pour chaque plot. Ensuite, une MANOVA à un facteur a été appliquée. Pour ce faire une matrice a été construite de la manière suivante :

1) Pour les paires ségréguées, la matrice présente en ligne les plots correspondants aux types de classe (1,0) et (0,1). En colonne, les variables quantitatives ont été définies comme les projections de chaque plot sur chaque axe de l'ACP et la variable de classe binaire informe si c'est l'espèce A qui est présente ou l'espèce B. L'hypothèse nulle de ce test est « La moyenne des coordonnées des plots sur les deux premiers axes de l'ACP où se trouve l'espèce A (1,0) est égale à la moyenne des coordonnées des plots sur les deux premiers axes de l'ACP où se trouve l'espèce B (0,1) ». Si l'hypothèse nulle est acceptée, l'environnement où se trouve l'espèce A et

l'environnement où se trouve l'espèce B sont considérés comme équivalents. Si l'hypothèse nulle est rejetée, il est considéré que l'environnement où l'espèce A est trouvée est significativement différent de l'environnement où se trouve l'espèce B, alors le pattern de ségrégation peut être expliqué par un filtre environnemental.

2) Pour les paires agrégées, la matrice présente en ligne les plots correspondants aux types de classe (1,1) et (0,0). En colonne, les variables quantitatives ont été définies comme les projections de chaque plot sur chaque axe de l'ACP et la variable de classe binaire informe si les espèces sont présentes ou absentes. L'hypothèse nulle de ce test est « La moyenne des coordonnées des plots sur les deux premiers axes de l'ACP où se trouve les deux espèces (1,1) est égale à la moyenne des coordonnées des plots sur les deux premiers axes de l'ACP où les deux espèces sont absentes (0,0) ». Si l'hypothèse nulle est acceptée, l'environnement des plots où se trouve les deux espèces est considéré comme équivalent à celui où les espèces sont co-absentes. Si l'hypothèse nulle est rejetée, il est considéré que l'environnement où les espèces sont présentes est significativement différent de l'environnement où ces espèces sont absentes, de telle sorte que le pattern d'agrégation de ces espèces peut être expliqué par un filtre environnemental.

Pour ces deux tests, les packages `ade4` (Dray et al., 2007), `ecospat` (Broennimann et al., 2017), `rgdal` (Bivand, Keitt, & Rowlingson, 2017), `rgeos` (Bivand & Rundel, 2017), `factoextra` (Kassambara & Mundt, 2019), `FactoMineR` (Lê, Josse, & Husson, 2008) et `vegan` (Oksanen et al., 2018) ont été utilisés.

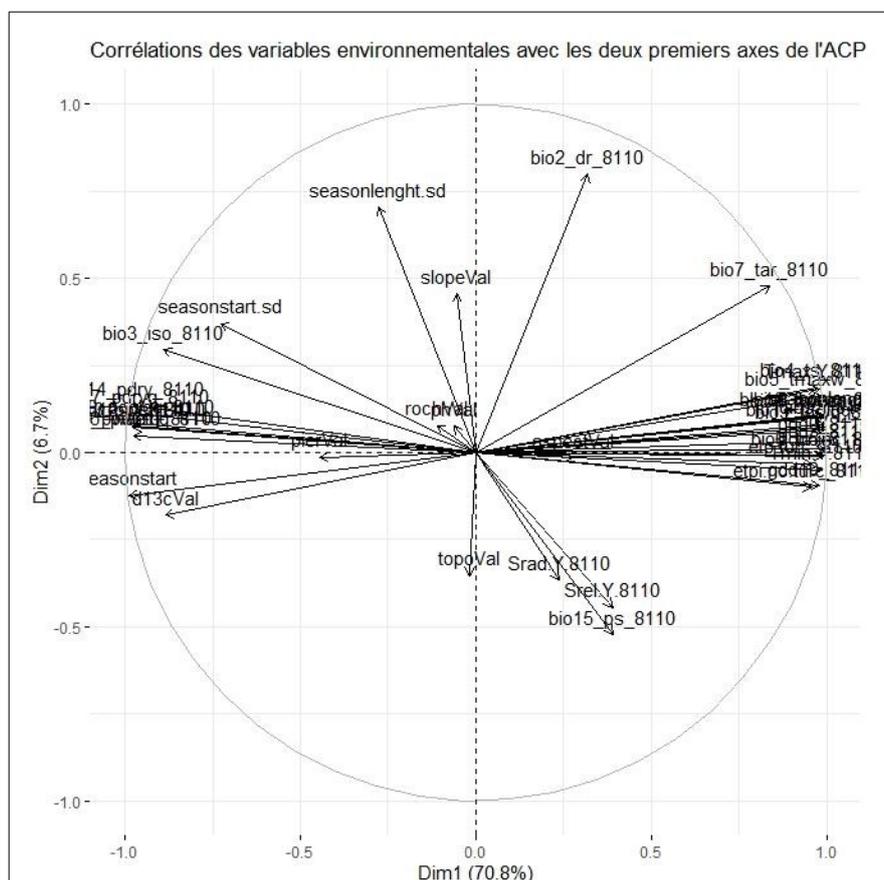


Figure 1: Cercle des corrélations de l'analyse en composantes principales de 42 variables environnementales mesurées dans 241 plots de 2x2m dans les Alpes vaudoises. Chacune des flèches noires représente la corrélation des variables environnementales (Tableau 1) aux deux premiers axes de l'ACP.

