



**HAL**  
open science

# Interactions entre plantes dans un contexte de communauté : une approche expérimentale en Espagne et en Bolivie

Alain Danet

► **To cite this version:**

Alain Danet. Interactions entre plantes dans un contexte de communauté : une approche expérimentale en Espagne et en Bolivie. Biologie végétale. Université Montpellier, 2017. Français. NNT : 2017MONTT160 . tel-01735764

**HAL Id: tel-01735764**

**<https://theses.hal.science/tel-01735764>**

Submitted on 16 Mar 2018

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

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

# THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Écologie Biodiversité

École doctorale GAÏA

Unités de recherche AMAP et ISEM

## Interactions entre plantes dans un contexte de communauté: une approche expérimentale en Espagne et en Bolivie

Présentée par Alain Danet

Le 17 novembre 2017

Sous la direction de Fabien ANTHELME et Sonia KÉFI

Devant le jury composé de

M. Fabien ANTHELME, CR, IRD

M. Jean-François ARNOLDI, Chercheur associé, CNRS

M. Sylvain COQ, MC, U. de Montpellier

M. Olivier DANGLES, DR, IRD

Mme. Àngeles GARCÍA MAYOR, Chercheuse associée, CNRS

Mme. Sonia KÉFI, CR, CNRS

M. François MUNOZ, PU, U. Grenoble Alpes

Mme. Yolanda PUEYO ESTAÚN, Tenured Scientist, CSIC

Mme. Alexia STOKES, DR, INRA

(Directeur de thèse)

(Examinateur)

(Examinateur invité)

(Rapporteur)

(Examinatrice invitée)

(Co-encadrante de thèse)

(Président du jury)

(Rapporteuse)

(Examinatrice)



UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER



## *AVANT-PROPOS*

Tout a commencé en juin 2013 lorsque je contactais Sonia pour lui faire part de mon envie de modéliser la réponse des écosystèmes terrestres à des perturbations. Un stage de master 2 et trois années plus tard, nous y voilà. Merci beaucoup Sonia de m'avoir accepté comme étudiant et de m'avoir guidé tout au long de cette aventure.

Je remercie le laboratoire AMAP et son directeur de l'époque, Pierre Couteron, d'avoir accepté mon détachement à l'ISEM. Je remercie par ailleurs Valérie Roinel qui a beaucoup facilité mes démarches administratives au cours de ma thèse. Je remercie parallèlement l'ISEM et sa directrice Agnès Mignot pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire. L'aide du personnel administratif de l'ISEM aura été précieuse et indispensable, en particulier celle de Fadela Tamoune, que je remercie très chaleureusement pour son aide et sa patience.

Cette thèse a également vu la création de l'équipe BioDICée (Biodiversité, Dynamique, Interactions et Conservation) au sein de l'ISEM. Je tiens à en remercier ses créateurs, Sonia et Vincent, pour l'âme qu'ils ont réussi à lui insuffler. Leur disponibilité, la relation bienveillante qu'ils tissent avec les étudiants resteront une source d'inspiration.

Mon contrat doctoral de trois ans a été financé par une bourse du ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche. Mon travail de terrain, cumulant 25 semaines de mission, n'aurait pas été possible sans les financements attribués à Sonia Kéfi et Fabien Anthelme. L'expérimentation en Espagne (17 semaines de mission) a été financée grâce au projet CASCADE (*Catastrophic shifts in Drylands*), qui fait parti de l'*European Union Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013)*. Ma mission en Bolivie (6 semaines) ainsi que l'expérimentation ont quant à eux été financées par le projet international Bio-THAW (*Biodiversity and people facing climate change in Tropical High Andean Wetlands*). Je remercie Sonia et Fabien qui ont accepté de mettre à disposition leur financements, me permettant de mener à bien ces travaux de thèse.

Je tiens à remercier très chaleureusement les personnes qui ont permis que mes séjours à l'étranger se déroulent le mieux possible. En Bolivie, je remercie le personnel de l'*Universidad Mayor de San Andrés* pour leur accueil à La Paz, et tout particulièrement

l'accueil du personnel de l'*Herbario National de Bolivia* et de sa directrice, Rosa Isela Meneses. En Espagne, je remercie Susana Bautista Aguilar pour son accueil au sein de l'*Universidad de Alicante*, son aide précieuse dans toutes les étapes de l'expérimentation. Je remercie ici également chaleureusement le personnel de l'*Universidad de Alicante*, en particulier le personnel technique pour m'avoir toujours mis à disposition le matériel dont j'avais besoin ainsi que le laboratoire.

## *REMERCIEMENTS*

Malgré ce que l'on pourrait penser au prime abord, le doctorat est loin d'être une aventure personnelle. Un nombre important de personnes m'ont permis de mener à bien ces travaux de thèse.

Mes premiers remerciements vont à Fabien et Sonia, qui ont été de formidables encadrants. Constants encouragements, grande patience, bienveillance, disponibilité à tout moment... J'ai bénéficié d'un encadrement fantastique. Au delà de leur qualités scientifiques évidentes, Fabien et Sonia possèdent chacun une qualité humaine rare, et je les remercie vivement pour m'en avoir fait bénéficier.

En particulier, je remercie vivement Sonia pour m'avoir laissé voguer vers des thématiques de recherche qui lui était moins familière. Je remercie également Fabien pour m'avoir proposé de collaborer dans les tourbières tropicales alpines et merci de m'avoir invité à présenter mes travaux lors la conférence annuelle de la société étasunienne d'écologie.

En Bolivie, je remercie vivement Carolina Garcia, Ariel Lliully, Arthur Sanguet, et Pierre Vincent pour leur précieuse aide sur le terrain. En particulier, merci Arthur pour la super colocation et je te souhaite une belle aventure doctorale à Genève. Merci également à Julio César Salinas et Abdul Castillo, nos anges gardiens et compagnons de terrain qui nous font traverser les rivières, les vallées, les salars et les bloqueos en toute sérénité.

Pour la mise en place de l'expérimentation en Espagne et son suivi, j'ai bénéficié de l'aide de nombreuses personnes. Merci à Élise qui est venue passer un mois à Alicante pour m'aider à mettre en place les terrasses et démarrer le pilote de l'expérimentation. Je remercie également Fran, Luna, Diana et Luciana pour leur aide dans la mise en place de l'expérimentation. Merci Luciana pour la colocation durant cette période et d'avoir amené Pulga pour égayer nos journées sur le terrain. Pour la mise en place de l'expérimentation grandeur nature, un grand merci à Marine et Claire d'avoir creusé et grillagé 40 mètres de tranchés, ainsi que d'avoir manier la pioche pendant deux semaines, de l'avoir fait dans la bonne humeur... Alors que je vous avais promis que vous alliez planter! Et un grand merci à Claire, pas rancunière, qui est revenue en mars pour aider à la récolte des feuilles. Un

grand merci à Cholo, Luciana, Diana et Luna pour leur aide lors de la plantation malgré les difficultés que l'on connaît en Espagne. Un grand merci également aux étudiants du master de conservation de la biodiversité qui m'ont aidé à planter sur une journée de quartier libre. J'ai une grande reconnaissance pour Diana, toujours bienveillante, de bonne humeur. Je la remercie de m'avoir proposé une colocation, de m'avoir laissé son appartement et de m'avoir fait découvrir de nombreux bars d'Alicante. L'aventure en Espagne n'aurait pas la même sans Simon, qui m'a fourni une aide immense durant les missions d'Octobre, de Janvier et de Mars. Un grand merci Simon, j'ai énormément appris à ses côtés, sur la gestion du temps de terrain, les choses à toujours vérifier, la gestion des données et ta rigueur au laboratoire. Au delà de ses super qualités humaines, c'était un formidable atout d'avoir quelqu'un d'aussi compétent à ses côtés. Merci à Mylène, notre stagiaire de licence, qui m'a accompagné lors de la mission de juin. Un grand merci pour ta patience et félicitations pour ton endurance (pas facile de transporter des bidons d'eau de 25 kg quand la température dépasse facilement les 30°C...). Un grand merci à Sonia et Alex qui m'ont accompagné pour la dernière mission en novembre. Malheureusement, vous n'avez pas vu beaucoup de plantes vivantes. Finalement, je remercie nos deux stagiaires de l'Université d'Alicante, Arturo et Andrès, qui ont maintenu l'expérimentation avec succès et qui ont pu la compléter avec leurs propres projets de recherche. Je remercie également Susana pour son accueil et de m'avoir toujours considéré comme un membre de son équipe.

Cette thèse ne se serait pas aussi bien passée sans les membres de l'équipe BioDiCée. Un grand merci pour l'organisation des journées d'équipe, de la retraite à Aussois, de l'organisation des repas d'équipe, les cafés, les goûters et de toutes ces choses qui font que l'on se sent vraiment bien dans une équipe. Merci beaucoup Sonia d'avoir créé cet environnement d'une rare qualité. Je remercie très fort les membres du bureau : Alex, Laura, Pierre. Pierre, le vieux loup, le sage, le premier thésard labellisé BioDiCée. Merci beaucoup Pierre ne nous avoir montré la voie (enfin surtout la voie des bars;)). Je te souhaite une belle aventure en Arizona. Je remercie tout spécialement Alex pour les super randonnées, ses efforts pour partager tes connaissances et pour avoir accepté de relire ma thèse. Je te remercie Laura pour le partage de ta vision de philosophe sur les outils que nous manipulons, merci également d'être l'ouvre-tête, celle qui élargit notre imaginaire (libertaire;)). Un grand merci également à Claire, le baromètre de l'équipe. On vient

toujours voir Claire pour faire le plein d'ondes positives et bonne humeur autour d'un bon café. Merci également aux membres de l'équipe que je n'avais pas cité : Angeles, Miguel, Vasilis, Vincent et Virginia ainsi que Vincent (2) et Julie.

Je tiens également à remercier Kévin Cazelles, pour avoir mis à disposition le Canevas de thèse associant élégamment markdown et L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X, qui fut un support très agréable pour écrire cette thèse. Je te remercie vivement pour ta relecture bienveillante de la thèse ainsi que tes constants encouragements.

Je remercie également Pierre Couteron, Stephan Hattenschwiler, Nicolas Gross, Florian Schneider et Cyrille Violle pour m'avoir beaucoup conseillé aux cours de mes deux différents comités de thèse.

Je dois également remercier plusieurs personnes du CEFÉ qui m'ont apporté leur aide. D'abord, je remercie Étienne Baron, Grégoire Freschet et Cyrille Violle pour m'avoir enseigné une partie des secrets que renferment les traits fonctionnels. Je remercie également Florent Mouillot, avec qui mon aventure à Montpellier a commencé, qui a toujours pris le temps d'échanger avec moi, de me conseiller et de m'encourager.

Je remercie également la coloc 118, devenue celle du 1706 qui a grandement participé à mon épanouissement durant cette thèse. Merci Antoine pour ta fraîcheur, ton amitié, ton humour (super pourri); retrouver son pote de Lycée à Montpellier, c'était vraiment fat. Thomas, ton flegme, ta gentillesse et ton pince sans rire nous ont rapidement manqué, bonne fin de thèse à toi! Yoann, compagnon depuis le début : en master, thèse, compagnon de couloir, de triathlon, etc... On se suit depuis un sacré bout de temps. Merci pour ton énergie communicative, ta joie de vivre et bon courage pour la fin, on y est presque! Un savant mélange entre Thor et un nain des montagnes noires, Yoann finira par forger son marteau. Ceux qui parle de la prétendue force basque n'ont jamais connu la force savoyarde! Iago, hum... , c'est le Iago. Iago chante, danse, code, maîtrise les claviers dworak et bépo, formalise, apprend, fait des acrobaties, parle le bishlama et s'exprime en langue des signes (il ne fait pas tout ça en même temps, mais ne le tentez pas...). En plus de ça, le Iago-Lito est d'une grande gentillesse et un très bon pédagogue, merci de m'avoir initié à VIM, zsh et toutes ces choses qui ont changé ma façon d'utiliser un ordinateur. Valentin,



notre ingénieur de bassin, mais pas que... Roi de la tortilla, du dal et des plats qui peuvent remplir un fait-tout de 10L. Valentin, c'est notre manuel en chef. Aménagement de jardin, fabrication de piscine biologique, de meubles, Valou maîtrise. Il complète ses arts manuels avec la batterie et la guitare. Marianne, c'est le Ukulélé, le rugby, les arts décoratifs, la cuisine méditerranéenne (niçoise pardon!). Bonne humeur communicative, extravertie, Marianne rayonne sur la coloc, assurant un ensoleillement de la coloc sur les 12 mois de l'année. Marjo, c'est le piano, la lecture, elle a les yeux qui pétillent quand elle entend le mot cheval. Marjolaine, bonne fin de thèse! Vous l'aurez compris, cette coloc est super badass et elle méritait bien cet hommage. Longue vie au 1706!

Merci Jojo la patate pour les super randos, merci de m'avoir fait découvrir le les Pyrénées! Bon courage pour la fin de thèse! Merci Thibault pour m'avoir embarqué brièvement dans l'aventure ControverSciences, c'était trop cool!

Un grand merci également à toute la famille, qui m'a épaulé durant cette thèse. Je remercie spécifiquement Marie-Annick, Raymond et Nicolas pour nous avoir ouvert les portes de leur maison pendant l'été afin que nous puissions accomplir la retraite monacale nécessaire à l'écriture de cette thèse. Un grand merci également à Marieke pour les week-ends à Nîmes, ton support sans faille et tes super vins. Bon vent pour ta nouvelle aventure et longue vie à rendez-vous vin! Un grand merci également à Papa et Maman, Zack et Gio, je n'ai pas été beaucoup été présent ces derniers temps mais on va se rattraper!

Grosse dédicace également aux poteaux du centre Bretagne, de Plémet à Saint-Caradec, de Saint-Maudan à La Motte, en passant par Loudia bien évidemment! On se revoit très vite!

Enfin mes remerciements se terminent avec Marine, qui m'a accompagné dans cette aventure plus que de raison. En Bolivie, tu m'as accompagné sur le terrain au salar d'Uyuni jusqu'aux tourbières tropicales situées à 4500 m d'altitude. Tu m'as épaulé des jours et des soirées pour venir à bout de la mesure de la morphologie des feuilles. En Espagne, tu as creusé, pioché et planté. Merci encore pour toute aide. Merci aussi d'avoir mis au jour beaucoup des tournures douteuses et mon français approximatif dans ce document. Merci également pour tout ce que tu as pris en charge quand mon travail m'a rendu moins

disponible. Je te remercie Marine d'avoir tout rendu plus facile. Ta persévérance a été d'une grande inspiration. Merci pour tout Marine, je te souhaite de t'épanouir dans cette nouvelle étape de ta vie, tout en espérant y avoir une place le plus longtemps possible.



## *RÉSUMÉ*

Les interactions entre organismes ont des conséquences majeures sur la composition des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. En écologie l'étude des interactions négatives, telles que la prédation et la compétition, a largement dominé la littérature. Des travaux récents ont souligné l'importance des interactions positives dans la nature, telles que la facilitation, mais ces interactions restent malgré tout peu intégrées dans les théories contemporaines en écologie. Cette thèse s'inscrit dans cette démarche et aborde deux questions centrales : (i) Comment la facilitation indirecte (via la protection contre le pâturage) affecte-t-elle la structure fonctionnelle (caractéristiques des distributions de traits) des communautés de plantes ? (ii) L'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire identifiées à l'échelle d'une paire d'espèces restent-elles valides en présence d'une communauté entière d'espèces bénéficiaires potentielles ? Deux expérimentations *in situ* dans des environnements contrastés ont été mises en place : l'exclusion du pâturage dans des tourbières tropicales alpines et une transplantation de communautés de plantules sous des plantes adultes en milieu méditerranéen semi-aride. Nous avons montré que la facilitation indirecte affectait les caractéristiques du filtre environnemental, la dominance des espèces et la différenciation de niche au sein de la communauté. Nos travaux suggèrent également que la composition des communautés de plantules modifie les interactions adultes-plantules, remettant ainsi en cause la possibilité d'extrapolation des résultats entre paires d'individus à l'échelle de la communauté.

Mots-clés : interactions plantes-plantes, facilitation, interaction indirecte, traits fonctionnels, stress, pâturage, écologie des communautés, expérimentation *in situ*



## PLANT-PLANT INTERACTIONS IN A COMMUNITY BACKGROUND: AN EXPERIMENTAL APPROACH IN SPAIN AND IN BOLIVIA

### *ABSTRACT*

Interactions between organisms are key drivers of community composition and ecosystem functioning. Ecology has a long history of studies on negative interactions, such as predation and competition. Recent studies have highlighted the importance of positive interactions, such as facilitation in nature. The integration of these interactions into modern ecological theory has nonetheless lagged behind. This thesis aims at contributing to this research effort and addresses two core questions : (i) How does indirect facilitation (through protection against grazing) affect the functional structure (characteristics of trait distributions) of plant communities? (ii) Does the net effect of the interactions between a species pair (benefactor-beneficiary) remain valid in the presence of several beneficiary species at community level? We set up two in situ experiments in contrasted environments : a grazing exclusion experiment in tropical alpine peatlands and a transplantation experiment of sapling communities beneath adult plants in a mediterranean environment. Our results showed that indirect facilitation affects the characteristics of the environmental filter, species dominance and niche differentiation in the community. Our results also suggested that the composition of sapling communities modifies adult-sapling interactions, thereby questioning the possibility of extrapolating results from pairs of individuals to the community scale.