Pour les paires d'espèce ségréguées dont le pattern n'est pas expliqué par l'environnement ni par les distances géographiques (sympatrie), ce dernier est interprété comme dû aux interactions biotiques négatives. Pour le cas des paires d'espèce agrégées dont le pattern n'est pas expliqué par l'environnement ni par les distances géographiques, ce dernier est interprété comme dû aux interactions biotiques positives. Pour chacune des paires d'espèces non aléatoires, un des quatre facteurs expliquant les co-occurrences (limites dispersives, différence d'environnement, interactions biotiques positives (pour les paires d'espèces agrégées), interactions négatives (pour les paires d'espèces ségréguées)) leur a été assigné (Fig. 2).

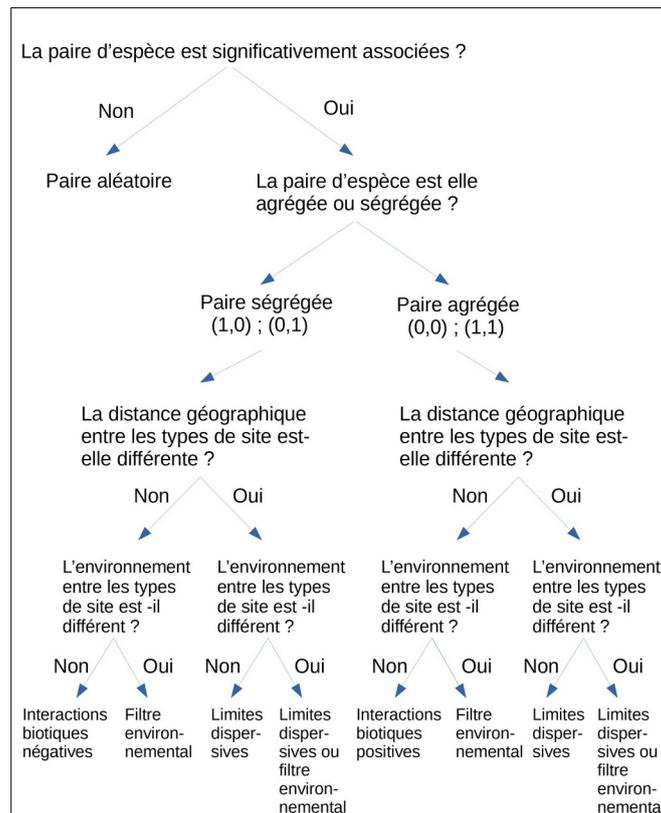


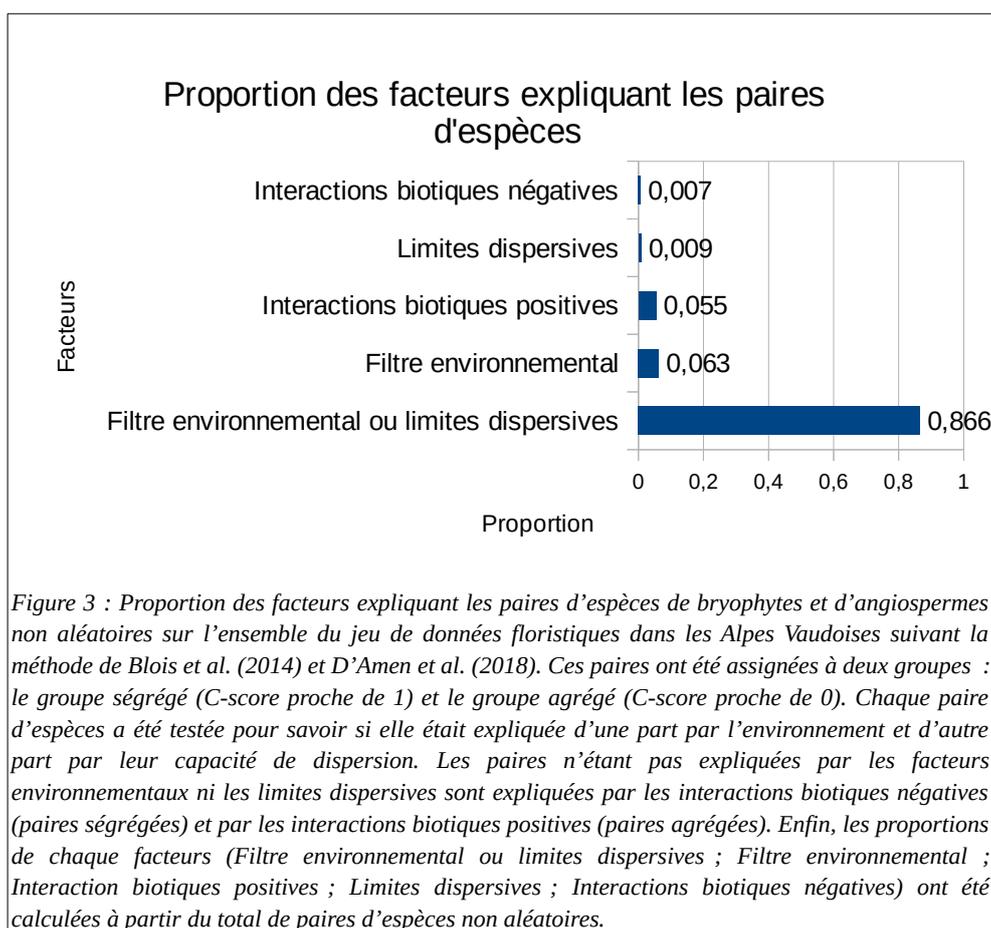
Figure 2: Arbre de décision appliqué pour assigner les facteurs expliquant les paires d'espèces entre bryophytes et angiospermes dans les Alpes Vaudoises (adapté de Blois et al., 2014 et D'Amen et al., 2018) où les paires non aléatoires sont catégorisées comme agrégées ou ségréguées à partir de leur C-score. Pour chaque paire ségréguée et agrégée, un test spatial et un test environnemental est entrepris. Ces tests permettent de déterminer si dans un premier temps, les paires d'espèces sont expliquées par leur capacité de dispersion., puis dans un deuxième temps, si les paires d'espèces sont expliquées par l'environnement où elles se trouvent. Pour le cas des paires d'espèces qui ne sont pas expliquées par leurs limites dispersives et l'environnement, elles sont expliquées par des interactions biotiques négatives pour les paires ségréguées et des interactions biotiques positives pour les paires agrégées. (1,0) : sites où l'espèce A est présente mais pas l'espèce B ; (0,1) : sites où l'espèce B est présente mais pas l'espèce A ; (0,0) : sites où aucune des espèces A et B sont présentes ; (1,1) : sites où les espèces A et B sont présentes en même temps.