Keywords : Plant-plant interactions, facilitation, indirect interaction, functional traits, stress, grazing, community ecology, in situ experiment



## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS . . . . .	iii
REMERCIEMENTS . . . . .	v
RÉSUMÉ . . . . .	xi
ABSTRACT . . . . .	xiii
TABLE DES MATIÈRES . . . . .	xv
LISTE DES TABLEAUX . . . . .	xix
LISTE DES FIGURES . . . . .	xxi
LISTE DES ABRÉVIATIONS . . . . .	xxiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE . . . . .	1
Contexte . . . . .	1
Les interactions biotiques . . . . .	2
Qu'est ce qu'une interaction? . . . . .	2
Conséquences des interactions biotiques . . . . .	12
Modulation des interactions facilitatrice-bénéficiaire . . . . .	14
Les interactions positives à l'échelle des communautés . . . . .	16
Paires versus échelle de la communauté . . . . .	16
Échelle de la communauté . . . . .	17
Traits fonctionnels . . . . .	17
Intégration de la facilitation dans le cadre conceptuel de l'écologie des communautés . . . . .	18
Problématique . . . . .	22
Méthodes . . . . .	24
Expérimentation . . . . .	24
Analyses . . . . .	29
ARTICLE 1	
EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR LES COMMUNAUTÉS	37
Abstract . . . . .	38
Introduction . . . . .	39
Material & Methods . . . . .	41



Study area and target ecosystem . . . . .	41
Sampling design . . . . .	43
Data collection . . . . .	45
Data analysis . . . . .	47
Results . . . . .	48
Species richness and composition . . . . .	49
Nurse traits . . . . .	51
Community traits . . . . .	51
Discussion . . . . .	54
Evidence for indirect facilitation at the community level . . . . .	55
Integration of our results in the current framework on indirect facilitation . . . . .	57
Conclusion . . . . .	58
<b>ARTICLE 2</b>	
<b>EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR L'ORIGINALITÉ FONCTIONNELLE, LA DOMINANCE ET LA DIFFÉRENCIATION DE NICHE ENTRE LES ESPÈCES . . . . .</b>	
Abstract . . . . .	60
Introduction . . . . .	62
Methods . . . . .	64
Study site . . . . .	64
Experimental design . . . . .	65
Data collection . . . . .	65
Data analysis . . . . .	67
Results . . . . .	73
H1: Phenotypic space . . . . .	73
H2: The abundance trait distribution . . . . .	74
H3: Species niche differentiation . . . . .	74
Discussion . . . . .	79
Conclusion . . . . .	81
<b>ARTICLE 3</b>	
<b>EFFETS DES INTERACTIONS ENTRE BÉNÉFICIAIRES SUR L'EFFET NET DES INTERACTIONS FACILITATRICE-BÉNÉFICIAIRE . . . . .</b>	
Abstract . . . . .	84

Introduction . . . . .	85
Material & Methods . . . . .	86
Study area . . . . .	86
Experimental design . . . . .	87
Data analysis . . . . .	89
Results . . . . .	91
Discussion . . . . .	96
CONCLUSION GÉNÉRALE . . . . .	99
Retour sur les résultats obtenus . . . . .	99
Limites des travaux menés . . . . .	101
Perspectives . . . . .	102
Utilisation des approches fonctionnelles . . . . .	105
Certaines limites . . . . .	105
Utilité en conservation en question . . . . .	106
ANNEXE I	
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DU PREMIER CHAPITRE . . . . .	109
ANNEXE II	
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DU SECOND CHAPITRE . . . . .	119
Experimental design . . . . .	119
Variable contribution to the hypervolume . . . . .	120
Partition of variance . . . . .	120
Kurtosis distance to lower boundary . . . . .	120
Statistical tests . . . . .	123
Analysis by plots . . . . .	126
ANNEXE III	
MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DU TROISIÈME CHAPITRE . . . . .	129
RÉFÉRENCES . . . . .	131
Activités réalisées pendant la thèse . . . . .	153



## *LISTE DES TABLEAUX*

1	Ch. 3: ANOVA summary . . . . .	93
2	Ch. 1 : power analysis . . . . .	110
3	Ch. 1 : Summary of GLMs for the beneficiary communities. . . . .	111
4	Ch. 1 : GLMs summary for the nurse species . . . . .	112
5	Ch. 1 : Result of the t-test contrasts for the cover of the associated communities . . . . .	113
6	Ch. 1 : ANOVA summary for the beneficiary communities . . . . .	114
7	Ch. 1 : Result of the t-test contrasts for the nurse traits . . . . .	115
8	Ch. 1 : Result of the t-test contrasts for richness of the associated communities	116
9	Ch. 1 : Result of the t-test contrasts for the CWM of the associated communities . . . . .	117
10	Ch. 1 : Result of the Wilcox-test contrasts for the CWV of the associated communities . . . . .	118
11	Ch. 2 : Importance of the the variables in the building of the hypervolume	120
12	Ch. 2 : Contribution of the different scales to the variance of traits . . . .	120
13	Contrasts comparison for the volume of the hypervolume. . . . .	123
14	Contrasts comparison for the skewness and kurtosis of the trait distributions.	124
15	$T_{\frac{IP}{IC}}$ values by treatment. . . . .	125
16	Contrasts comparison for the $T_{\frac{IP}{IC}}$ . . . . .	126
17	Ch. 3: Summary of the Cox proportional hazards . . . . .	129
18	Proportion of survival summary according to the duration of the experiment and the variable manipulated. . . . .	131



## *LISTE DES FIGURES*

1	Une classification dichotomique des interactions entre organismes. . . . .	3
2	Différents types d'interaction indirecte . . . . .	7
3	Quantification des interactions entre plantes . . . . .	9
4	Intégration de la facilitation dans les règles d'assemblage . . . . .	20
5	Vue générale de la thèse . . . . .	23
6	Expérimentation en Bolivie . . . . .	25
7	Site expérimental . . . . .	28
8	Communauté de <i>Pistacia lentiscus</i> . . . . .	30
9	Ch. 1: Study site and protocol . . . . .	44
10	Ch. 1: PCA biplot . . . . .	50
11	Ch. 1: Cover of the associated communities . . . . .	52
12	Ch. 1: Mean trait of nurse cushion species . . . . .	52
13	Ch. 1: CWM and CWV for the beneficiary communities . . . . .	53
14	Ch 2. Wetland of the Palcoco valley . . . . .	65
15	Ch 2.: hypervolume of of the associated communities . . . . .	76
16	Ch 2.: Kurtosis and skewness of the trait distributions of the associated communities . . . . .	77
17	Ch. 2: SES of the T-statistic . . . . .	78
18	Ch. 3: Experimental design . . . . .	88
19	Ch. 3: Proportion of survival of the saplings . . . . .	92
20	Ch. 3: Net effect of the benefactor-beneficiary interactions . . . . .	94
21	Ch. 3: Comparison of the net effect of the benefactor-beneficiary interactions between monospecific and multispecific communities . . . . .	95
22	Ch. 2 : Study site description . . . . .	119
23	Ch. 2 : SKR relationship . . . . .	121
24	Ch. 2 : SKR relationship 2 . . . . .	122
25	Ch. 2: hypervolume computed by plots . . . . .	127
26	Ch. 2: moment sampling by plot . . . . .	127
27	Ch. 3: Relationship between the total biomass of the saplings and their basal diameter . . . . .	132
28	Ch. 3: Number of holes which still had at least one sapling alive as a function of the number of months after the beginning of the experiment. . . . .	133
29	Ch. 3: Time series of the basal diameter RGR . . . . .	133



## ***LISTE DES ABRÉVIATIONS***

**LDMC; TMSF** : *Leaf Dry Matter Content*; Teneur en Matière Sèche des Feuilles.

**SLA; SSF** : *Specific Leaf Area*; Surface Spécifique des Feuilles

**TTA** : Tourbière Tropicale Alpine





## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### Contexte

Les interactions entre organismes sont largement reconnues comme des éléments essentiels à notre compréhension de la diversité observée à travers le monde. L'écologie s'est beaucoup centrée sur les interactions négatives comme la prédation et la compétition. Nous tâcherons cependant de montrer au cours de l'introduction que les interactions positives sont largement répandues et que leurs conséquences sont de première importance. L'étendue des conséquences des interactions positives reste relativement peu connue, en particulier vis-à-vis des théories contemporaines en écologie.

Cette introduction montre dans un premier temps comment les interactions positives se placent par rapport aux interactions négatives et dans un second temps comment elles peuvent se placer par rapport aux théories contemporaines en écologie des communautés. Nous commencerons par présenter différents types d'interactions de façon dichotomique (figure 1), ainsi que leurs conséquences sur les communautés et leur intégration dans les théories courantes en écologie. Nous prendrons alors le parti de largement biaiser cette présentation en faveur des interactions positives qui constituent l'objet principal de mes travaux de thèse.

Au sein de ce vaste champ de recherche, les travaux présentés ici se focalisent sur deux questions. Dans un premier temps, Nous étudierons les effets de la protection contre le pâturage (interaction positive indirecte) prodiguée par une plante facilitatrice sur les communautés de plantes qui en bénéficient (bénéficiaires). Nous étudierons ensuite l'effet des interactions entre bénéficiaires sur les interactions facilitatrice-bénéficiaire. Pour répondre à ces deux problématiques, nous avons mis en place deux expérimentations dans deux environnements extrêmes contrastés, à savoir les tourbières tropicales alpines de Bolivie et les steppes semi-arides du Sud de l'Espagne.

---

## Les interactions biotiques

### Qu'est ce qu'une interaction ?

#### Définitions :

**Interaction** *Langage commun* : action réciproque de deux ou plusieurs entités, de deux ou plusieurs phénomènes (CNRTL). *Sens en écologie* : effet d'une entité biotique sur une autre. Les entités biotiques en écologie peuvent être des individus, populations (ou espèce), communautés d'espèces ou des groupes fonctionnels.

**Interaction trophique** *Langage commun* : relatif à la nutrition (CNRTL). *Sens en écologie* : lien de consommation entre deux entités. Elle implique donc un flux de matière entre les deux entités. Les interactions non trophiques représentent toutes les autres (compétition et facilitation par exemple).

**Interaction directe** *Langage commun* : qui se fait sans intermédiaire, immédiate (CNRTL). *Sens en écologie* : interaction entre deux entités, sans intermédiaire. Par opposition, une interaction indirecte implique plus de deux entités. Par exemple, une interaction indirecte entre deux entités a lieu par l'intermédiaire d'une troisième.

**Compétition** *Langage commun* : Interaction concurrente entre deux ou plusieurs corps ou organismes vivants pour l'accaparement des ressources d'un milieu donné (CNRTL). *En écologie* : effet négatif d'une entité sur une autre.

**Facilitation** *Langage commun* : Rendre facile ou plus facile (CNRTL). *Sens en écologie* : effet positif d'une entité sur une autre.

**Effet net** *Langage commun* : Dont on a déduit tous les frais, tous les impôts et charges (CNRTL). *Sens en écologie* : bilan des interactions réciproques entre deux entités (e.g. négatif, positif ou neutre).

**Facilitatrice** *Langage commun* : Qui est chargée de faciliter le déroulement d'une action, d'un processus (Larousse). *En écologie* : entité produisant un effet positif important, mais pas forcément toujours un effet net positif.

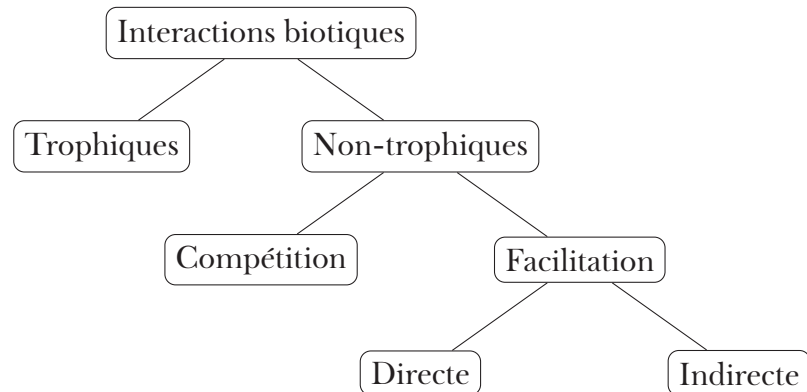


Figure 1: Une classification dichotomique des interactions entre organismes.

**Bénéficiaire** *Langage commun* : Qui obtient des avantages de différentes natures (CNRTL). *En écologie* : entité recevant un effet positif important, mais pas forcément toujours un effet net positif.

En biologie, une interaction biotique est une relation entre deux entités biotique. Cette relation a pour conséquence un effet d'une des deux entités sur l'autre. Cet effet peut-être positif (+), négatif (-) ou neutre (0). Les entités impliquées dans l'interaction peuvent être des individus de la même espèce (interaction intraspécifique) ou d'espèces différentes (interaction interspécifique). On peut également définir des interactions pour des niveaux d'organisation autre que celui de l'espèce, par exemple entre niveaux trophiques ou groupes fonctionnels (Stouffer et Bascompte, 2011; Kéfi *et al.*, 2016b). Dans ces travaux de thèse, nous présenterons des exemples dans lesquels nous nous intéresserons à des interactions entre une plante facilitatrice et une communauté de bénéficiaires.

### Interactions trophiques et non trophiques

Les interactions entre organismes sont divisées entre les interactions trophiques (flux de matières) et non-trophiques (toutes les autres). Les interactions trophiques ont longtemps été les seules interactions entre organismes étudiées en écologie (Bertness et Callaway, 1994). Les réseaux trophiques, qui décrivent les chaînes d'interaction trophiques (qui consomme qui) au sein d'une communauté ont été (de Ruiters *et al.*, 1995; Williams et

---

Martinez, 2000; Pimm, 2002) et sont toujours un sujet de recherche très fécond (Dunne *et al.*, 2002; Berlow *et al.*, 2009; McCann, 2011). L'étude des réseaux trophiques bénéficie du fait que de nombreux réseaux ont été complètement décrits. Elle présente également l'avantage d'être accompagnée d'une puissante théorie mécaniste basée sur la théorie métabolique. Cette dernière permet de déduire un grand nombre de caractéristiques des espèces (Loeuille et Loreau, 2005; Berlow *et al.*, 2009), ainsi que la force du lien trophique entre deux espèces uniquement à partir de leur taille (généralement approximée par leur masse).

Depuis les années 2000, des études tendent à montrer que l'importance du rôle des interactions non-trophiques a été sous-estimée dans l'étude des réseaux écologiques. À titre d'exemple, les interactions plantes-pollinisateurs, les interactions positives entre plantes, la protection contre des prédateurs, la compétition entre les organismes sont des sujets encore peu étudiés en écologie (pour revue, Berlow *et al.*, 2004; Melián *et al.*, 2009; Ings *et al.*, 2009; Olff *et al.*, 2009; Kéfi *et al.*, 2012). Dans la suite de ce document, nous nous focaliserons sur les interactions non-trophiques.

### **Compétition et facilitation**

Au sein des interactions non-trophiques, on distingue les interactions négatives (e.g. compétition) et les interactions positives (e.g. facilitation). Les interactions de compétition ont lieu soit par l'exploitation des ressources (e.g. eau, espace, nutriments, ...), soit par interférence (e.g. agression physique). Dans le premier cas, une entité (e.g. un individu, une espèce) exploitant une ressource diminue la quantité disponible de cette ressource pour d'autres entités. Dans le second cas, une entité bloque directement l'accès aux ressources à d'autres entités. La facilitation peut avoir lieu à travers des ressources (e.g. rétention de nutriments et d'eau) ou non (e.g. diminution de la température, du vent, refuge contre les prédateurs).

Les interactions positives ont longtemps été sous-étudiées, la compétition étant pensée comme étant le déterminant principal de la composition des communautés (Vellend, 2010; Levine *et al.*, 2017). Cependant, de nombreux travaux ont montré que les interactions

positives jouent un rôle important sur la manière dont se structurent les communautés et sur certaines propriétés des écosystèmes. La facilitation peut augmenter localement la richesse spécifique (Kikvidze *et al.*, 2015) et la diversité phylogénétique (Valiente-Banuet et Verdú, 2013) des communautés de plantes alpines. Elle peut également augmenter localement la productivité, la biomasse et l'efficacité de conversion lumineuse des communautés de plantes (Pugnaire, 2010). Cardinale *et al.* (2002) ont montré que la facilitation peut améliorer le fonctionnement des écosystèmes, à travers l'augmentation de la quantité de ressource consommée. Dans les milieux arides, des travaux suggèrent que la facilitation a un rôle déterminant dans le caractère abrupte et irréversible des désertifications (Rietkerk *et al.*, 2004; Kéfi *et al.*, 2007b).

### Interactions directes et indirectes

On peut également distinguer les interactions biotiques directes et indirectes<sup>1</sup> (Wootton, 1994). Les interactions directes sont définies entre deux entités, tandis que les interactions indirectes impliquent au moins 3 entités. Elles comprennent toutes les interactions physiques entre deux entités, soit en général des relations de consommation, d'interférence ou de bénéfice. Nous pouvons citer par exemple la prédation et la compétition par interférence pour les interactions directes négatives, et la facilitation pour les interactions positives directes. Dans les milieux extrêmes, notamment arides et alpins, où l'établissement de nouveaux individus est très difficile, les plantes adultes facilitent des plantules<sup>2</sup> en améliorant l'environnement local sous leur canopée relativement aux milieux adjacents (Callaway, 2007a). Nous présenterons un exemple de ce type d'interaction au chapitre 3.

Les interactions indirectes résultent soit d'une chaîne d'interactions directes entre plusieurs paires d'entités (figure 2 a : intransitivité, 2 b : compétiteur partagé, 2 d : compétition indirecte) ou de la modification par une entité d'une interaction entre deux autres entités

---

1. ici, nous ne représentons pas les ressources comme un objet explicite avec lequel d'autres objets peuvent interagir. Dans ce cas, nous ne considérons pas la compétition par exploitation comme une interaction indirecte, contrairement à (Wootton, 1994).

2. stade juvénile d'une plante, commençant après la germination de la graine.

---

(figure 2 c : protection contre le pâturage). Les interactions indirectes apparaissent donc uniquement dans les assemblages multiples (i.e., comprenant plus de deux entités). Les interactions indirectes issues d'une chaîne d'interactions directes sont générées lorsque, par exemple, une espèce modifie l'abondance d'une seconde espèce (figure 2 a, b, d). Étant donné que la seconde espèce interagit avec la troisième, la modification d'abondance de la seconde affecte la troisième espèce. Ce type d'interaction indirecte provient d'une suite de changements d'abondance d'espèces.

Le second type d'interaction indirecte est issu de la modification d'une interaction entre deux entités (e.g. populations) par une troisième. La modification d'une interaction entre deux entités par une entité tierce a lieu par exemple quand une espèce facilitatrice diminue la capacité pour un herbivore d'accéder à une espèce bénéficiaire (figure 2 c). La plante facilitatrice (A) modifie alors l'interaction de consommation de l'herbivore (B) sur une plante (ou une communauté, C). Il en résulte une interaction indirecte positive de la plante facilitatrice (A) vers la plante bénéficiaire (C). Nous explorerons les conséquences de la facilitation indirecte issue du pâturage dans les chapitres 1 et 2 (figure 5 a). Contrairement au premier type d'interaction indirecte, la modification de l'interaction n'implique donc pas une suite d'effets directs sur l'abondance des espèces. Une différence importante entre les interactions positives directes et indirectes est que ces dernières proviennent généralement de la diminution d'un effet négatif (figure 2a, b, c).