La même procédure a été appliquée à des sous-ensembles des données pour répondre à la question 2. Il a été convenu de considérer que les milieux alpins sont caractérisés par des altitudes supérieures ou égales à 2000m. L'altitude moyenne de chaque espèce a été calculée et l'espèce a été qualifiée d'alpine si l'altitude moyenne des plots où elle a été observée est supérieure ou égale à 2000m et non-alpine dans la cas contraire.

Résultats

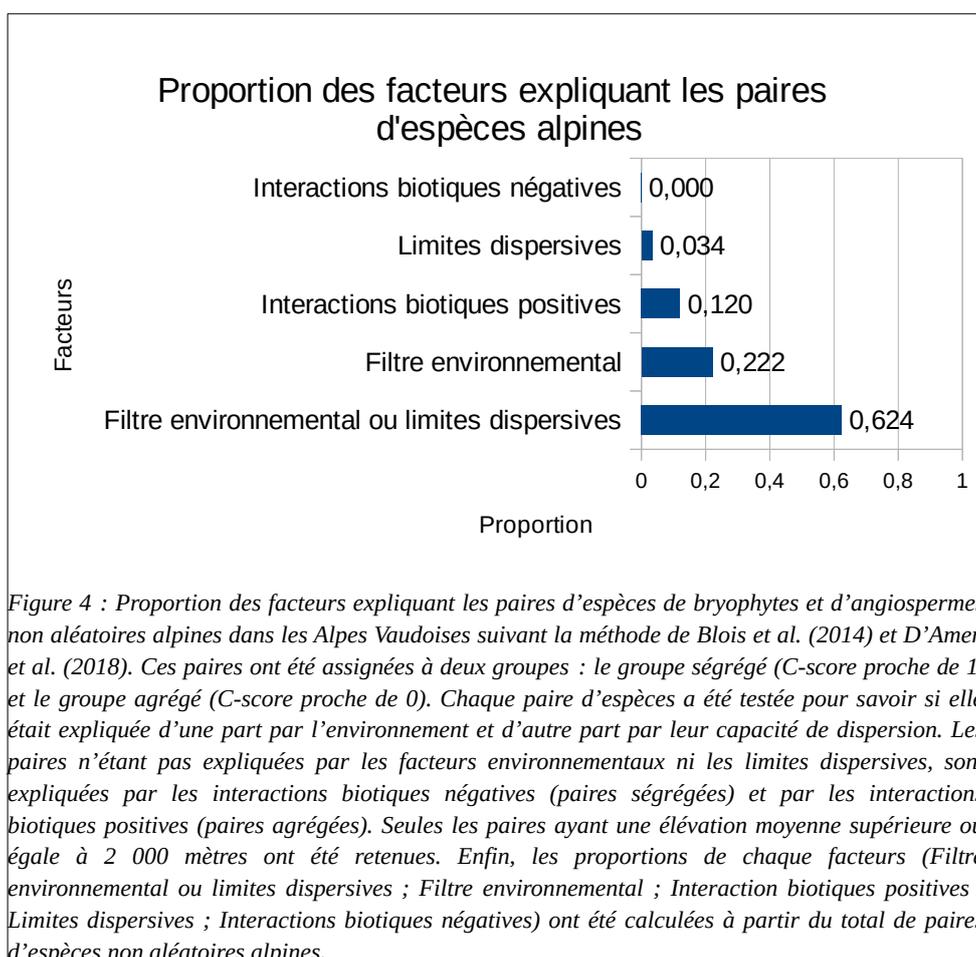
Les interactions biotiques entre la communauté des angiospermes et des bryophytes

Le nombre de paires totales étudiées pour l'ensemble du jeu de données floristiques est 11 712. 86 % de ces paires sont aléatoires. Parmi les paires non aléatoires, 86,6 % sont expliquées par un filtre environnemental ou des limites dispersives ; 6,3 % sont expliquées uniquement par le filtre environnemental ; 5,5 % sont expliquées par les interactions biotiques positives ; 0,9 % sont expliquées uniquement par les limites dispersives et 0,7 % sont expliquées par les interactions biotiques négatives (Fig. 3).



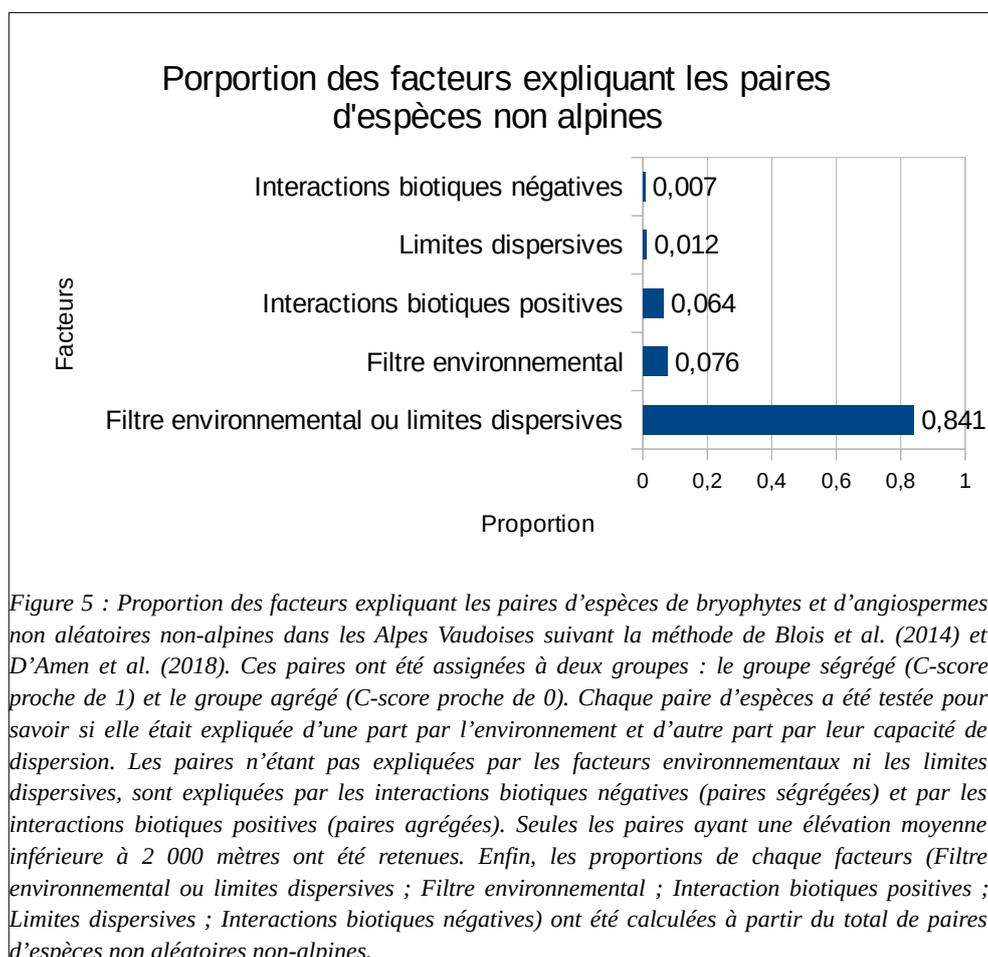
Les interactions biotiques entre la communauté des angiospermes alpines et des bryophytes alpines

Le nombre de paires alpines étudiées sur le jeu de donnée floristique est 1 404. 92 % de ces paires sont aléatoires. Parmi les paires non aléatoires, 62,4 % sont expliquées par un filtre environnemental ou des limites dispersives ; 22,2 % sont expliquées uniquement par le filtre environnemental ; 12 % sont expliquées par les interactions biotiques positives ; 3,4 % sont expliquées uniquement par les limites dispersives et 0 % sont expliquées par les interactions biotiques négatives (Fig. 4).



Les interactions biotiques entre la communauté des angiospermes non alpines et des bryophytes non alpines

Le nombre de paires non alpines étudiées sur le jeu de donnée floristique est 4 847. 88 % de ces paires sont aléatoires. Parmi les paires non aléatoires, 84,1 % sont expliquées par un filtre environnemental ou des limites dispersives ; 7,6 % sont expliquées uniquement par le filtre environnemental ; 6,4 % sont expliquées par les interactions biotiques positives ; 1,2 % sont expliquées uniquement par les limites dispersives et 0,7 % sont expliquées par les interactions biotiques négatives (Fig. 5).