Les interactions indirectes peuvent, au même titre que les interactions directes, être positives ou négatives. Dans la figure 2, nous présentons différents exemples d'interactions indirectes. Quand les interactions entre espèces sont organisées de telle manière qu'aucune espèce ne domine toutes les autres, comme dans le jeu "pierre-feuille-ciseaux", on parle d'intransitivité. Comme le montre la figure 2 a, cette chaîne d'interactions négatives engendre des interactions indirectes positives telles que l'espèce C a une interaction indirecte positive sur B à travers son interaction négative directe sur A, et ainsi de suite, B a une interaction indirecte positive sur C, et A une interaction positive sur C (Soliveres *et al.*, 2015b). Les interactions indirectes négatives ont lieu par exemple lorsqu'une espèce A facilite une espèce B qui est en compétition avec une troisième C (figure 2 d). L'espèce A, facilitatrice de B, a alors une interaction indirecte négative sur C.

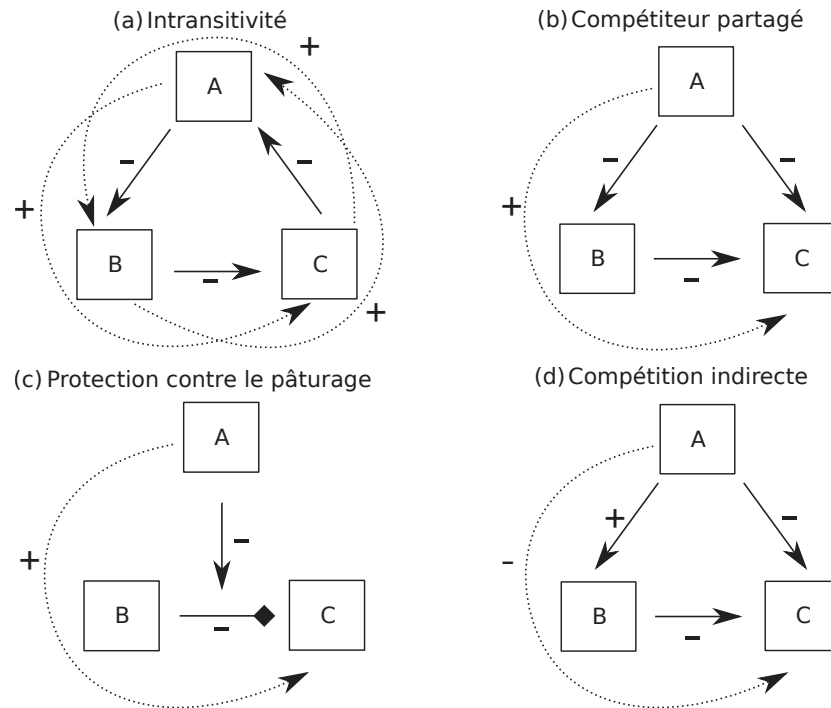


Figure 2: Différents types d'interaction indirecte. Les interactions indirectes nécessitent au minimum 3 entités en interaction. Les carrés (A, B, C) représentent en général chacun une espèce mais ils peuvent aussi représenter un type fonctionnel. La flèche se terminant en losange représente une interaction trophique, les autres représentent des interactions non trophiques. Les flèches pleines représentent des interactions directes, les flèches en pointillés représentent des interactions indirectes. Notons que cette représentation néglige les interactions réciproques, ne montrant donc que le sens et le signe de l'effet net d'interaction entre deux espèces.

Nous avons ici exposé des exemples à trois espèces mais on peut consulter les travaux de Wootton (1994), Soliveres *et al.* (2015b), Godoy *et al.* (2017) pour des exemples sur des communautés réelles.

### Effets nets versus interaction unidirectionnelle

Les interactions positives et négatives sont difficiles à séparer sur le terrain car nous avons souvent accès uniquement aux effets nets (voir l'encadré page 11). La force relative des interactions négatives et positives vont déterminer, entre deux entités, si l'effet net est positif



---

ou négatif. Comme les interactions unidirectionnelles, un effet net a également un sens. Par exemple, dans l'encadré sur la quantification des interactions (page 11), on considère l'effet net des interactions d'un buisson vers une communauté d'herbacées. Dans la majorité des cas, on ne peut pas savoir si l'effet net des interactions varie à cause d'une variation d'intensité de la compétition ou de la facilitation. Seuls des protocoles expérimentaux adaptés permettent de les séparer. Par exemple, Graff *et al.* (2007) et Graff et Aguiar (2017) ont diminué la compétition souterraine entre les plantes facilitatrices et bénéficiaires en entourant d'un tissu les trous dans lesquels se trouvaient les bénéficiaires, limitant ainsi la croissance des racines de la plante facilitatrice jusque dans le trou où se trouvaient les bénéficiaires. Dans leur étude, Maestre *et al.* (2003) ont exclu à la fois (1) la compétition par les plantes facilitatrices en leur appliquant un herbicide et (2) la facilitation aérienne en maintenant la canopée de la plante facilitatrice penchée jusqu'au sol. De la même façon, Anthelme et Michalet (2009) ont isolé l'effet de protection contre les herbivores en créant des refuges artificiels contre les herbivores.

#### **Quantifier les interactions entre plantes expérimentalement :**

Pour illustrer notre propos, nous considérons l'exemple des interactions entre un buisson et une communauté d'herbacées (figure 3 a) mais nous pouvons exporter cet exemple à d'autres cas, en remplaçant par exemple la communauté d'herbacées par des plantules (figure 5 a).

La mesure des interactions entre plantes sur le terrain n'est pas chose aisée. Les interactions mesurées sur le terrain représentent la plupart du temps des effets nets, c'est-à-dire la soustraction des interactions unidirectionnelles négatives (compétition) aux interactions unidirectionnelles positives (facilitation). Les effets nets d'interactions entre plantes peuvent être accessibles *in situ* par l'arrachage d'individus voisins de la plante cible *in natura* (le buisson dans notre exemple, traitement H dans la figure 3 a) ou par la transplantation de la plante cible en milieu ouvert et à proximité d'un voisin. La différence de performance (e.g. biomasse, diamètre basal, production de graines) entre les plantes cibles seules et les plantes cibles avec leurs voisins constituera alors l'effet net observé de l'interaction entre les plantes cibles et leurs voisins.

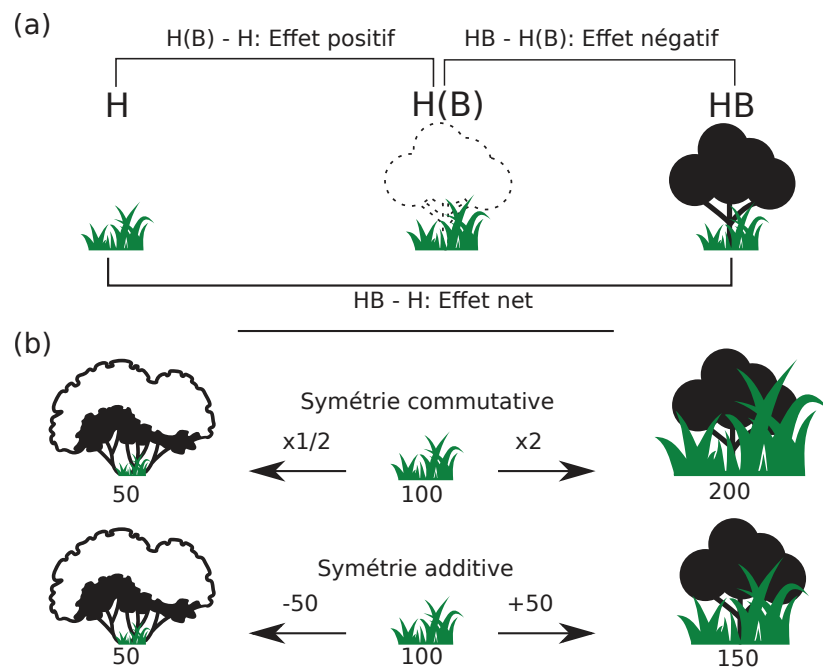


Figure 3: Quantification des interactions entre plantes. (a) Reproduction du protocole expérimental utilisé par Holzapfel et Mahall (1999) pour les interactions positives et négatives. H : herbacées seules, H(B) : herbacées surmontées d'un buisson artificiel simulant l'ombrage créé par le buisson, HB : herbacées sous le buisson. (b) : différence entre les indices à symétrie commutative et à symétrie additive en considérant la performance d'une herbacée seule (100) ou sous deux différentes espèces de buissons.

---

Quantifier séparément les interactions positives et négatives expérimentalement est une tâche plus complexe sur le terrain et il est même le plus souvent artificiellement impossible de les séparer complètement. Certaines études, comme celles de Holzapfel et Mahall (1999), Maestre *et al.* (2003) et Graff et Aguiar (2017) parviennent à les séparer en manipulant les possibilités d'interactions. Dans leur expérimentation, Holzapfel et Mahall (1999) ont considéré trois traitements pour quantifier les interactions positives et négatives séparément entre une espèce de buisson et une communauté herbacée associée (figure 3 a). Deux traitements étaient identiques à ce qui est nécessaire pour quantifier l'effet net, à savoir un traitement avec la communauté herbacée seule (H) et un traitement avec la communauté herbacée en présence du buisson (HB). L'originalité se situe dans la réalisation d'un traitement permettant de quantifier uniquement les effets positifs liés à l'ombrage produit par le buisson, ici avec un traitement composé de la communauté herbacée surmontée d'une canopée artificielle (H(B)). La différence de performance entre les traitements HS et HA permet d'estimer la fraction négative des interactions du buisson sur la communauté herbacée, tandis que la différence entre les traitements HA et HS nous renseigne sur l'effet positif du buisson sur sa communauté herbacée associée. Dans le même ordre d'idée, Graff et Aguiar (2017) isolent l'effet positif d'un buisson sur une herbacées par la mise en place d'un tissu à maillage très fin autour de la partie souterraine des herbacées, excluant ainsi la compétition par les racines du buisson sur l'herbacée. On peut tout de suite souligner que ce type de traitement est sujet à des limites, liées à la simplification des effets. Dans le premier cas par exemple (figure 3), l'effet net positif du buisson est réduit à l'effet de l'ombrage mais on sait que les effets positifs des buissons proviennent également de la rétention d'eau, de nutriments, du maintien d'une atmosphère plus humide liée à l'évapotranspiration du buisson.

Même si l'on ne se restreint qu'à la quantification de l'effet net, quantifier l'effet net des interactions entre une plante facilitatrice et une plante associée n'est pas facile. Les indices mesurant les interactions entre plantes se sont multipliés ces deux dernières décennies (8 répertoriés dans Díaz-Sierra *et al.*, 2016). Ces indices quantifient l'intensité des interactions ou leur importance relativement à l'environnement. Díaz-Sierra *et al.*

(2016) a réalisé une revue de ces indices et montré que la plupart ne satisfaisaient pas aux propriétés que l'on peut attendre d'un indice, à savoir d'être borné à des valeurs finies, être standardisé, symétrique et permettre le calcul d'une erreur d'estimation. Seul le *Relative Interaction Intensity* (RII) introduit par Armas *et al.* (2004) satisfaisait à tous ces critères.

Une autre difficulté est d'interpréter les indices selon leur type de symétrie, qui n'est généralement pas rappelé dans les études qui les utilisent (Michalet *et al.*, 2015a; Graff et Aguiar, 2017). La symétrie assure que des cas équivalents de compétition et de facilitation auront la même valeur d'indice, mais de signe opposé. La symétrie d'un indice n'est pas facile à définir formellement mais Díaz-Sierra *et al.* (2016) propose d'en définir deux : additive ou commutative<sup>3</sup>.

Reprenons notre exemple de départ avec des plantes buissonnantes et une communauté d'herbacées (figure 3 b). Si la symétrie de l'indice est additive, une augmentation ou une diminution de la performance de la communauté d'herbacées quand elle est située sous un buisson (par exemple +50 et -50) par rapport à quand elle est seule (par exemple 100) a une réponse équivalente de signe opposé sur la valeur de l'indice. Dans le cas de la symétrie commutative, c'est la division ou la multiplication de la performance de la plantule (par exemple  $\times 1/2$  et  $\times 2$ , soit -50 et + 100) qui a une réponse équivalente de signe opposé sur la valeur de l'indice. On constate que la conséquence de la symétrie commutative est que si la compétition et la facilitation ont des effets additifs comparables, l'indice commutatif sous-estimera la facilitation. C'est le cas pour le très largement utilisé RII (Díaz-Sierra *et al.*, 2016).

Au delà du choix de l'indice utilisé, la façon de mesurer la performance des individus peut également induire des biais d'estimation des interactions plantes-plantes. Par exemple, le fait de mesurer la biomasse finale sans prendre en compte la biomasse initiale peut introduire d'importants biais lorsque la différence entre la biomasse finale et initiale est faible (Pugnaire, 2010).

Nous ne le ferons que l'évoquer ici, la quantification des interactions entre espèces s'avère plus ardue lorsqu'il s'agit de les inférer à partir de données de co-occurrences

---

spatiales (Sfenthourakis *et al.*, 2006; Cazelles *et al.*, 2015; Morales-Castilla *et al.*, 2015).

## Conséquences des interactions biotiques

Les interactions entre organismes participent à déterminer la composition des communautés en régulant les abondances relatives des espèces qui les composent et par conséquent, ont un effet sur certaines propriétés des écosystèmes à savoir la productivité et la résilience des écosystèmes.

Les travaux de Chesson (2000) et de HilleRisLambers *et al.* (2012) suggèrent en effet que la diminution de la compétition entre espèces par la limitation de leur ressemblance (Macarthur et Levins, 1967) joue un rôle déterminant dans la coexistence stable entre les paires d'espèces. La coexistence stable ne pouvant être réalisée que si ces paires d'espèces ont des niches suffisamment différentes. Les différences de niches impliquent que les espèces doivent être plus limitées par elles-mêmes que par les autres (i.e. compétition intraspécifique plus forte que la compétition interspécifique). Les travaux de Tilman (1986) et Grime (2006a) ont montré l'importance des interactions compétitives dans la détermination de la composition relative des communautés. Les interactions positives majoritairement étudiées pour leur implication potentielle dans la coexistence stable entre espèces au sein des communautés, sont les interactions de facilitation indirecte générées par un réseau d'interactions compétitives (Gross, 2008; Soliveres *et al.*, 2015b; Godoy *et al.*, 2017; Levine *et al.*, 2017). Plusieurs études ont montré que la facilitation directe d'une facilitatrice vers une communauté de plantes peut également augmenter localement le nombre d'espèces (Cavieres *et al.*, 2014; Soliveres et Maestre, 2014; Kikvidze *et al.*, 2015). Les interactions mutualistes (interactions positives réciproques entre deux individus) dans les réseaux d'interactions plantes-pollinisateurs peuvent également permettre le maintien d'un plus grand nombre d'espèces (Bastolla *et al.*, 2009).

Les interactions biotiques ont également des effets sur leur environnement. Par exemple,

---

3. Ce choix de terminologie n'est probablement pas le plus heureux au regard de la définition commune de la commutativité en mathématiques.

la facilitation directe implique une modification de l'environnement abiotique local. Les plantes modifient l'environnement sous leur canopée en améliorant la rétention de l'eau, en enrichissant le sol en nutriments, en diminuant l'érosion par le vent, en diminuant l'évapotranspiration et en diminuant l'amplitude des températures (Callaway, 2007a). Nous détaillerons plus tard l'exemple de la facilitation des plantes en coussins<sup>4</sup> dans les tourbières tropicales andines (Loza Herrera *et al.*, 2015). La compétition peut aussi produire des modifications locales de l'environnement. La compétition par exploitation, a lieu lorsque plusieurs entités exploitent la(es) même(s) ressource(s), impliquant ainsi une diminution de la quantité de cette ressource dans leur environnement proche. L'alopathie, un exemple de compétition par interférence, résulte de l'ajout dans l'environnement de substances inhibitrices de la croissance des plantes. Le cas du noyer (*Juglans nigra*) est un exemple commun. Il produit la juglone, un puissant inhibiteur de croissance et de germination, qui prévient l'installation de nouveaux individus sous sa canopée (Rietveld, 1983).

Les interactions biotiques, de par leurs effets sur la composition des communautés, influencent également certaines propriétés des écosystèmes. Cardinale *et al.* (2002) ont par exemple montré que la facilitation directe entre différentes espèces de larves peut augmenter la quantité de ressources exploitées dans l'écosystème. De même, un certain nombre d'auteurs ont suggéré que la facilitation pourrait jouer un rôle important dans les célèbres relations positives entre biomasse et richesse spécifique (*Biodiversity and Ecosystem Functioning* (BEF), Wright *et al.*, 2017) tirées des expérimentations de Cedar Creek (Tilman *et al.*, 2014; Hector, 1999). Les travaux de Rietkerk *et al.* (2004) et Kéfi *et al.* (2007b) suggèrent que la facilitation joue un rôle déterminant dans le caractère irréversible et inattendu des phénomènes de désertification.

L'ensemble des interactions et leur agencement les unes par rapport aux autres au sein d'une communauté déterminent la structuration des réseaux écologiques. Une grande question de l'écologie est de savoir quels sont les effets de la structuration des interactions biotiques sur la stabilité des communautés. Le travail pionnier de May (1972) a montré

---

4. plantes dont la canopée est en forme de coussins, voir figure 6 et le catalogue mondial des plantes en coussins (<http://www.cushionplants.eu/>).

---

que si les interactions entre organismes sont déterminées aléatoirement, l'augmentation de la force des interactions a un effet déstabilisateur sur les communautés. Par contre, des travaux ont montré que les interactions sont au contraire très structurées au sein de groupes fonctionnels (Bascompte *et al.*, 2003; Stouffer et Bascompte, 2011; Kéfi *et al.*, 2016b). Bairey *et al.* (2016) ont montré que le mélange de différents types d'interactions (directes et indirectes, positives ou négatives), même dans un cas où elles sont agencées de façon aléatoire, a un potentiel stabilisateur de la diversité d'espèces.

## **Modulation des interactions facilitatrice-bénéficiaire**

Nous avons vu précédemment que les interactions peuvent impliquer une modification de l'environnement local. Nous allons désormais aborder la question de la manière dont les interactions sont modulées par l'environnement. De nombreux travaux ont mis en évidence que l'effet net des interactions varie le long d'un gradient de stress ou de perturbation (He *et al.*, 2013). Plus précisément, l'effet net des interactions entre deux espèces tend à passer de négatif à positif quand on passe d'un environnement bénin à un environnement stressant ou perturbé. Ce patron généralement observé est à l'origine de l'Hypothèse du Gradient de Stress (HGS, "Stress Gradient Hypothesis" en anglais) (Bertness et Callaway, 1994). La généralité de ce patron n'a néanmoins pas pu être établie à l'issue de nombreux débats (Maestre *et al.*, 2005, 2006, 2009; Soliveres *et al.*, 2015c).