Discussion

La présente étude représente la première application d'une méthodologie récente (D'Amen et al. 2018) permettant de quantifier l'importance des relations biotiques entre les communautés de bryophytes et d'angiospermes, jusqu'à présent évaluées qualitativement par voie expérimentale (Equihua & Usher, 1993; Freestone, 2006; Gornall et al., 2011; Ingerpuu et al., 2005; Malmer et al., 2003; N. A. Startsev et al., 2007) ou en de rares occasions via des modèles de distribution d'espèces ou des modèles macro-écologiques (Mod, Heikkinen, le Roux, Väre, & Luoto, 2016). Nos analyses révèlent que les facteurs expliquant les patterns de ségrégation ou d'agrégation de l'ensemble des paires d'espèces de bryophytes et d'angiospermes le long d'un gradient altitudinal dans les Alpes vaudoises sont les suivants : les facteurs aléatoires sont fortement présents (86 % des paires d'espèces). Parmi les 14 % de paires non aléatoires, 93,8 % sont expliquées par les limites dispersives et/ou le filtre environnemental et 6,2 % sont expliquées par les interactions biotiques (Fig. 3).

De manière globale, les interactions biotiques sont donc en proportion très inférieures à celles des limites dispersives et/ou du filtre environnemental. Ce résultat est retrouvé dans l'étude de Mod et al. (2016), où les chercheurs ont étudié l'influence du couvert de trois plantes vasculaires dominantes en milieu arctique et alpin (*Empetrum nigrum*, *Betula pubescens* et *Betula nana*) sur les communautés de bryophytes, en incluant dans un SDM (modèle de distribution d'espèces) classique ou un MEM (modèle macro-écologique) la couverture de la répartition des trois espèces de plantes vasculaires dominantes comme variables biotiques. Ils ont donc analysé comment la couverture de ces trois espèces influence la répartition de 67 espèces de bryophytes. Les résultats ont montré que les bryophytes n'étaient pas beaucoup impactées par les variables biotiques par rapport aux variables environnementales avec un pourcentage d'importance de ces variables biotiques inférieur à 10 % et un pourcentage d'importance des variables abiotiques se trouvant entre 10 % et 20 %. De plus, ils ont pu montrer qu'une grande proportion des espèces de bryophytes montraient une réponse neutre face aux 3 plantes vasculaires dominantes (35.8 %, 43.3 % et 44.8 % pour *E. hermaphroditum*, *B. pubescens* et *B. nana*, respectivement). Une des suggestions de Mod et al. (2016) pour interpréter ce résultat serait que les bryophytes n'ayant pas de système racinaire, elles n'auraient pas d'interactions dans le sol avec les angiospermes. Il y aurait alors principalement des interactions au niveau de la capture de lumière et du microclimat.

Dans la présente étude, la facilitation est l'interaction biotique qui prédomine avec 5,5 % des paires d'espèces non aléatoires (Fig. 3). L'importance de la facilitation peut s'interpréter en termes de l'écophysiologie particulière des bryophytes et notamment, la poikilohydrie de ces dernières qui les pousse à croître dans un environnement le plus humide possible pour permettre l'activité

métabolique. Dans ce cadre, une canopée d'angiospermes herbacés permet le maintien d'un microclimat favorable aux bryophytes (Ingerpuu et al., 2005).

En revanche, la compétition est très peu représentée dans les interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes (0,7% des paires d'espèces non aléatoires) dans cette étude (Fig. 3). Cette très faible représentation de la compétition correspond en réalité à une moyenne des mécanismes qui prévalent à haute et basse altitude. A haute altitude en effet, et en accord avec la théorie du stress gradient (Maestre et al., 2009), qui prévoit que les interactions biotiques passent de la compétition à la facilitation plus le stress abiotique devient important, seules les interactions biotiques positives sont présentes.

Pour les espèces non-alpines, un signal de compétition (interaction biotiques négatives) émerge, avec une baisse de la proportion d'interaction biotiques positives (de 12 % des paires non aléatoire alpines à 6.4% des paires non aléatoires non-alpines) (Fig. 4 et 5). Cependant, la compétition est 10 fois moins présente que la facilitation (6.4 % d'interactions biotiques positives contre 0.7 % d'interactions biotiques négatives) (Fig. 5).

Cette faible proportion d'interactions négatives à basse altitude peut s'expliquer par un nombre encore trop limité de plots de basse altitude dans notre design expérimental. En effet, sur les 241 plots seulement une quarantaine sont présents en dessous de 1 000 mètres. Or, l'approche utilisée étant statistique, la puissance du test est fortement conditionnée par l'échantillonnage. De plus, dans cette étude, les espèces ont été analysées individuellement. Or, les mêmes interactions biotiques pourraient émerger de différentes espèces présentant les mêmes caractéristiques structurelles en termes d'interactions biotique avec les bryophytes. Pour ces dernières en effet, si l'importance d'une canopée herbacée est cruciale pour le maintien d'un micro-climat humide, la composition taxonomique de cette canopée joue probablement un rôle secondaire. Il serait donc intéressant de grouper les angiospermes par formes de vie pour mettre en évidence l'impact d'un groupe d'espèces présentant les mêmes caractéristiques en termes d'interactions biotiques avec les bryophytes (par exemple, graminées à port cespiteux ou rhizomateux).