Un effet net de facilitation entre une espèce facilitatrice et une espèce bénéficiaire ne peut avoir lieu que si (1) l'espèce bénéficiaire est maladaptée (i.e. loin de son optimum écologique pour un stress donné, Soliveres *et al.*, 2015c) et si (2) l'espèce facilitatrice a un effet d'amélioration du stress donné supérieur à son effet compétitif. Les hypothèses concernant l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire le long d'un gradient de stress ont donc été raffinées dans les travaux de Maestre *et al.* (2009) avec la reconnaissance de l'importance du type de stress et des stratégies de vie des plantes en interactions. Le stress, la perturbation et les stratégies de vie sont définies selon Grime (2006a). Un stress est alors défini comme un facteur qui limite le taux de croissance des plantes (e.g. stress hydrique, pH). Une perturbation est définie comme un facteur qui diminue la biomasse

de la plante (e.g. pâturage, feu). Une stratégie de vie est définie comme un ensemble de caractéristiques qui résulte d'un compromis adaptatif entre des facteurs de stress et de perturbation. En général, on distingue les espèces qui ont une stratégie dite "compétitive" et les espèces qui ont une stratégie dite de "tolérance au stress".

Si le stress est basé sur des ressources (e.g. l'eau), on s'attend à ce que l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire bascule vers des effets nets négatifs à des niveaux de stress élevés. À l'opposé, quand le stress n'est pas basé sur des ressources (e.g. la température), on s'attend à observer un effet net positif même lorsque les niveaux de stress sont élevés. Maestre *et al.* (2009) suggèrent que les différences de types de stress entre les milieux arides, les milieux alpins et les marais salants pourraient expliquer pourquoi la HGS a été moins observée dans les milieux arides que dans les milieux alpins et les marais salants. Dans les milieux arides, le stress dû aux hautes températures (non basé sur des ressources) et le stress hydrique (basé sur des ressources) sont concomitants. Dans les milieux alpins et les marais salants, les sources de stress majeures sont le plus souvent le vent et les températures (non basés sur des ressources).

Les stratégies de vie jouent également un rôle important sur l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire et leur variation le long d'un gradient de stress. Par exemple, les travaux de Liancourt *et al.* (2005) suggèrent que les espèces les plus compétitives et donc les moins résistantes au stress sont les plus facilitées. Parallèlement pour la plante facilitatrice, une espèce facilitatrice compétitrice peut maintenir un effet net positif à haut niveau de stress par son décès qui maintiendrait les effets de la facilitation directe (nutriment dans les sols, ombrage, etc. . . ) tout en supprimant les effets de la compétition (Maestre *et al.*, 2009). Cependant, les travaux de Graff et Aguiar (2017) suggèrent que les plantes facilitatrices tolérantes au stress sont globalement de meilleures facilitatrices que les compétitrices. Il est important de noter que les modulations de l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire dont nous avons parlé ici ne concernent que des paires d'individus ou d'espèces.

Une autre question au sujet des interactions plantes-plantes et leurs modulations en fonction de l'environnement concerne la contribution relative de l'environnement et des interactions biotiques dans l'assemblage des communautés (Soliveres *et al.*, 2015c). La question de



---

savoir comment mesurer l'importance relative de ces différents facteurs a été longuement discutée (Rees *et al.*, 2012; Brooker *et al.*, 2013) mais aucune réponse claire n'existe pour le moment.

## Les interactions positives à l'échelle des communautés

Nous l'avons vu, les interactions jouent un rôle important dans la composition des communautés. Malgré ce que pourrait laisser croire leur fréquence, les interactions positives sont relativement moins étudiées que les interactions négatives. En nous appuyant sur différents travaux, nous nous attacheront à identifier des questions qui restent à explorer et à présenter celles auxquelles ce travail de thèse vise à apporter des éléments de réponses.

### Paires versus échelle de la communauté

Les études se focalisant sur les interactions entre plantes se sont concentrées sur des interactions entre paires d'individus, constituées d'une espèce facilitatrice et d'une espèce de plantule. Ces études ont permis de mettre en évidence l'effet de différents facteurs sur la modulation des interactions entre plantes (voir page 14). Cependant, dans la nature, les interactions plantes-plantes ont rarement lieu entre seulement deux individus isolés. Il est possible d'étudier l'effet des interactions à l'échelle des communautés de deux façons différentes : (1) soit en considérant une plante facilitatrice interagissant avec une communauté de bénéficiaires (interaction asymétrique), (2) soit en considérant une communauté horizontale de plantes interagissant les unes avec les autres (interaction symétrique, Gross *et al.*, 2009; Violle *et al.*, 2009). Les travaux que nous présenterons ici traiteront uniquement du premier cas. Alors que la modulation des interactions facilitatrice-bénéficiaire a été largement étudiée entre paires d'individus, les expérimentations à l'échelle de la communauté ont rarement été menées. En particulier, nous ne connaissons pas la façon dont les prédictions faites à l'échelle de paires d'individus se comporte à l'échelle d'une communauté. Nous essayerons d'apporter des éléments de réponse à cette question au chapitre 3 (figure 5).

## Échelle de la communauté

Concernant l'effet des plantes facilitatrices à l'échelle d'une communauté de bénéficiaires, les principaux travaux qui ont été menés sont issus d'observations. Des travaux ont montré que la facilitation a un effet positif sur la biomasse, la productivité (production de biomasse par unité de temps) et sur l'efficacité solaire (productivité par quantité d'énergie solaire reçue) (Pugnaire, 2010). Des travaux ont également montré que les communautés de plantes trouvées au sein des plantes facilitatrices contiennent plus d'espèces que les milieux ouverts voisins, et que la distribution d'abondance des espèces y est également plus uniforme. Par ailleurs, une certaine proportion des espèces que l'on retrouve au sein des plantes facilitatrices ne sont pas observées ailleurs (Pugnaire, 2010; Cavieres *et al.*, 2014). De nombreux autres travaux se sont penchés sur les liens entre diversité spécifique et facilitation (Soliveres *et al.*, 2012; Soliveres et Maestre, 2014; Soliveres *et al.*, 2015a). Ces travaux étudiant l'effet de la facilitation à l'échelle de la communauté sont un apport indéniable à notre compréhension de l'effet des interactions positives sur la composition des communautés. Néanmoins, ce type d'étude à l'échelle de la communauté s'est moins intéressé à l'effet des interactions positives sur les traits fonctionnels des plantes.

## Traits fonctionnels

Les traits fonctionnels sont des caractéristiques phénotypiques mesurées à l'échelle de l'individu, qui sont ultimement liées à la valeur sélective des individus via leur effet sur la performance (Violle *et al.*, 2007). Les traits fonctionnels ont donc un niveau de description inférieur à celui de l'espèce. Par exemple, (1) le rapport entre la surface et la masse sèche d'une feuille (Surface Spécifique des Feuilles, SSF) est positivement corrélé au potentiel de croissance maximal d'une plante, (2) le rapport entre masse fraîche et masse sèche (Teneur en Matière Sèche de la Feuille, TMSF) d'une feuille discrimine les espèces de plantes ayant une stratégie d'acquisition des ressources et les espèces ayant une stratégie de conservation des ressources, (3) la hauteur végétative maximale est liée à la capacité de compétition pour la lumière (Garnier *et al.*, 2016). L'écologie comparative, qui est née de l'étude des traits fonctionnels, a montré que ceux-ci varient en fonction des gradients

---

environnementaux. Par exemple, de nombreux travaux ont montré que les communautés de plantes des prairies pâturées ont une TMSF plus faible que celles des milieux non pâturés et ce d'autant plus que la pression de pâturage est forte (Peco *et al.*, 2005; Navarro *et al.*, 2006; DíAz *et al.*, 2007; Cruz *et al.*, 2010). La méta-analyse de Wright *et al.* (2004) a montré également que les combinaisons de traits fonctionnels des plantes varient le long de gradients de température et de précipitation. Les traits fonctionnels ont l'avantage de permettre l'étude des processus qui déterminent l'assemblage des communautés (McGill *et al.*, 2006) car ils sont liés à la valeur sélective des individus qui les portent et varient le long de gradients environnementaux.

Plusieurs travaux ont également montré l'intérêt de prendre en compte les traits fonctionnels sur l'étude des interactions entre les plantes (Gross *et al.*, 2009, 2013, 2015; Schöb *et al.*, 2012, 2017; Butterfield et Callaway, 2013; Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2015). Le travail de Gross *et al.* (2009) a été pionnier dans la démonstration du fait que les valeurs de traits fonctionnels pouvaient être liées à l'effet net des interactions entre les plantes. On peut cependant noter que peu d'études ont été menées à l'échelle des communautés. Les travaux de Schöb *et al.* (2012) suggèrent que les communautés de plantes associées aux plantes en coussins sont caractérisées par des combinaisons de traits différentes des communautés observées en milieux ouverts et les travaux de Schöb *et al.* (2017) suggèrent que l'identité des plantes facilitatrices détermine la structure fonctionnelle des communautés associées. Cependant, les conséquences de la facilitation sur la structure fonctionnelle des communautés n'ont pas été testées, ce qui constitue un manque important surtout au regard des récents développements des méthodes d'analyses en écologie des communautés. Le chapitre 2 de cette thèse porte sur cette question.

## **Intégration de la facilitation dans le cadre conceptuel de l'écologie des communautés**

Nous avons fait un succinct retour sur différents travaux qui se sont intéressés aux interactions positives et nous avons identifié différentes zones d'ombres dans nos connaissances

sur le sujet. Nous allons désormais focaliser le propos sur l'intégration des interactions positives entre plantes dans le cadre conceptuel de l'écologie des communautés, dans la lignée des travaux de Bruno *et al.* (2003) et de Bulleri *et al.* (2016), qui nous amèneront à mes travaux de thèse.

Malgré la diversité des conceptions et des façons de représenter les règles d'assemblages dans les communautés, un consensus peut se nouer sur le fait que la réalisation d'une communauté observée résulte de multiples processus incluant la spéciation, la dispersion, la dérive, la sélection (Vellend, 2010). Nous allons nous concentrer ici sur les processus de sélection. À l'échelle phénotypique, la sélection est un processus qui trie les phénotypes qui vont perdurer dans la communauté, et donc les traits composant ces phénotypes. On distingue deux sortes de filtres qui varient selon le modèle utilisé, ici nous utiliserons le modèle présenté par Violle *et al.* (2012) qui propose que la structure fonctionnelle d'une communauté observée résulte de deux filtres : externe et interne. Le filtre externe regroupe tous les facteurs qui ont une action plus large que l'échelle spatiale de détermination des communautés, comme la température moyenne et la somme annuelle des précipitations pour les facteurs abiotiques, et un prédateur généraliste pour les éléments biotiques. Le filtre interne correspond aux facteurs déterminés à la même échelle spatiale que celle des communautés, comme les interactions biotiques et la microhétérogénéité spatiale. Ces deux filtres agissent conjointement comme des forces de sélection sur les traits exprimés au sein d'une communauté donnée. La figure 4 montre une façon d'inclure la facilitation dans le cadre conceptuel de l'assemblage des communautés. Si l'on considère un bassin régional contenant toutes les combinaisons de traits portées par les individus présents à l'échelle régionale (en bleu), les deux filtres vont restreindre la distribution des traits réalisée dans la communauté. La facilitation (en rouge) peut-être représentée comme un modificateur du filtre externe, puisqu'elle contrebalance localement des facteurs qui sont déterminés à plus grande échelle, comme par exemple, la pression de prédation ou les conditions environnementales. En d'autres mots, la facilitation diminue les forces de sélection externe sur les phénotypes présents dans la communauté. La facilitation peut dès lors avoir pour effet de maintenir des individus possédant des combinaisons de traits maladaptées et alors augmenter la taille de l'espace fonctionnel de la communauté facilitée (figure 4 b panneau de gauche). En diminuant la pression de sélection due aux filtres, la facilitation pourrait

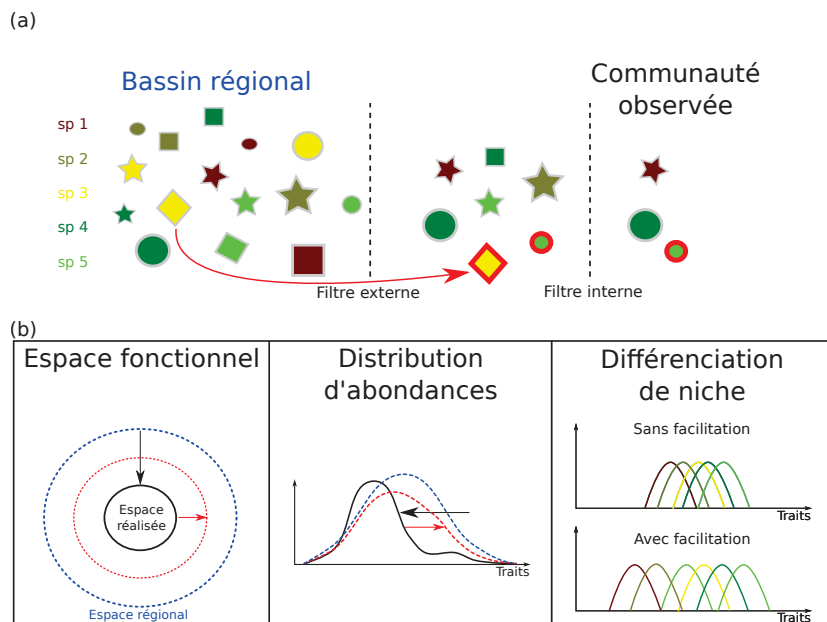


Figure 4: **Intégration de la facilitation dans les règles d'assemblage** des communautés de plantes. La couleur bleue représente le bassin régional et le rouge la facilitation. (a) : Modèle de règles d'assemblage dans les communautés proposé par Violle *et al.* (2012). La différence de composition de traits entre la communauté observée et l'ensemble des combinaisons présentes à l'échelle régionale résulte de l'action de deux filtres, externe et interne. Voir texte principal page 19. (b) : Conséquences possibles de la facilitation sur la structure fonctionnelle des communautés.

avoir comme conséquence de diminuer la dominance de certaines valeurs de traits dans les communautés et donc de rendre la distribution des valeurs de traits plus uniforme (figure 4 b panneau du centre). Finalement, on peut également imaginer que la diminution de la pression de sélection peut augmenter les opportunités de différenciation de niches entre les espèces (figure 4 b respectivement le panneau de gauche, du centre et de droite) ou inversement, si la facilitation agit sur toutes les espèces de la même manière, comme Bulleri *et al.* (2016) en ont fait l'hypothèse. Les chapitres 1 et 2 se proposent de s'intéresser aux effets de la facilitation indirecte à travers le pâturage sur l'assemblage des communautés associées. Dans les tourbières tropicales alpines, on pourra considérer le pâturage comme une pression de prédation généraliste. Des plantes en coussins possédant des défenses contre les herbivores peuvent étendre leur protection aux plantes qui leur sont associées.

On ne peut que constater l'absence de la facilitation dans les théories modernes de co-

existence (Chesson, 2000; HilleRisLambers *et al.*, 2012; Saavedra *et al.*, 2017). Elles considèrent en effet seulement les interactions de compétition entre paires d'espèces (mais voir Levine *et al.*, 2017) et suggèrent que les interactions positives qui sont générées dans les communautés le sont indirectement par des chaînes d'interactions négatives (voir page 5 et figure 2). Il serait donc intéressant de savoir quels seraient les effets de la facilitation sur les interactions entre espèces. Bulleri *et al.* (2016) ont déjà amorcé ce travail. Sous l'hypothèse que toutes les espèces d'une communauté seraient facilitées, Bulleri *et al.* (2016) suggèrent que la facilitation diminuerait alors les différences de niche entre paires d'espèces et augmenterait alors l'exclusion compétitive. On peut donc se demander quels sont les effets d'une plante facilitatrice sur les interactions entre espèces bénéficiaires. Dans le chapitre 3, nous étudierons en particulier les effets de la composition de la communauté de bénéficiaires (autrement dit, les interactions entre bénéficiaires) sur l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire.

Dans le cas où l'on considère une plante facilitatrice ayant un effet positif sur l'ensemble d'une communauté de bénéficiaires, peut-être serait-il pertinent d'étudier la facilitation avec l'angle de vue de l'écologie des métacommunautés et des métaécosystèmes. Afin de comprendre plus finement les processus d'assemblage dans les régions où il existe des plantes facilitatrices, l'étude des différentes règles d'assemblage dans les communautés permettrait de comprendre la contribution relative des différents processus d'assemblage (e.g. dispersion, spéciation, dérive et sélection) des communautés se trouvant sous les plantes facilitatrices. On pourrait également considérer les différences de conditions environnementales entre les milieux ouverts et sous la canopée des plantes facilitatrices, ainsi que leurs échanges et leur dynamique de recyclage de la matière organique comme cela est fait en écologie des métaécosystèmes (Gounand *et al.*, 2014; Leibold *et al.*, 2016). On pourrait par exemple imaginer que si la facilitation relâche des pressions de sélection, l'assemblage des communautés y est déterminé majoritairement par des processus neutres tels que la dérive et la dispersion.

Dans ces trois exemples (assemblage des communautés, théorie de la coexistence et métacommunautés), nous avons évoqué la manière dont les interactions positives peuvent modifier les résultats de processus clés en écologie des communautés. Les trois chapitres

---

présentés dans la partie suivante représentent autant de points d'attache à ces théories.

## Problématique

Dans la revue de littérature précédente, nous avons vu la manière dont les interactions peuvent être séparées, quantifiées, modulées, ainsi que leurs effets sur la dynamique des communautés et sur certaines propriétés des écosystèmes. Ainsi, nous avons aperçu les liens intimes entre : les (i) traits fonctionnels ou stratégie de vie des plantes en interaction, (ii) les stress et perturbations, et le (iii) bilan des interactions plantes-plantes. Nous avons également évoqué les liens existant entre l'effet net des interactions plantes-plantes et la composition des communautés ainsi que certaines propriétés des écosystèmes. Trois de ces liens ont été interrogés dans ces travaux (figure 5). Nous avons décliné cet objectif en plusieurs questions, formant chacune un chapitre. Le dessein des travaux présentés a été d'intégrer les effets des interactions positives dans les théories et les concepts couramment manipulés en écologie des communautés, notamment par l'utilisation des mêmes outils.

— Questions de recherche :

1. Quel est l'effet de la facilitation indirecte à travers le pâturage sur la position du filtre environnemental (dû au pâturage) ainsi que son intensité? (QR 1)
2. Quels sont les effets de la facilitation indirecte à travers le pâturage sur la structure fonctionnelle des communautés : l'originalité fonctionnelle, la dominance de valeur de traits et la différenciation de niche entre les espèces? (QR 2)
3. Les prédictions des expérimentations entre paires d'individus sur l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire sont-elles transposables à l'échelle de la communauté? (QR 3)

Les deux premières questions portent sur les effets de la facilitation indirecte sur les communautés de bénéficiaires (figure 5 a). La facilitation indirecte a été moins traitée par rapport à la facilitation directe (Filazzola et Lortie, 2014) et n'a notamment jamais été traitée à l'échelle de la communauté. En diminuant la pression de sélection du pâturage sur les communautés, on s'attend à ce que ces communautés ressemblent beaucoup aux

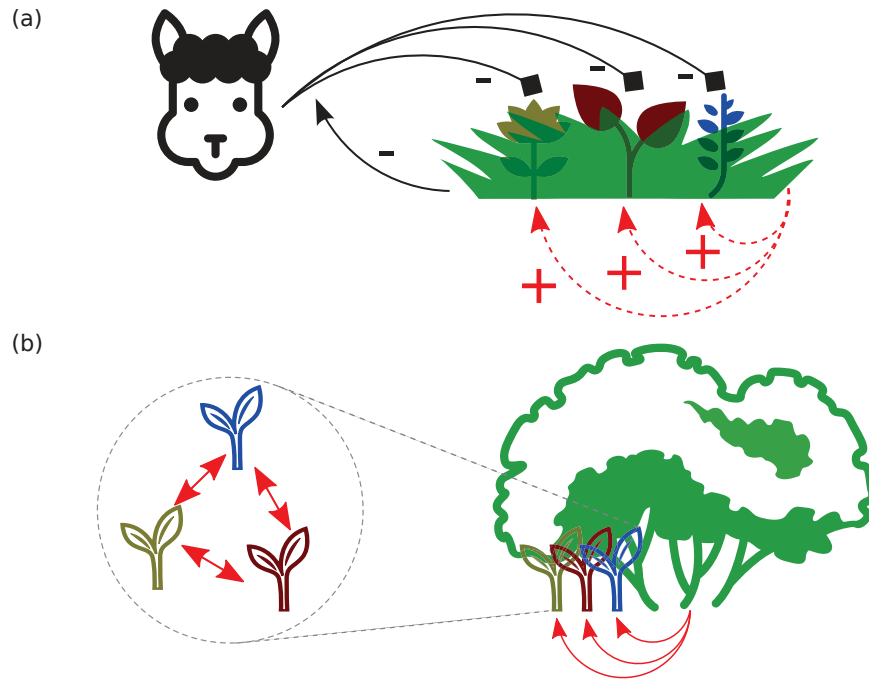


Figure 5: **Vue générale des sujets développés dans cette thèse.** Les flèches terminant par une pointe représentent les interactions non-trophiques, les flèches terminant par un losange les interactions trophiques. Les flèches en pointillées représentent les interactions indirectes. Les flèches en rouge représentent les interactions qui seront principalement étudiées dans cette thèse. Les plantes nurses sont en vert clair et les plantes bénéficiaires en rouge, bleu et vert olive. (a) Interactions entre un herbivore (alpa), une plante en coussin qui possède des protections contre le pâturage et des plantes associées qui vivent à l'intérieur du coussin. En diminuant la pression de pâturage exercée par les herbivores sur les communautés associées, la plante en coussin facilite indirectement les plantes qui lui sont associées (flèche rouge). (b) Interaction entre une plante facilitatrice et une communauté de bénéficiaires. Les bénéficiaires interagissent entre elles et la nurse interagit avec les bénéficiaires.



---

communautés qui ne subissent pas de pâturage. On imagine que cette ressemblance s'exprimera notamment au niveau des caractéristiques du filtre environnemental exercé par le pâturage, à savoir sa position et son intensité, qui peuvent être caractérisées respectivement par la moyenne et la variance de la distribution de traits (chapitre 1). Dans un deuxième temps, nous nous questionnerons à propos des effets de la facilitation indirecte sur différents aspects de la structure fonctionnelle des communautés de bénéficiaires. À notre connaissance, ces effets (de la facilitation en général) ont été suggérés (Bruno *et al.*, 2003; Bulleri *et al.*, 2016), inférés à partir d'observations (Gross *et al.*, 2013; Soliveres *et al.*, 2015a) mais jamais testés expérimentalement (chapitre 2). Finalement, nous avons questionné la transférabilité des prédictions des interactions plantes-plantes en paires d'individus à l'échelle de la communauté (figure 5 b), et c'est, à notre connaissance, la première expérimentation qui se propose de le faire (chapitre 3).

## Méthodes

### Expérimentation

Pour répondre à nos questions de recherche, deux expérimentations ont été mises en place dans des environnements contrastés, mais ayant en commun d'être considérés comme des milieux extrêmes. Nous avons choisi des milieux extrêmes car ce sont les milieux dans lesquelles les effets nets positifs entre les plantes ont le plus été mis en évidence. Nous avons mis en place une expérimentation dans les tourbières tropicales andines (TTA) en Bolivie (QR 1, QR 2), et une autre dans les steppes semi-arides du sud-est de l'Espagne (QR 3).

#### Bolivie

Considérés tous deux comme des milieux alpins, le climat tropical andin et le climat tempéré alpin ont des différences fondamentales Anthelme et Dangles (2012). Le climat tropical andin est caractérisé par des amplitudes de température journalières qui excèdent

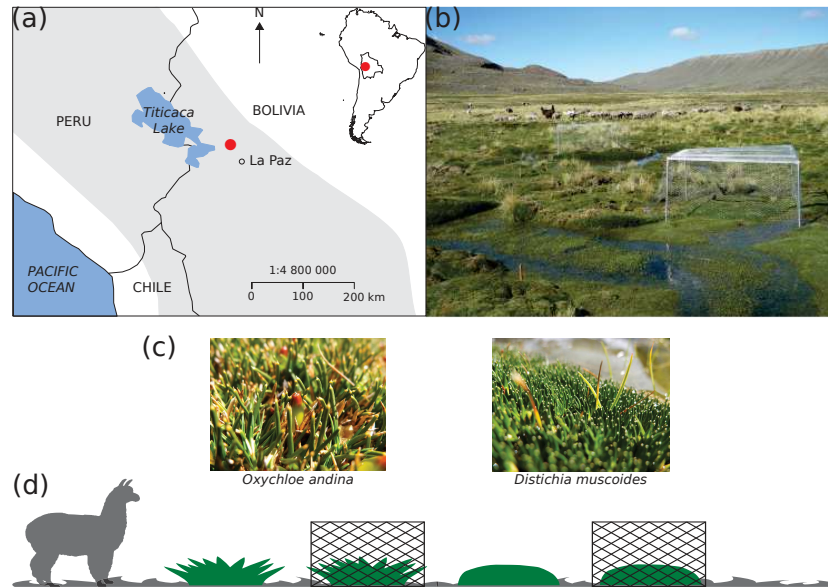


Figure 6: **Expérimentation en Bolivie.** (a) Le site expérimental (point rouge) est situé à proximité de La Paz en Bolivie à environ 4500 m d'altitude au dessus du niveau de la mer ; (b) un site expérimental où on peut noter la présence d'une cage d'exclusion et également des herbivores en second plan ; (c) plan serré sur le feuillage des deux espèces facilitatrices étudiées, *O. andina* possédant des feuilles modifiées en épines et *D. muscoides* possédant des petites feuilles oblongues très serrées les unes contre les autres ; (d) Représentation des différents traitements présents dans le protocole expérimental, de gauche à droite : coussin *O. andina* contrôle, coussin *O. andina* surmonté d'une cage d'exclusion, coussin *D. muscoides* contrôle et coussin *D. muscoides* contrôle surmonté d'une cage d'exclusion.

les amplitudes saisonnières. L'absence de couvert de neige permanent, additionné à une inversion du gradient de précipitation dans les milieux tropicaux alpins limite les apports en eau, rendant ces milieux plus secs que ses équivalents en milieux tempérés. Les milieux tropicaux alpins sont également situés à une altitude plus élevée, les rendant ainsi plus exposés aux rayonnements ultraviolets. Les TTA qui s'y trouvent ont beaucoup été étudiées pour leur effets positifs sur l'établissement de communautés composés d'espèces qui ne sont pas observés en dehors (facilitation directe). Ces écosystèmes sont entourés de milieux très secs et très peu pourvus en végétation, ce qui en font des écosystèmes bien plus productifs que ceux situés dans les milieux environnants (Squeo *et al.*, 2006).

Les plantes en coussins présentes dans notre zone d'étude sont majoritairement *Oxychloe andina* et *Distichia muscoides*, deux espèces de la famille des joncacées formant des coussins

---

qui structurent l'écosystème. Chacune de ces deux espèces présente sa propre stratégie d'adaptations contre le pâturage, qui sont cependant différentes. *D. muscoides* forme un coussin très compact (compactage : 517 kPa), avec de très courtes feuilles cylindriques serrées entre elles, qui les rendent difficiles d'accès aux herbivores (stratégie de défense directe, sensu Boege et Marquis, 2005). *O. andina* forme un coussin plus lâche (compactage : 117kPa), mais possède des feuilles modifiées en longues épines, dures et très piquantes (stratégie de défense directe, sensu Boege et Marquis, 2005). Ces coussins ont la particularité d'héberger une communauté unique de plantes, que l'on appellera "communauté associée". La stratégie de de défense directe d'*O. andina* est la plus à même de s'étendre à ses communautés associées. En produisant l'essentiel de la matière organique présente dans les TTA, ces plantes en coussins ont un rôle fondamental dans la structuration de ces écosystèmes (Cooper *et al.*, 2010, 2015). Ces milieux sont exploités pour l'élevage de bétail, qui est principalement constitué de camélidés (lamas et alpagas, respectivement *Llama glama L.* et *Llama pacos L.*) (Buttolph et Coppock, 2004).

Afin de mettre en évidence les effets de la facilitation indirecte, des cages d'exclusion d'herbivores ont été placées au dessus des deux espèces majoritaires dans les tourbières tropicales alpines, soit *O. andina* et *D. muscoides*. Un quadrat de contrôle était situé à 1-2 m de chaquû cage d'exclusion. Le traitement "exclusion du pâturage" est donc niché dans la variable "identité du coussin", et chaque quadrat situé au sein d'une cage d'exclusion est pairé avec un quadrat témoin.

Nous avons comparé l'effet de l'exclusion du pâturage au sein de chaque espèce de coussins. Il existe alors 4 résultats possibles : (1) l'exclusion du pâturage n'a eu d'effets sur les communautés associées ni au sein de *D. muscoides* ni au sein de *O. andina*, cela suggère que le pâturage n'a pas d'effet sur la variable considérée ; (2) l'exclusion a un effet sur les communautés au sein de *D. muscoides* mais pas sur celles de *O. andina*, ce résultat suggère que le pâturage a un effet sur cette variable, et que la protection contre le pâturage de *O. andina* s'étend efficacement aux communautés associées pour la variable considérée ; (3) l'exclusion a un effet sur les communautés au sein de *O. andina* mais pas sur celles de *D. muscoides*. Ce résultat suggère que *O. andina* est une moins bonne protectrice que *D. muscoides* et donc que l'hypothèse de départ est fautive, nous ne pouvons alors faire aucune

interprétation sur la présence de facilitation indirecte due à la protection contre le pâturage ; (4) l'exclusion a un effet sur les communautés au sein de *O. andina* et de *D. muscoides*, ce résultat suggère que le pâturage a effet sur la variable considérée, mais que la protection contre le pâturage de *O. andina* ne s'étend pas à la communauté associée pour la variable considérée.

Afin d'interroger l'effet du pâturage et des stratégies de protection des plantes en coussins sur les traits fonctionnels des communautés de bénéficiaires, nous avons choisi trois traits pertinents dans le cadre d'une étude sur la réponse au pâturage, à savoir la TMSF, l'épaisseur des feuilles et la hauteur végétative maximale. La TMSF est liée aux stratégies d'acquisition des ressources des plantes et varie en fonction de l'intensité du pâturage. Dans les prairies, on observe que les communautés soumises au pâturage présentent des moyennes de TMSF plus faibles, indiquant que les plantes investissent moins dans les feuilles (Peco *et al.*, 2005; Navarro *et al.*, 2006; Díaz *et al.*, 2007; Cruz *et al.*, 2010). Les travaux de Louault *et al.* (2005) suggèrent également que les espèces possédant des valeurs de TMSF plus élevées sont également moins appétantes. La résistance mécanique des feuilles à la fracture est également un trait important pour la résistance à l'herbivorie (Read et Stokes, 2006). L'épaisseur d'une feuille constitue une part importante de sa dureté (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Finalement, la hauteur maximale des individus est également un trait qui répond beaucoup au pâturage, les communautés des plantes soumises au pâturage possédant en général une hauteur moyenne plus faible (Díaz *et al.*, 2001).

### Espagne

L'expérimentation présentée au chapitre 3 a été mise en place dans la région de Murcie (Sud-Est de l'Espagne). Le climat y est de type méditerranéen et semi-aride. La pluviométrie annuelle moyenne suit une distribution bimodale, avec deux périodes pluvieuses (printemps et automne) et un été très chaud et sec. La somme annuelle moyenne des précipitations est de 297 mm, variant de 3 mm en Juillet à 36 mm en Octobre. La température annuelle moyenne est de 18°C, variant de 10,6°C en Janvier à 27,6°C en Août. Notre zone d'étude est composée d'une mosaïque de pentes couvertes d'alfa (*Stipa tenacissima*) et de terrasses agricoles abandonnées. Les terrasses que nous avons utilisées pour notre



Figure 7: Une terrasse du site expérimental.

étude ont été abandonnées il y a deux à trois décennies. Elles sont désormais dominées par des buissons d'armoise herbe blanche (*Artemisia herba-alba*) et de l'anhyllide faux cytise (*Anthyllis cytisoides*).

Afin d'étudier si les interactions facilitateur-bénéficiaire sont dépendantes de la stratégie de vie des bénéficiaires, nous avons sélectionné *A. herba-alba*, l'espèce dominante, comme plante facilitatrice. Nous avons choisi *A. cytisoides*, la badasse (*Dorycnium pentaphyllum*) et le pistachier lentisque (*Pistacia lentiscus*) comme plantes bénéficiaires, qui sont des espèces buissonnantes que l'on retrouve en co-occurrence en milieu naturel (Amat *et al.*, 2015). *A. cytisoides* et *D. pentaphyllum* font partie de la famille des Fabacées tandis que *P. lentiscus* fait partie de la famille des Anacardiacees. Ces trois espèces possèdent des adaptations qui leur permettent d'endurer la longue sécheresse estivale caractéristique des milieux méditerranéens. *A. cytisoides* est une espèce qui évite le stress estival en faisant tomber ses feuilles (décidues en été). *D. pentaphyllum* possède des feuilles minuscules qui limitent la surface d'évapotranspiration. *P. lentiscus* possèdent des feuilles à cuticule épaisse, qui limitent les pertes d'eau par transpiration et peuvent augmenter la quantité d'eau stockée dans leurs feuilles en milieu aride.

Quatre variables ont été manipulées au cours de cette expérimentation. La première était l'espèce de plantules (*A. cytisoides*, *D. pentaphyllum* ou *P. lentiscus*), ensuite la diversité de la communauté de plantules (monospécifique ou plurispécifique), puis la supplémentation en eau (oui ou non) et enfin le type de microsite (patch ou ouvert). Toutes les communautés de plantules étaient composées de trois individus.

En raison de l'abondance d'herbivores (lapins) dans notre zone d'étude, nous avons mis en place une clôture grillagée d'environ 1,80 m de hauteur au dessus du sol et s'étendant 20 cm en dessous du sol (figure 7). Nous avons transplanté les plantules entre le 23 octobre et le 4 novembre 2015, dans des trous d'une taille approximative de 25 x 25 x 25 cm qui ont été creusé manuellement et attribués aléatoirement à chacun des traitements. Les trous appartenant au traitement patch étaient situés sous la canopée des plantes facilitatrices, à environ 20 cm de la branche principale de la plante facilitatrice et étaient orientés côté Nord afin de maximiser l'effet de facilitation dû à l'ombrage. Les trois plantules composant une communauté de plantule ont été disposées en triangle (figure 8), de façon à s'assurer qu'ils étaient équidistants les uns des autres (environ 10 cm). La variable de supplémentation en eau a été appliquée en Janvier, Mars, Avril, Mai, Juin, Juillet, Août et Octobre 2016 et consistait en un ajout de 1,5 L d'eau.

Au cours de cette expérimentation, nous avons mesuré le diamètre basal et la hauteur végétative des plantules durant les mois de Janvier, Mars, Juin et Novembre. Nous avons également collecté des feuilles au mois de Mars afin d'obtenir la TMSF et la SSF (Surface Spécifique Foliaire). Dans le chapitre 3, nous ne présenterons que les résultats concernant le diamètre basal. Des pistes d'analyses et de questions de recherche seront évoquées dans les perspectives.