Une autre explication pourrait être que la compétition est mal quantifiée par la méthode de co-occurrence de D'Amen et al. (2018), ce que certains chercheurs tels que Peterson, Soberón, Ramsey, & Osorio-olvera (2020) avancent. Ils soulignent que suivant l'application du principe d'exclusion de compétition, des espèces ayant la même niche écologique ne sont pas capable de coexister. Suivant cette idée, les espèces compétitrices ne peuvent pas coexister et donc ne co-occurrent pas, ce qui n'engendre aucun signal d'interaction dans le jeu de donnée pour ce genre de paires d'espèce.

La méthode de D'Amen et al. (2018) utilisée dans ce présent mémoire est récente et a donc encore des failles, comme le soulignent Blanchet, Cazelles, & Gravel (2020). Ces auteurs critiquent notamment le fait que les co-occurrences pour mesurer les interactions biotiques se font seulement avec des paires d'espèces, tandis que dans la nature les espèces interagissent entre elles dans un réseau plus complexe que simplement deux à deux. Cette vision restreinte des interactions biotiques par paire d'espèces peut diminuer et fausser le signal de ces interactions. De plus, selon ces auteurs, certaines données environnementales ne peuvent pas être quantifiées et utilisées dans les variables lors des tests pour discriminer si les facteurs environnementaux expliquent l'association d'espèce. Il y a donc une possibilité qu'une partie des co-occurrences et non-coïncidences assignées aux interactions biotiques devraient être expliquée finalement par des variables environnementales non mesurées. Les résultats précédents seraient alors une évaluation potentiellement sur-estimée des interactions biotiques présentes en réalité. Au vu des proportions très faibles de paires d'espèces expliquées par des interactions biotiques, cela renforce l'idée évoquée plus haut que les interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes sont anecdotiques pour expliquer leurs répartitions par rapport aux facteurs aléatoires et aux conditions environnementales.

Prenant en compte toutes ces limites, il serait intéressant de faire des relevés floristiques plusieurs fois dans une année et sur les mêmes plots, en identifiant et échantillonnant en même temps les bryophytes et les angiospermes (*a contrario*, l'échantillonnage pour les bryophytes s'est fait sur plusieurs années (2017 à 2019) et après ceux des angiospermes (2011-2016) dans le présent travail). Cela pourrait être plus représentatif des interactions biotiques entre ces deux groupes, car il peut y avoir un changement dans les interactions biotiques entre bryophytes et angiospermes le long d'une année en vue des changements climatiques liés aux saisons et de l'éco-physiologie différente de ces deux groupes. Dans ce contexte, et au-delà d'une simple présence-absence ou même d'un indice d'abondance, il serait intéressant de mesurer quantitativement les interactions biotiques en prenant en compte la fitness des individus à l'aide d'un dispositif expérimental. Ce dispositif présenterait des conditions environnementales constantes, avec des canopées d'angiospermes de hauteurs différentes et de densités variables où la fitness liée à la photosynthèse serait mesurée chez les bryophytes aux sols. Il faudrait suivre cette fitness à intervalles réguliers le long d'une année pour pouvoir observer un impact des angiospermes sur les bryophytes réalistes et pertinents. L'indice F_v/F_m , couramment utilisé en écophysiologie pour estimer l'état de santé d'un individu soumis par exemple à un stress hydrique sur base de la performance de son appareil photosynthétique (Proctor, 2003), est très facile à mesurer in-situ à l'aide d'un dispositif portatif (Collart, 2018). Il serait donc un indice intéressant à utiliser pour estimer la fitness des individus.

Conclusions et perspectives

Cette étude a permis de pouvoir quantifier pour la première fois l'importance des interactions biotiques entre angiospermes et bryophytes présentes en milieu ouvert dans les Alpes Vaudoises pour expliquer leur répartition, à l'aide d'une méthode de co-occurrence. Les interactions biotiques entre ces deux groupes sont bien présentes mais en faible proportion par rapport aux variables environnementales. La facilitation est l'interaction biotique qui prévaut entre les bryophytes et les angiospermes des milieux ouverts des Alpes Vaudoises.

Réussir à quantifier et comprendre la dynamique des interactions biotiques au sein des communautés écologiques s'avère être une connaissance non négligeable dans le contexte actuel du changement climatique. En effet, ce dernier va avoir une influence sur les nouvelles possibilités de colonisations, par exemple en milieu alpin, car il va permettre aux espèces de basses altitudes de remonter le long du gradient altitudinal, ce qui aboutira à l'émergence de nouvelles interactions biotiques, et en particulier de la compétition. Ces nouvelles interactions biotiques auront un rôle crucial dans la répartition des espèces. Il faudra dès lors être capable de quantifier la vitesse de progression des espèces qui arriveraient dans de nouveaux habitats colonisables, et prédire les interactions biotiques qui en émergeront, afin de prévoir quelles espèces pourraient devenir invasives et adapter une gestion pour prévenir les risques d'extinction dans les écosystèmes alpins, l'un des hot-spots de biodiversité à l'échelle européenne (Pauchard et al., 2016).