## Analyses

### Bolivie

La première étude portait sur l'effet de la facilitation indirecte à travers le pâturage sur les caractéristiques du filtre environnemental exercé par le pâturage, à savoir sa position et



Figure 8: Une Communauté de *Pistacia lentiscus* dans un microsite ouvert.

son intensité, qui peuvent être caractérisés respectivement par la moyenne et la variance de la distribution de traits. Afin d'estimer ces paramètres, nous avons utilisé les Traits Pondérés de la Communauté (TPC ou *Community Weighted Traits* en anglais). Les TPC sont couramment utilisés pour décrire les variations de distribution de traits fonctionnels des communautés de plantes le long de gradients environnementaux ou de pâturage. Les TPC sont calculés en pondérant les valeurs de traits par l'abondance des espèces. Les travaux de Muscarella et Uriarte (2016) suggèrent que la moyenne pondérée de la communauté (MPC) est un paramètre qui indique la valeur optimale d'un trait dans une communauté. En effet, ces auteurs ont montré que plus une espèce a une valeur de trait proche de la moyenne, plus cette espèce a une croissance élevée. La MPC (eq. 1.1) se calcule de la façon suivante :

$$CWM_{jk} = \sum_{i=1}^S a_{ik} t_{ijk} \quad (1)$$

La Variance Pondérée de la Communauté (VPC, eq. 1.2) est un paramètre de dispersion des traits autour de la MPC. Grime (2006b) a suggéré que la dispersion des traits peut varier en fonction de gradients environnementaux. Notamment, on s'attend généralement à ce que l'augmentation des contraintes environnementales aille de paire avec une convergence des traits. Cependant la différenciation de niche peut mener à un patron opposé (Kraft *et al.*, 2008). Les travaux de Sonnier *et al.* (2010) n'ont cependant montré qu'un lien ténu entre la VPC et la variation d'intensité de stress ou de perturbation. La VPC se calcule de la façon suivante (équation 1.2) :

$$\begin{aligned} CWV_{jk} &= \sum_{i=1}^S a_{ik} (t_{ijk} - CWM_{jk})^2 \\ &= \sum_{i=1}^S a_{ik} (t_{ijk})^2 - (CWM_{jk})^2 \end{aligned} \quad (2)$$

où  $a_{ik}$  est le couvert relatif de l'espèce  $i$  dans le quadrat  $k$ ,  $t_{ijk}$  est la valeur du trait  $j$  de



---

l'espèce  $i$  dans le quadrat  $k$ .

Dans le second article, nous avons poussé les analyses plus loin pour tester plusieurs hypothèses que l'on retrouve dans la littérature à propos de l'effet de la facilitation sur la structure fonctionnelle des communautés. Nous avons questionné l'effet de (1) la facilitation sur les espèces maladaptées. Si la facilitation favorise les espèces maladaptées, on devrait trouver plus de combinaisons de traits différentes dans les communautés facilitées. Pour tester cette hypothèse, nous nous sommes intéressés aux variations de volume de l'espace fonctionnel des communautés associées aux plantes en coussins. Nous avons ensuite questionné (2) l'effet de la facilitation sur les espèces abondantes, en calculant l'aplatissement et l'asymétrie des distributions de traits au sein des communautés associées. Nous avons finalement questionné (3) l'effet de la facilitation sur la différenciation de niche entre les espèces vivantes au sein des communautés associées. Pour cela, nous avons calculé le ratio entre la variance des traits intrapopulations et la variance des traits intracommunautés.

Chaque quadrat individuel ne possédant pas assez de données pour calculer un espace fonctionnel acceptable, et n'ayant pas de mesure de la variance intraspecificue au sein de chaque quadrat, nous avons combiné les données de tous les quadrats par traitement pour finir avec 4 communautés, c'est à dire une par traitement.

Ce choix implique que nous ne disposons pas de réplicat dans cette étude. Nous avons donc procédé à des inférences statistiques par des méthodes de permutations et de ré-échantillonnage. Concernant les permutations, nous avons simplement permuté aléatoirement les valeurs de traits des individus et recalculé les statistiques. En réalisant plusieurs permutations, on obtient une distribution nulle des statistiques, sous l'hypothèse que les valeurs de traits observés dans les communautés sont aléatoires. À partir des résultats des permutations, on peut mesurer à quel point nos données s'éloignent de la distribution nulle. Un descripteur couramment utilisé est la Taille d'Effet Standardisée (TES, *Standardized Effect Size (SES)* en anglais) qui est calculée comme la différence entre la statistique observée ( $x_{\text{obs}}$ ), et la moyenne de sa distribution nulle ( $\bar{x}_{\text{obs}}$ ) relativement à l'écart-type de la distribution nulle de la statistique ( $\sigma_{\text{null}}$ , équation 3). Nous avons également établi les intervalles de confiance avec un  $\alpha = 5\%$  autour de la moyenne de la distribution nulle en reportant les quantiles à 0.025 et 0.975, représentant respectivement la limite basse et

haute de l'intervalle de confiance.

$$TES = \frac{x_{obs} - \bar{x}_{null}}{\sigma_{null}} \quad (3)$$

Nous avons calculé des pseudo valeurs de  $P$  ( $P$ -values en anglais) pour évaluer la significativité des différences observées. Elles ont été calculées comme la proportion des permutations qui présentent des différences entre communautés supérieures ou égales à celles qui ont été observées (équation 2.2). Nous avons alors considéré les différences observées comme significatives quand cette proportion était inférieure à 5%. Ces pseudo valeurs de  $P$  ont été corrigées par la méthode de Benjamini et Hochberg (1995) lorsque de multiples comparaisons ont été réalisées sur les mêmes données.

$$P = \frac{\sum_{i=1}^N (|x_{i,null}| \geq |x_{obs}|)}{N} \quad (4)$$

— Espace fonctionnel :

Afin d'avoir une mesure de l'espace fonctionnel, nous avons utilisé la méthode développée par Blonder *et al.* (2014), qui propose de représenter l'espace fonctionnel par un hypervolume ayant  $n$  dimensions correspondant à  $n$  traits. L'hypervolume est représenté par l'estimation par noyau ("kernel density estimation" en anglais), c'est une méthode non-paramétrique d'estimation de la densité de probabilité d'une distribution. Le noyau est une fonction, généralement la densité d'une loi statistique (e.g. la loi normale). Le principe général est d'estimer une densité de probabilité à partir d'un histogramme qui décrit la distribution d'un échantillon selon une largeur de classe donnée. On remplace alors la classe par un noyau centré sur l'observation. La méthode du noyau permet d'avoir une estimation continue de la distribution de trait à partir de la description discrète de l'histogramme<sup>5</sup>. Cette méthode permet de décrire des espaces fonctionnels possédant des trous, ne fait pas d'hypothèses a priori sur la distribution des données et n'est pas par définition sensible aux données extrêmes. Les hypervolumes ont été calculés avec le paquet

---

5. Pour approfondir le sujet, on peut consulter la page wikipedia concernant l'estimation par noyau : [https://fr.wikipedia.org/wiki/Estimation\\_par\\_noyau](https://fr.wikipedia.org/wiki/Estimation_par_noyau).

---

R hypervolume (Blonder *et al.*, 2014) avec les paramètres recommandés par les auteurs du paquet.

— Distribution des valeurs de traits :

Pour estimer la distribution des valeurs de traits, nous avons utilisé une méthode de sous-échantillonnage des valeurs de traits présentée dans l'étude de Enquist *et al.* (2015). Cette méthode permet de maximiser l'utilisation de l'information contenue dans les valeurs de traits récoltées sur le terrain en faisant une hypothèse sur leur distribution à l'échelle de la population. On échantillonne alors les individus dans les distributions de traits de chaque espèce. Le nombre d'individus échantillonnés par espèce est alors proportionnel au couvert relatif de l'espèce dans la communauté. On échantillonne une valeur de trait (i.e. un individu) au sein de chaque espèce et communauté dans une distribution normale dont la moyenne et la variance ont été calculées à l'aide des données. Cette méthode fait donc l'hypothèse que les valeurs de traits sont distribuées normalement au sein de chaque espèce. En ne considérant pas non plus chaque valeur de trait comme une valeur fixe en soi, mais plutôt comme la réalisation particulière d'une distribution donnée, on tire plus d'informations de nos données. Afin d'estimer des intervalles de confiance, nous avons ré-échantillonné nos données en utilisant la méthode du *jackknife*. Nous avons créé de la variabilité en considérant la sensibilité de nos résultats à la présence d'une espèce particulière. Pour cela, nous avons recalculé nos statistiques après avoir enlevé une espèce et ce, pour chacune des espèces composant la communauté. La variabilité créée par le *jackknife* a permis de calculer les intervalles de confiance. Nous avons finalement inféré la significativité des différences observées en utilisant des t-tests dont les valeurs de P ont été corrigées pour les comparaisons multiples (Benjamini et Hochberg, 1995).

— Différenciation de niche entre les espèces :

Afin d'estimer la différenciation de niche entre les espèces, nous avons calculé le ratio entre la variance intra-population moyenne et la variance intra-communauté (Violle *et al.*, 2012). Cet indice varie de 0 à 1, respectivement dans le cas où (1) les traits de toutes les populations dans la communauté se recouvrent parfaitement (aucune différenciation de niche) et où (2) aucune population n'a de traits qui se recouvrent avec les autres populations

(différenciation de niche totale) (équation 5).

$$T_{\frac{IP}{IC}} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sigma_{IP,i}^2}{\sigma_{IC}^2} \quad (5)$$

### Espagne

Le travail effectué sur les données espagnoles repose sur l'estimation de l'effet net des interactions facilitatrice-plantule. Cet effet net a été calculé grâce à l'indice développé par (Díaz-Sierra *et al.*, 2010, équation 3.2). Cet indice est proche du RII mais il a une symétrie additive au lieu d'une symétrie commutative (voir l'encadré page 11).

$$NInt_A = 2 \frac{\Delta P}{P_{-N} + |\Delta P|} \quad (6)$$

Avec  $P_{-N}$  et  $P_{+N}$  respectivement la performance de la cible sans et avec voisin  $\Delta P = P_{+N} - P_{-N}$ .



**ARTICLE 1**

**EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES  
CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR  
LES COMMUNAUTÉS**

Danet, Alain, Kéfi, Sonia, Meneses, Rosa I. et Anthelme, Fabien. Nurse species and indirect facilitation through grazing drive plant community functional traits in tropical alpine peatlands.

## Abstract

1. Facilitation among plants mediated by grazers occurs when an unpalatable plant extends its protection against grazing to another plant. This type of indirect facilitation impacts species coexistence and ecosystem functioning in a large array of ecosystems worldwide. It has nonetheless generally been understudied so far in comparison with the role played by direct facilitation among plants. We aimed at providing original data on indirect facilitation at the community scale to determine the extent to which indirect facilitation mediated by grazers can shape plant communities. Such experimental data are expected to contribute to refining the conceptual framework on plant-plant-herbivore interactions in stressful environments.
2. We set up a two-year grazing exclusion experiment in tropical alpine peatlands in Bolivia. Those ecosystems depend entirely on a few, structuring cushion-forming plants (hereafter referred to as ‘nurse’ species) in which associated plant communities develop. Fences have been set over two nurse species with different strategies to cope with grazing (direct vs indirect defenses), which are expected to lead to different intensities of indirect facilitation for the associated communities. We collected functional traits which are known to vary according with grazing pressure (LDMC, leaf thickness and maximum height), on both the nurse and their associated plant communities in grazed (and therefore indirect facilitation as well) and ungrazed conditions.
3. We found that the effect of indirect facilitation on the associated plant communities depended on the functional trait considered. Indirect facilitation decreased the effects of grazing on species relative abundance, mean LDMC and the convergence of the maximum height distribution of the associated communities, but did not affect mean height or cover.
4. **Synthesis** Nurse species and grazing jointly affected the structure of the associated plant community through indirect facilitation. Our results together with the existing literature suggest that the “grazer-nurse-beneficiary” interaction module can be more complex than expected when evaluated in the field.

## Introduction

Species interactions are known to drive species coexistence, their relative abundance and ultimately ecosystem properties, such as productivity and resilience to perturbations (Agrawal *et al.*, 2007). Improving our knowledge of the drivers of species interactions could help both our fundamental understanding and our predictive ability of ecosystem responses to global changes (HilleRisLambers *et al.*, 2013; Soliveres *et al.*, 2015c). Among biotic interactions, positive interactions have been shown to play a central role in structuring plant communities (Bruno *et al.*, 2003; Brooker *et al.*, 2008; Michalet *et al.*, 2006; Cavieres *et al.*, 2016), in maintaining ecosystem functions (Cardinale *et al.*, 2002; Kéfi *et al.*, 2007a, 2016a), in promoting species richness (Gross, 2008) and biodiversity at the evolutionary scale (Valiente-Banuet et Verdú, 2007). Determining their influence on the organization and dynamics of plant communities impacted by global changes is now widely recognized as a topical challenge in plant science and ecology (Cavieres *et al.*, 2014; Michalet *et al.*, 2014; Soliveres *et al.*, 2015c; Bulleri *et al.*, 2016). Positive interactions can be divided into two types: direct and indirect facilitation (Callaway, 2007b). Direct facilitation among plants arises from positive effects of a facilitator plant on another plant by improving its surrounding abiotic environment, through a wide range of direct mechanisms, including for example water and nutrient retention (see Callaway, 2007b; Filazzola et Lortie, 2014, for reviews). Indirect facilitation stems from a reduction of a negative effect on the associated species caused by an intermediary species (Callaway, 2007b), which can be a plant (Levine, 1999) or an animal, such as a domestic herbivore. Indirect facilitation in general has been less studied than direct facilitation (Filazzola et Lortie, 2014). Indirect facilitation involving herbivores can play an important role in community dynamics and ecosystem functioning through the impacts of grazing on species diversity, vegetation spatial heterogeneity, nutrient cycling, soil erosion and ecosystem functioning (Adler *et al.*, 2001; Ludwig *et al.*, 2005; Kéfi *et al.*, 2007b; DiAz *et al.*, 2007). The efficiency of the protection due to indirect facilitation has been shown to depend on the grazing pressure (Graff *et al.*, 2007; Smit *et al.*, 2007; Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2012) and on the palatability of the nurse (Smit *et al.*, 2006). For example, Graff *et al.* (2007) showed that the risk of a palatable plant being eaten decreased when it was near an unpalatable plant,



resulting in indirect facilitation; this effect was however reduced at relatively high pressures (see also Smit *et al.*, 2007). Several studies found non-linear, complex patterns of species interactions along grazing gradients (see Smit *et al.*, 2009; for a review; Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2012). Those studies were, however, restricted to the measurement of sapling performances (e.g. survival, biomass). Thus, the extent to which indirect facilitation through grazing drives the dynamics and organization of plants at the community and ecosystem scales remains largely unknown (Cavieres *et al.*, 2016). An increasing number of studies in community ecology have stressed the advantage of using functional traits and strategies rather than species to get a more detailed understanding of the mechanisms generating observed communities (Mcgill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2012). Functional traits are measurable features of an organism, which are linked to their fitness (Violle *et al.*, 2007). The existing trade-offs between them allow defining life strategies (Grime, 1977) and enable to compare the effects of ecological mechanisms across gradients and scales. The goal of the trait-based comparative framework is to find general patterns, which allow the prediction of species interactions according to their functional traits. Trait-based approaches have been successfully applied to competition (Violle *et al.*, 2009) and to positive interactions among plants (Gross *et al.*, 2009; Schöb *et al.*, 2012, 2013b; Butterfield et Callaway, 2013). A number of studies have investigated the effects of grazing on grassland communities using functional traits (Peco *et al.*, 2005; Navarro *et al.*, 2006; Díaz *et al.*, 2007; Cruz *et al.*, 2010). For example, Sonnier *et al.* (2010) showed that disturbances can modify the mean (position) and variance (dispersion) of community trait distributions. Louault *et al.* (2005), Peco *et al.* (2005) and Cruz *et al.* (2010) have shown that grazing abandonment has a significant effect on the mean trait values measured in plant communities such as the Leaf Dry Matter Content (LDMC) of the leaves and the maximum height of the individual plants. In this study, our objective is to contribute to the knowledge on indirect interactions among plants mediated by herbivores using a functional trait approach at the community scale. We hypothesize that the effects of grazing on associated plant communities (1) depend on the identity (and therefore on the traits) of the nurse, and (2) are visible on the functional traits measured in the associated plant communities. Taking the current literature into account, we aim at integrating our results into the current conceptual framework of indirect interactions and contribute to

refine it. We set up a grazing exclusion experiment in tropical alpine peatlands of Bolivia. These ecosystems highly depend on a few, structuring cushion-forming plants which host associated plant communities (Cooper *et al.*, 2010, 2015). Cushion species are recognized as obligatory nurse species in these ecosystems, operating a transition from a mineral and aquatic environment to an organic and terrestrial environment and being a refuge for a number of endemic plant species (Squeo *et al.*, 2006; Ruthsatz, 2012; Loza Herrera *et al.*, 2015). We investigated the effect of indirect facilitation on the community structure of the associated plant communities through the grazing protection provided by the nurse species. We set fences over two nurse species chosen for their contrasted strategies to cope with grazing: one, *Distichia muscoides*, is a compact, short-leaved cushion, whose shape limits the removal of biomass by grazers (indirect defense, sensu Boege et Marquis, 2005) but whose defenses seem unlikely to extend to the associated community because the associated communities develop above its canopy; the other, *Oxychloe andina*, is a loose cushion with long spiny leaves (direct defense, sensu Boege et Marquis, 2005), which can possibly benefit the species living in the cushions. Because of these contrasted strategies within a same life form, we assume that *D. muscoides* does not provide protection to its associated communities whereas *O. andina* does, thereby leading to indirect facilitation from *O. andina* but not from *D. muscoides*. As functional traits are known to vary with grazing pressure, we asked (1) if, as hypothesized, *D. muscoides* was less defended against grazing than *O. andina* by studying variations in the nurse traits and (2) if indirect facilitation could decrease the effect of grazing on the trait distribution of the associated plant communities by comparing the species compositions and trait values of the associated communities found in the two nurse species.

## Material & Methods

### Study area and target ecosystem

The study area was located in the Cordillera Real, a mountain range of the Bolivian Andes located between Amazonia and the Altiplano, close to Lake Titicaca (highest peak: Mt

Illimani, 6462 m; Fig. 22a). In this region, peatlands are found between 4000 and more than 5000 meters a.s.l. and are surrounded by drylands (Squeo *et al.*, 2006). Being located in tropical alpine regions, high Andean peatlands experience a dry, windy climate, with daily frost and intense solar radiation (Squeo *et al.*, 2006) but long growing season and the absence of persisting snow cover (Anthelme et Dangles, 2012). The vegetation of the tropical alpine peatlands is dominated by cushion-forming species, especially Juncaceae and Cyperaceae (Ruthsatz, 2012). This type of life form has been extensively recognized as nurse for other plants in alpine ecosystems worldwide, through direct facilitation (Cavieres *et al.*, 2014). In particular, cushion plants increase richness (Cavieres *et al.*, 2014),  $\beta$ diversity (Kikvidze *et al.*, 2015) and the intensity of facilitation increases with phylogenetic distance (Butterfield et Callaway, 2013), particularly where local diversity is low. The cushion plants slowly accumulate up to 10-12 meters of organic matter mostly in valley bottoms along water courses (Buttolph et Coppock, 2004; Cooper *et al.*, 2015), covering the terrestrial surface in its entirety (i.e. no bare soil). The local population uses traditionally those ecosystems to sustain livestock, mainly camelids (*Llama glama* L. and *Llama pacos* L. Buttolph et Coppock, 2004) because they are far more productive than the surrounding dry vegetation all year long (Squeo *et al.*, 2006). Our study site was located in the Palcoco Valley (16°08'50"S, 68°17'08"W) in the vicinity of La Paz and the Titicaca lake, at an elevation range between 4300 and 4500 m a.s.l. In our study site, the amount of rainfall is around 410 mm in the humid season (December to March) and 184 mm during the dry season (i.e. the remaining part of the year) and the temperature reaches 6.4°C during the humid season and 4.5°C during the dry season (Loza Herrera *et al.*, 2015). Those peatlands are dominated by two cushions species: *Oxychloe andina* and *Distichia muscoides*. These two species have different strategies against grazing. *O. andina* has spiny cylindrical leaves repelling grazers while *D. muscoides* has tiny leaves and a rounded shape making it a highly compact cushion impeding the removal of biomass. Like in other tropical alpine peatlands, these cushion species allow other plant species, the so-called associated plant communities, to grow inside them through direct facilitation (Ruthsatz, 2012; Loza Herrera *et al.*, 2015). Because almost no plant species is found to grow outside the cushions in these ecosystems, the two cushion species are considered obligate nurses for the majority of the species composing the associated communities. It is noteworthy that it is therefore

not possible to evaluate the amount of direct facilitation provided by the cushion species, e.g. by comparing the associated communities with and without the presence of cushion species (e.g., Cavieres *et al.*, 2014). Neither is it possible to experimentally remove the cushion canopy to remove the effect of the nurse (see, e.g. Callaway *et al.*, 2002) because living cushion's rosettes persist belowground on the long term and may be also responsible for facilitative effects. Our protocol does therefore not allow to characterize the direct facilitative effect of the nurses on other plants (but see, Loza Herrera *et al.*, 2015) but instead focuses on the comparison of the effects of two cushion species with contrasted strategies, i.e. direct defense for *O. andina* and indirect for *D. muscoides*, to evaluate the effect of indirect facilitation on their associated community.

### Sampling design

Our sampling design was implemented in two peatlands of the Palcoco Valley, separated by 1.5 km and taken as replicates. The spatial location of the plots was chosen randomly so that spatial variation in grazing intensity is unlikely to be a confounding effect. The sites were visited by livestock all year round (llama *Llama glama* L., alpaca *Llama pacos* L. and a few sheep), reaching approximately 300 individuals. A grazing exclusion experiment was set up in February 2014 using metal fences (1.5 x 1.5 x 0.5 m) on top of 10 *O. andina* and 10 *D. muscoides* cushions (i.e. five cushions in each of the two peatland sites for each cushion species; Fig. 22b). The fence structure was made of aluminum bars and the five faces above the soil were covered with galvanized hexagonal mesh netting (5 cm long). The fences allowed excluding large and medium herbivores present in the sites, including wild ones such as *Lagidium* sp. Each vegetation plot had a size of 1 square meter (smaller than the diameter of a cushion); this allowed eliminating border effects within exclusion fences. The cushions covered all the surface of the plots. Each "grazing exclusion plot" (i.e. fence) was paired with a grazed plot of the same size located 1-2 m away from the fence border. In total, we monitored 20 ungrazed (control) and 20 grazed cushions, half of which from each of the two cushion species. Our protocol included a variable "cushion" nested within a variable "herbivory", each of which being represented by two treatments (*O. andina* vs. *D. muscoides* and herbivory vs. no herbivory) and each treatment

ARTICLE 1. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES  
CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR LES  
COMMUNAUTÉS

---

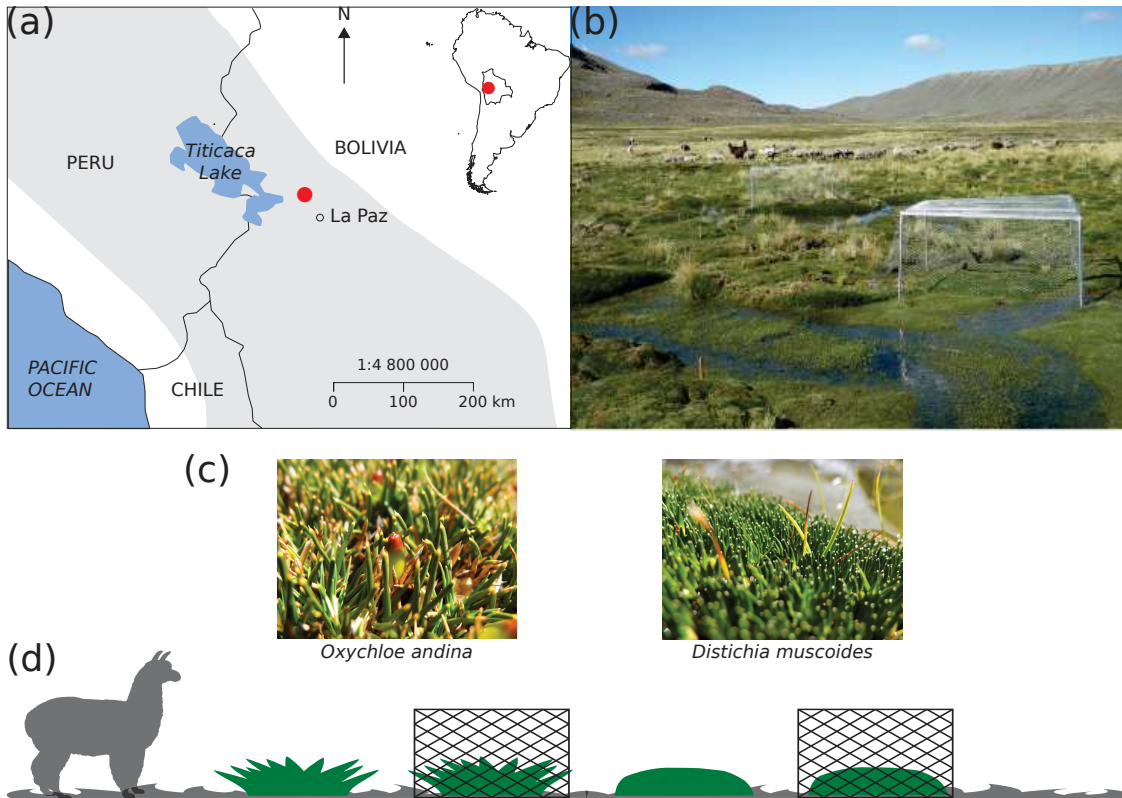


Figure 9: (a) Study site (red circle) is located near La Paz and Titicaca lake in the Cordillera real (grey area, altitude > 3000 m) ; (b): An alpine peatland of the studied site. Note the presence of a fence; (c): The two cushion species studied; (d): Schema of the experimental design showing the four treatments which were replicated 10 times. From the left to the right: *Oxychloe andina* control, *Oxychloe andina* under fence, *Distichia muscoides* control and *Distichia muscoides* under fence.

having 10 replicates (i.e. five in each of the two sites). A power analysis confirmed that our protocol, despite the relatively low number of replicates per treatment, was able to detect a reasonable significant effect of grazing exclusion ( $66\text{mg.g}^{-1}$  difference of Leaf Dry Matter Content (LDMC) with a power of 0.80 for example, Table S1). Because of its long spiny leaves, our hypothesis was that the protection of *O. andina* against grazing to extend to its associated communities, while the one of *D. muscoides* would provide low or no protection. This hypothesis was tested (and confirmed, see results Fig. 4) by comparing the effect of grazing exclusion on the nurse traits. Based on this hypothesis, we can consider *D. muscoides* as non-protection treatment. We compared the effect of grazing status on the associated communities for each pair of plot (grazed/ungrazed) and for each cushion species. There were four possible outcomes of grazing exclusion effect on the traits of the associates communities. In case of no significant effect of grazing in *D. muscoides* or in *O. andina* (1), meaning that the associated communities were not affected by grazing exclusion in both cushions because grazing was too weak to have an effect, we would then conclude that in this case, we would not be able to assess the effect of indirect facilitation on the associated communities. In case of an effect in *D. muscoides* and no effect in *O. andina* (2), it would mean that *O. andina* protects its associated communities from grazing whereas *D. muscoides* not, confirming our hypothesis regarding the nurses. We would then conclude that there was an effect of indirect facilitation through grazing in *O. andina*. No effect in *D. muscoides* but an effect in *O. andina* (3) would mean that the associated communities were protected in *D. muscoides* but not in *O. andina* contradicting our hypothesis regarding the nurses and thereby regarding possible indirect facilitation effects. Finally, if grazing exclusion had an effect in both *D. muscoides* and *O. andina* (4), it would mean that grazing had a significant effect on the associated communities but that the protection provided by *O. andina* was not total and thus indirect facilitation to the associated communities was not high enough.

## Data collection

The field sampling took place 22 months after the experimental set up, i.e. in December 2015. The paired plots had a similar species composition at the beginning of the

*ARTICLE 1. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES  
CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR LES  
COMMUNAUTÉS*

---

experiment (time of the fence setting). Within each plot, we identified all the species of the associated communities and estimated their relative cover using a 10x10 cm mesh (see Garcia *et al.*, 2014, for details). We measured plant functional traits on the nurses themselves and on all the species of the associated community: LDMC, leaf thickness and maximum height. The LDMC characterizes plant resource acquisition strategies and is negatively correlated with maximum relative growth rate, because of a trade-off between resource acquisition speed and nutrient conservation (Westoby *et al.*, 2002; Diaz *et al.*, 2004). High LDMC plants are slow-growing species typical of stressed environments and abandoned pastoral lands (Peco *et al.*, 2005; Navarro *et al.*, 2006; Cruz *et al.*, 2010) and high LDMC values are linked with the stress-tolerator syndrome. On the contrary, low LDMC is characteristic of competitors and ruderals with fast resource acquisition strategies. LDMC has also been linked to palatability (Louault *et al.*, 2005). To get a reliable measure of LDMC, we used the 12 leaves of a given species collected in each plot. There is strong evidence that leaf mechanical properties play a role in deterring herbivores (Read et Stokes, 2006), notably the toughness. Leaf thickness accounts for a large part of the physical resistance of the leaves (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). So, we used leaf thickness to assess the presence of a resistance shift in the grazing exclusion treatment. Among the 12 leaves used to measure LDMC, we measured leaf thickness on four. We performed a transverse section in the middle of leaf length and measured leaf thickness at the middle distance between the midrib and the border of the leaf. The measurement was made using a microscope. Finally, we measured the maximum height. Although often described as a competition for light trait (Westoby, 1998), we took it also as the most direct indicator of grazing effects (see Díaz *et al.*, 2001). We measured the height of four individuals for each species in each plot. These individuals were the same as those used for the leave collection. The same protocol was applied for the nurse species and the associated communities (31 species). In each plot, we collected three leaves per individual on four individuals for each species (associated and nurse, 357 individuals sampled in total). For species with very small leaves, we collected the entire individuals. Each sample was stored in hermetic plastic bags with a humid paper. Following field sampling, the samples were stored in a fridge until further analysis (within one week maximum). Our trait collection and measurements followed Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013)'s guidelines. The collected samples belonged

to fully developed healthy individuals (without grazing damage or apparent disease). In particular, in the case of maximum height, we did not measure individuals which had been visibly grazed; this means that the observed differences in maximum height reflect a strategy modification rather than the direct impact of grazing.

## Data analysis

To confirm our hypothesis that *O. andina* is a better nurse than *D. muscoides*, we first analyzed the effect of grazing on the mean trait variation of the nurse itself, as well as on the percentage of overall cover of associated communities in the plots and on the relative cover of associated species in the cushions. The analysis of the species relative cover in the associated communities was performed using a Principal Component Analysis (PCA). To investigate the effects of the structural defense of *O. andina* on the functional structure of the associated communities, we computed the community weighted mean (CWM, eq. 1.1) and the community weighted variance (CWV, eq. 1.2) for each of the three measured traits in each plot. The CWM is computed as the sum of the species mean trait in each of the plots weighted by the relative cover of the species in the given plots (eq. 1.1). It is a parameter of position of the trait distribution, which is known to vary along environmental gradients (e.g. Wright *et al.*, 2004; Sonnier *et al.*, 2010) and has been suggested to be an indicator of the local optimal trait value (Muscarella et Uriarte, 2016). The CWV is computed as the trait dispersion around the CWM weighted by the relative cover of the species (eq. 1.2). It is parameter of dispersion which is also known to vary along environmental gradients (e.g. Sonnier *et al.*, 2010) and has been suggested to reflect trait convergence or divergence when it respectively decreases or increases (Sonnier *et al.*, 2010). The second index, the CWV, is an indicator of the trait convergence or divergence in the community. To make the different plots comparable, we divided all the species relative covers by the sum of the relative cover of the associated communities in a given plot (i.e. the sum of the covers of all associated species in a plot is equal to 1). Note that the computation of the index uses the mean trait value by plot and by species (i.e. taking into account intraspecific variability), unlike the typical method which takes one trait value per species (i.e. no intraspecific variability). In other words, the method used here takes



into account the intraspecific trait variation (Violle *et al.*, 2012). The two indices were computed as follows (Violle *et al.*, 2007; Sonnier *et al.*, 2010):

$$\text{CWM}_{jk} = \sum_{i=1}^S a_{ik} t_{ijk} \quad (1.1)$$

$$\begin{aligned} \text{CWV}_{jk} &= \sum_{i=1}^S a_{ik} (t_{ijk} - \text{CWM}_{jk})^2 \\ &= \sum_{i=1}^S a_{ik} (t_{ijk})^2 - (\text{CWM}_{jk})^2 \end{aligned} \quad (1.2)$$

where  $a_{ik}$  is the relative cover of species  $i$  in plot  $k$ ,  $t_{ijk}$  is the value of trait  $j$  of species  $i$  in plot  $k$ . All the statistical analyses were performed using R (R Core Team, 2016) v.3.3.0. To compare the effect of the different treatments, we performed an analysis of variance (ANOVA). The variables: grazing, cushion, and site were the independent variables. The grazing variable was nested in the cushion one because the fenced and the control plots were paired. Because the plots were paired, we used paired t-tests as post-hoc analysis instead of the more classical Tukey HSD. To compare the treatments between the two cushions, we used unpaired t-tests. We corrected the obtained  $P$ -values with the Benjamini and Hochberg method, which controls for the false discovery rates (Benjamini et Hochberg, 1995), as do other similar post-hoc procedures such Tukey HSD. Because the distribution of errors did not verify the normality assumptions, post-hoc analyses were performed with Mann-Whitney non parametric tests for  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  and the CWV (variance).

## Results

The treatments (grazed/not grazed, identity of the nurse) explained an important part of the variation in mean height of the nurse and in  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  of their associated communities ( $r^2_{\text{adj}} > 70\%$  for each, Table S2 and S3), in mean LDMC of the nurse and in  $\text{CWM}_{\text{LDMC}}$  of

the associated communities ( $r^2_{\text{adj}}$  30% for both), showing that the treatments captured well those trait variations. However, the treatments failed to explain variations in mean thickness (nurse),  $\text{CWM}_{\text{Thickness}}$ ,  $\text{CWV}_{\text{Thickness}}$  and  $\text{CWW}_{\text{Height}}$  ( $r^2_{\text{adj}} = 0$ ). Site had a significant effect (Table S5) on the  $\text{CWM}_{\text{LDMC}}$  ( $F = 11.5$ ,  $P = 0.002$ ). The cushion species had a significant effect on  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  ( $F = 89.2$ ,  $P < 0.001$ ), the  $\text{CWW}_{\text{Height}}$  ( $F = 35.9$ ,  $P < 0.001$ ) and the  $\text{CWM}_{\text{LDMC}}$  ( $F = 12.0$ ,  $P = 0.001$ ). The interaction between grazing status and cushion species had a significant effect on the  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  ( $F = 6.3$ ,  $P = 0.005$ ) and a marginal one on the  $\text{CWM}_{\text{LDMC}}$  ( $F = 2.6$ ,  $P = 0.089$ ).