Bibliographie

- Alexander, J. M., Diez, J. M., Hart, S. P., & Levine, J. M. (2016). When Climate Reshuffles Competitors: A Call for Experimental Macroecology. *Trends in Ecology and Evolution*, *31*(11), 831–841.
- Alpert, & Oliver. (2002). *Desiccation and Survival in Plants: Drying Without Dying*.
- Anthelme, F., Cavieres, L. A., & Dangles, O. (2014). Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science*, *5*, 387.
- Becker, R. A., Chambers, J. M., & Wilks, A. R. (1988). *The New S Language*. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Bivand, R., Keitt, T., & Rowlingson, B. (2017). rgdal: Bindings for the “Geospatial” Data Abstraction Library. R package version 1.2-16.
- Bivand, R., & Rundel, C. (2017). rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source ('GEOS'). R package version 0.3-26.
- Blanchet, F. G., Cazelles, K., & Gravel, D. (2020). Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, *23*, 1050–1063.
- Blois, J. L., Gotelli, N. J., Behrensmeier, A. K., Faith, J. T., Lyons, S. K., Williams, J. W., ... Wing, S. (2014). A framework for evaluating the influence of climate, dispersal limitation, and biotic interactions using fossil pollen associations across the late Quaternary. *Ecography*, *37*(11), 1095–1108.
- Blondel, J. (1995). *BIOGEOGRAPHIE, Approche écologique et évolutive*. Masson.
- Broennimann, O., Di Cola, V., & Guisan, A. (2017). ecospat: Spatial Ecology Miscellaneous Methods. R package version 2.2.0.
- Buri, A., Cianfrani, C., Pinto-Figueroa, E., Yashiro, E., Spangenberg, J. E., Adatte, T., ... Pradervand, J. N. (2017). Soil factors improve predictions of plant species distribution in a mountain environment. *Progress in Physical Geography*, *41*(6), 703–722.
- Cavieres, L. A., & Badano, E. I. (2009). Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, *97*(6), 1181–1191.
- Collart, F. (2018). *Modélisation d'une communauté de bryophytes le long d'un gradient altitudinal à fine échelle*. Université de Liège, Liège.
- Cortini Pedrotti, C. (2001). *Flora dei muschi d'Italia*. Rome: Antonio Delfino Editore.
- D'Amen, M., Mod, H. K., Gotelli, N. J., & Guisan, A. (2018). Disentangling biotic interactions, environmental filters, and dispersal limitation as drivers of species co-occurrence. *Ecography*, *41*(8), 1233–1244.
- D'Amen, M., Rahbek, C., Zimmermann, N. E., & Guisan, A. (2017). Spatial predictions at the community level: from current approaches to future frameworks. *Biological Reviews*, *92*(1), 169–187.

- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B., & Wood, S. (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, *391*(6669), 783–786.
- Davis, A. J., Lawton, J. H., Shorrocks, B., & Jenkinson, L. S. (1998). Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of Animal Ecology*, *67*(4), 600–612.
- Dormann, C. F., Bobrowski, M., Dehling, D. M., Harris, D. J., Hartig, F., Lischke, H., ... Kraan, C. (2018). Biotic interactions in species distribution modelling: 10 questions to guide interpretation and avoid false conclusions. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(9), 1004–1016.
- Dray, S., Dufour, A. B., & Chessel, D. (2007). The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R News*, *7*(2), 47–52.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., & Guisan, A. (2013). Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topoclimatic variables. *Journal of Vegetation Science*, *24*(4), 593–606.
- Dubuis, A., Pottier, J., Rion, V., Pellissier, L., Theurillat, J. P., & Guisan, A. (2011). Predicting spatial patterns of plant species richness: A comparison of direct macroecological and species stacking modelling approaches. *Diversity and Distributions*, *17*(6), 1122–1131.
- Equihua, M., & Usher, M. B. (1993). Impact of Carpets of the Invasive Moss *Campylopus Introflexus* on *Calluna Vulgaris* Regeneration. *The Journal of Ecology*, *81*(2), 359.
- Freestone, A. L. (2006). Facilitation drive local abundance and regional distribution of a rare plant in a harsh environment. *Ecology*, *87*(11), 2728–2735.
- Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., & Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology and Evolution*, *25*(6), 325–331.
- Gornall, J. L., Woodin, S. J., Jónsdóttir, I. S., & van der Wal, R. (2011). Balancing positive and negative plant interactions: How mosses structure vascular plant communities. *Oecologia*, *166*(3), 769–782.
- Hirzel, A., & Guisan, A. (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, *157*(2–3), 331–341.
- Hornberg, G., Ohlson, M., & Zackrisson, O. (1997). Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Canadian Journal of Forest Research*, *27*(7), 1015–1023.
- Ingerpuu, N., Liira, J., & Pärtel, M. (2005). Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology*, *180*(1), 69–75.
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2019). *Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses [R package factoextra version 1.0.7]*. Comprehensive R Archive Network (CRAN).

- Kiebacher, T., Scheidegger, C., & Bergamini, A. (2017). Solitary trees increase the diversity of vascular plants and bryophytes in pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 239, 293–303.
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18.
- Maalouf, J.-P., Le Bagousse-Pinguet, Y., Marchand, L., Touzard, B., & Michalet, R. (2012). The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of Botany*, 110(4), 821–828.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199–205.
- Malmer, N., Albinsson, C., Svensson, B. M., & Wallén, B. (2003). Interferences between *Sphagnum* and vascular plants: Effects on plant community structure and peat formation. *Oikos*, 100(3), 469–482.
- Mod, H. K., Heikkinen, R. K., le Roux, P. C., Väre, H., & Luoto, M. (2016). Contrasting effects of biotic interactions on richness and distribution of vascular plants, bryophytes and lichens in an arctic–alpine landscape. *Polar Biology*, 39(4), 649–657.
- Mod, H. K., le Roux, P. C., Guisan, A., & Luoto, M. (2015). Biotic interactions boost spatial models of species richness. *Ecography*, 38(9), 913–921.
- Nylén, T., le Roux, P. C., & Luoto, M. (2013). Biotic interactions drive species occurrence and richness in dynamic beach environments. *Plant Ecology*, 214(12), 1455–1466.
- Oksanen, J. F., Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Szoecs, E. H. W. (2018). *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4-6*.
- Olsen, S. L., & Klanderud, K. (2014). Biotic interactions limit species richness in an alpine plant community, especially under experimental warming. *Oikos*, 123(1), 71–78.
- Pauchard, A., Milbau, A., Albiñ, A., Alexander, J., Burgess, T., Daehler, C., ... Kueffer, C. (2016). Non-native and native organisms moving into high elevation and high latitude ecosystems in an era of climate change: new challenges for ecology and conservation. *Biological Invasions*, 18(2), 345–353.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). Ecological Niches and Geographic Distributions. In *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Ramsey, J. M., & Osorio-olvera, L. (2020). Co-occurrence networks do not support identification of biotic interactions. *Biodiversity Informatics*, 15, 1–10.
- Proctor, M. C. F. (2003). Experiments on the effect of different intensities of desiccation on bryophyte survival, using chlorophyll fluorescence as an index of recovery. *Journal of Bryology*, 25(3), 201–210.

- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Randin, C. F., Dirnböck, T., Dullinger, S., Zimmermann, N. E., Zappa, M., & Guisan, A. (2006). Are niche-based species distribution models transferable in space? *Journal of Biogeography*, *33*(10), 1689–1703.
- Sanders, N. J., & Rahbek, C. (2012). The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, *35*(1), 1–3.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J. C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P. E., Klotz, S., ... Settele, J. (2010). Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, *85*(4), 777–795.
- Shevtsova, A., Haukioja, E., & Ojala, A. (1997). Growth Response of Subarctic Dwarf Shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to Manipulated Environmental Conditions and Species Removal. *Oikos*, *78*(3), 440.
- Singer, A., Travis, J. M. J., & Johst, K. (2013). Interspecific interactions affect species and community responses to climate shifts. *Oikos*, *122*(3), 358–366.
- Smith, A. J. E. (1978). *The moss flora of Britain and Ireland* (1st ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, A. J. E. (1999). *The liverworts of Britain and Ireland*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Smith, A. J. E. (2004). *The moss flora of Britain and Ireland* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Sohlberg, E. H., & Bliss, L. C. (1987). Response of *Ranunculus sabinei* and *Papaver radicatum* to removal of the moss layer in a high-arctic meadow. *Canadian Journal of Botany*, *65*(6), 1224–1228.
- Spasojevic, M. J., Harrison, S., Day, H. W., & Southard, R. J. (2014). Above- and belowground biotic interactions facilitate relocation of plants into cooler environments. *Ecology Letters*, *17*(6), 700–709.
- Staniczenko, P. P. A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K. B., & Pearson, R. G. (2017). Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecology Letters*, *20*(6), 693–707.
- Startsev, N. A., Lieffers, V. J., & McNabb, D. H. (2007). Effects of feathermoss removal, thinning and fertilization on lodgepole pine growth, soil microclimate and stand nitrogen dynamics. *Forest Ecology and Management*, *240*(1–3), 79–86.
- Startsev, N., Lieffers, V. J., & Landhäuser, S. M. (2008). Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. *Journal of Vegetation Science*, *19*(2), 253–260. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18367>
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science*, *299*(5604), 241–244.

- Van Der Wal, R., Pearce, I. S. K., & Brooker, R. W. (2005). Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia*, *142*(2), 159–168.
- Vanderpoorten, A., & Goffinet, B. (2009). *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press.
- Visser, U., Wiegand, K., Grimm, V., & Johst, K. (2009). Conservation Biocontrol in Fragmented Landscapes: Persistence and Parasitism in a Host-Parasitoid Model. *The Open Ecology Journal*, *2*, 52–61.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., ... Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, *88*(1), 15–30.
- Zechmeister, H. G., Schmitzberger, I., Steurer, B., Peterseil, J., & Wrbka, T. (2003). The influence of land-use practices and economics on plant species richness in meadows. *Biological Conservation*, *114*(2), 165–177. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00020-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00020-X)