### Species richness and composition

The species richness of the associated communities was not significantly affected by the identity of the cushion species or the grazing status (from *D. muscoides* to *O. andina*: -1 species,  $P = 0.2$ ; from grazed to ungrazed plots: + 0 species,  $P > 0.7$ ; Table S7). The difference of total cover of the associated communities between the ungrazed and the grazed plots was of the same order of magnitude in both cushions (*O. andina*: + 13%,  $P = 0.004$ ; *D. muscoides*: + 15%,  $P = 0.002$ ), showing that the associated communities of the two cushion species were affected by the grazing (Fig. 11). In total, 30 associated species were recorded in the study. A PCA performed on the species composition (normalized per plot) showed that the associated communities differed between the two cushions along the two first axes of the PCA (relative inertia: 13.70% and 10.82% respectively for the axes 1 and 2; Fig. 10). Apart from a core of common species, including *Oritrophium limnophilum*, *Werneria apiculata* and *Aciachne pulvinata*, most species were representative of only one of the two cushions: whereas *Myrosmodes paludosa*, *Luzula vulcanica* and *Werneria spathulata* were among the species characteristic of *O. andina* on the positive side of axis 1, *Ourisia muscosa*, *Caltha sagittata* and *Werneria heteroloba* were representative of *D. muscoides* cushions. The presence of grazers influenced the relative abundance of species within cushions of *D. muscoides*, increasing the variability in relative abundance with new species dominating like *Werneria pygmaea*, *Poa* sp and *Cotula mexicana* (axis 2 range: ungrazed plots: [-4.78; 3.68]; grazed plots: [-5.39; 6.88]). Grazing seemingly did not influence the species relative abundances of the associated communities within

ARTICLE 1. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES  
 CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR LES  
 COMMUNAUTÉS

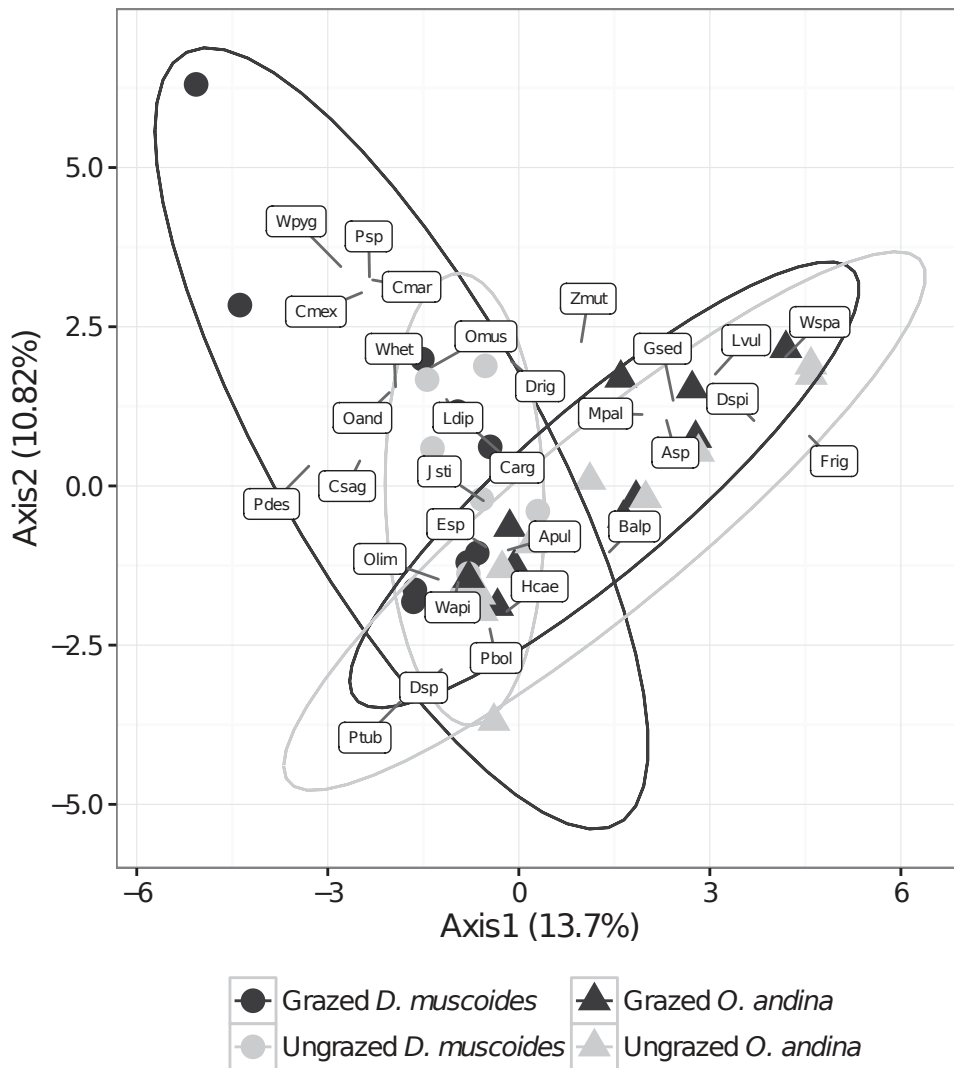


Figure 10: PCA biplot of the community-plot matrix containing relative abundances of the associated species. Circles and triangles represent the plots of respectively *D. muscoides* and *O. andina* cushion species. Control plots are in light grey and grazing exclusion plots are in dark grey. Species abbreviations: Apul: *Aciachne pulvinata*, Asp: *Arenaria sp*, Balp: *Baccharis alpina*, Carg: *Cuatrecasasiella argentina*, Cmar: *Carex maritima*, Cmex: *Cotula mexicana*, Csag: *Caltha sagittata*, Dmus: *Distichia muscoides*, Drig: *Deyeuxia rigescens*, Dsp: *Deyeuxia sp*, Dspi: *Deyeuxia spicigera*, Esp: *Eleocharis sp*, Frig: *Festuca rigescens*, Gsed: *Gentiana sedifolia*, Hcae: *Halenia caespitosa*, Jsti: *Juncus stipulatus*, Ldip: *Lachemilla diplophylla*, Lvul: *Luzula vulcanica*, Mpal: *Myrosmodes paludosa*, Oand: *Oxychloe andina*, Olim: *Oritrophium limnophilum*, Omus: *Ourisia muscosa*, Pbol: *Phylloscirpus boliviensis*, Pdes: *Phylloscirpus deserticola*, Psp: *Poa sp*, Ptub: *Plantago tubulosa*, Wapi: *Werneria apiculata*, Whet: *Werneria heteroloba*, Wpyg: *Werneria pygmaea*, Wspa: *Werneria spathulata*, Zmut: *Zameioscirpus muticus*.

cushions of *O. andina*.

### Nurse traits

The nurse trait analysis showed significant differences between the two cushions species reflecting the different strategies to cope with herbivory (Fig. 12, Table S6). First, the leaves of *O. andina* were significantly thicker (+ 0.7 mm,  $P < 0.0001$ ) and longer (+ 1.4 square root transformed,  $P < 0.0001$ ) than those of *D. muscoides*. The leaves of *O. andina* also had a significantly higher mean LDMC than those of *D. muscoides*, but only in the presence of grazers (grazed plots: + 96 mg.g<sup>-1</sup>,  $P < 0.0001$ ; ungrazed plots: -1 mg.g<sup>-1</sup>,  $P = 0.9$ ). Grazing had a significant effect on the measured traits of *D. muscoides* but not on those of *O. andina*, suggesting that the protection of *D. muscoides* against grazing is less efficient than the one of *O. andina*. The mean LDMC was lower and the mean individual vegetative height was higher in *D. muscoides* in ungrazed than in grazed plots (mean LDMC: - 61 mg.g<sup>-1</sup>,  $P < 0.01$ ; mean height: + 0.2 square root transformed,  $P = 0.04$ ). However grazing exclusion did not significantly affect mean leaf thickness in both cushions (*D. muscoides*: + 0.020 mm,  $P = 0.80$ ; *O. andina*: + 0.025 mm,  $P = 0.80$ ). Note that the LDMC variations observed here are of the same order of magnitude or greater than those reported in other studies on grazing effects on plant communities (Cruz *et al.*, 2010; Whitworth-Hulse *et al.*, 2016).

### Community traits

The associated communities growing in *O. andina* cushions were clearly less affected by grazing than those growing in *D. muscoides* (Fig. 13). However, the responses were not homogeneous across traits. Grazing affected the CWM<sub>LDMC</sub> of the associated communities only in *D. muscoides*. In grazed conditions, the CWM<sub>LDMC</sub> of the associated communities of *D. muscoides* was lower than in ungrazed condition (-53 mg.g<sup>-1</sup>,  $P = 0.03$ ), whereas there was no significant effect of grazing on the CWM<sub>LDMC</sub> of the associated communities of *O. andina* (+ 11 mg.g<sup>-1</sup>,  $P = 0.53$ ). In ungrazed plots, the CWM<sub>LDMC</sub> of the associated

*ARTICLE 1. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES  
CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR LES  
COMMUNAUTÉS*

---

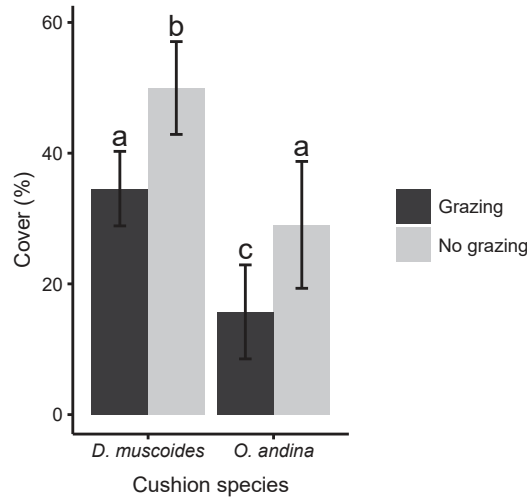


Figure 11: Percentage of cover of the associated communities inside the nurse cushion species for control (light grey) and grazing exclusion (dark grey). Error bars represent the 95 % confidence interval. The bullet points are outliers of 95 % distribution. Letters represent the significantly different groups according to the post-hoc contrasts (Table S5).

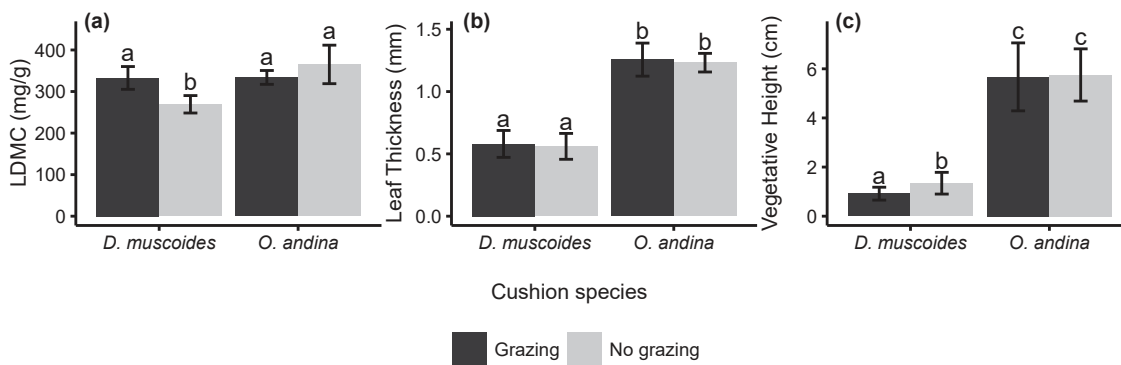


Figure 12: Mean trait of nurse cushion species for control (dark grey) and grazing exclusion (light grey). A: Leaf Dry Matter Content (LDMC), B: leaf thickness , C: maximum height. Error bars represent the 95 % confidence interval. Letters represent the different groups according to post-hoc pairwise comparison (Table S7).

## RESULTS

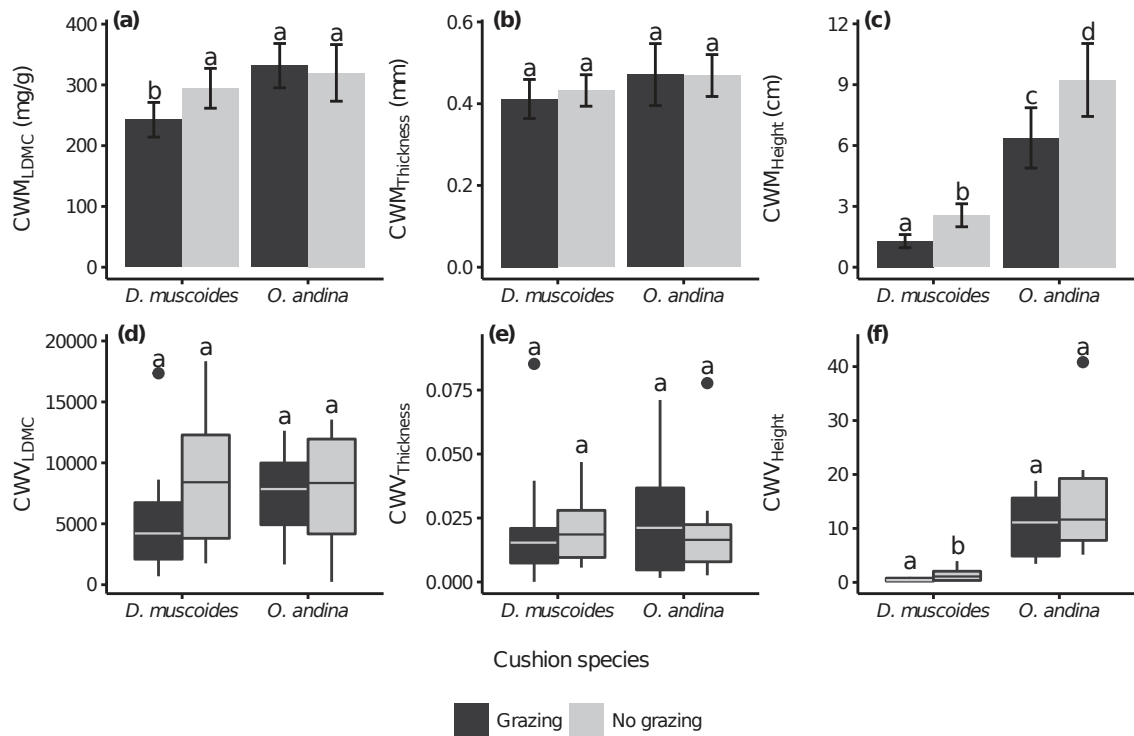


Figure 13: Community Weighted Means (CWM) (a, b, c) and Community Weighted Variances (CWV) (d, e, f) of the associated communities growing inside the nurse cushion species for control (light grey) and grazing exclusion (dark grey). From the left to the right: Leaf Dry Matter Content (LDMC), leaf thickness and maximum height. Error bars represent the 95 % confidence interval. The bullet points are outliers of 95% distribution. Letters represent the significantly different groups according to the post-hoc contrasts (Table S9 and S10).

communities was not significantly different between the two cushion species (ungrazed plots:  $25 \text{ mg.g}^{-1}$ ,  $P = 0.47$ ). However, the  $\text{CWV}_{\text{LDMC}}$  was neither significantly affected by grazing nor by the identity of the cushion (Fig. 13b et d). Grazing affected the  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  in both cushions.  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  was higher in ungrazed than in grazed plots (*O. andina*: + 0.5 squared root transformed,  $P = 0.01$ ; *D. muscoides*: + 0.5 squared root transformed,  $P = 0.002$ ).  $\text{CWM}_{\text{Height}}$  was overall higher in *O. andina* than in *D. muscoides* cushions (grazed plots: + 1.37 squared root transformed,  $P < 0.0001$ ; ungrazed plots: + 1.42 squared root transformed,  $P < 0.0001$ ; Fig. 13c; Table S8). However, grazing affected  $\text{CWV}_{\text{Height}}$  only in *D. muscoides*.  $\text{CWV}_{\text{Height}}$  was higher in ungrazed plots relative to grazed plots in *D. muscoides* cushions (+ 0.8,  $P = 0.007$ ). In *O. andina*,  $\text{CWV}_{\text{Height}}$  was not different in ungrazed plots compared to grazed plots (+ 3.4,  $P = 0.16$ ). Regarding leaf thickness,  $\text{CWM}_{\text{Thickness}}$  and  $\text{CWV}_{\text{Thickness}}$  were not significantly affected by grazing or the identity of the cushion (Fig. 13b et d).

## Discussion

We studied two nurse species with two different strategies to cope with grazing (direct vs. indirect defense), and we investigated the effect of indirect facilitation on the associated communities by manipulating the presence of herbivores. Previous studies on indirect interactions have not assessed the effects of indirect facilitation on community structure, resulting in a research gap in our understanding of the consequences of this type of interactions at the community scale. The results of the present study contribute to bridge this gap. We expected nurses to buffer the negative effects of grazers on the associated communities, at least as long as the defense of the nurse defenses against grazing extend to the associated community as well. We found that the indirect positive effects on the associated communities depended on the functional traits of the associated community that were considered.

## Evidence for indirect facilitation at the community level

The analysis of the nurses functional traits showed that only *D. muscoides* was affected by grazing (mean LDMC and height), suggesting that *D. muscoides* is not fully protected against grazing. Together with prior information on the physical structure of *D. muscoides* (very compact shape with tiny leaves, Fig. 1c) and the observed changes in the composition of the associated communities in the presence of grazing (Fig. 2), our results suggest that the protection offered by *D. muscoides* to its associated community is weak or null, confirming our hypothesis. Overall, we showed that (1) the nurse species (and therefore its traits) affects the capacity of the nurse to provide indirect facilitation to its associated communities and that (2) indirect facilitation can act at the community level by maintaining  $CWM_{LDMC}$  and  $CWV_{Height}$  relatively constant between grazed and ungrazed conditions. Previous studies about cushion plant effects (e.g. Cavieres *et al.*, 2014; Kikvidze *et al.*, 2015) have found that the effect of different cushion species on their associated communities was positive and relatively homogeneous (e.g. Cavieres *et al.*, 2014; Kikvidze *et al.*, 2015). An important result of our study is that the identity of the nurse species, even when the species belong to the same life form, can generate different outcomes in terms of plant-plant interactions in grazed conditions. This corroborates the results of a recent study in the dry Central Andes with two different cushion species (Anthelme *et al.*, 2017), in which the authors showed a different outcome in direct facilitation. We also found that the effect of indirect facilitation through grazers on the associated communities seems to depend on the trait of the associated plants considered. While *O. andina* significantly reduced grazing effects on  $CWM_{LDMC}$  and  $CWV_{Height}$ , it did not for  $CWM_{Height}$ . Grazing was found to decrease height dispersion in agreement with previous literature (Díaz *et al.*, 2001; Sonnier *et al.*, 2010). The absence of this effect in *O. andina* suggests that indirect facilitation in this case prevents the trait convergence expected under grazing. Future research should continue investigating the trait dependence of facilitation. This research agenda would help improving our understanding of how biotic interactions affect the different facets of life strategies. In the same vein, it is interesting to notice that the cover of the associated communities and  $CWM_{Height}$  (Table S4 and S8) increased of the same magnitude for each cushion was prevented. Since cover and maximum height are positively correlated with



*ARTICLE 1. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR LES  
CARACTÉRISTIQUES DU FILTRE ENVIRONNEMENTAL EXERCÉ SUR LES  
COMMUNAUTÉS*

---

aboveground biomass (Catchpole et Wheeler, 1992; Muukkonen *et al.*, 2006), it is likely that if we would have measured the aboveground biomass, we would not have detected any indirect facilitation effect. Another result of this study is that the associated communities could have a negative impact on the nurse in the absence of grazing pressure in our study system. Maximum height has been linked to the ability to compete for light, as a main axis of the plant life strategy (Westoby, 1998; Westoby *et al.*, 2002). The fact that  $CWM_{\text{Height}}$  and cover of the associated communities increased in ungrazed compared to grazed plots in both cushions suggests that facilitation could also have a cost for the nurse, for example in terms of competition for light by maintaining potential competitors nearby, in agreement with previous studies (Schöb *et al.*, 2014; Michalet *et al.*, 2016). For example, Michalet *et al.* (2016) showed that the negative feedback the beneficiaries on their benefactor was proportional to the cover of the beneficiaries. Interestingly, the LDMC of the associated communities responded in the opposite way than the LDMC of the nurse in *D. muscoides* cushions. Indeed, *D. muscoides* had a higher LDMC in grazed treatments and its associated communities had a lower one. One possible explanation could be the difference of strategy of the nurse and the associated communities in face of grazing. *D. muscoides* seemingly developed a defense strategy, while the associated communities could have a tolerance strategy as found by previous studies in grassland communities (Louault *et al.*, 2005). Plants with a tolerance strategy tend to have faster regrowth traits (i.e. lower LDMC) in grazed contexts (Louault *et al.*, 2005). On the contrary, plants with a defense strategy tend to have slower regrowth traits (higher LDMC) in grazing contexts compensated by a lower digestibility (Louault *et al.*, 2005; Pontes *et al.*, 2007). Descombes *et al.* (2016) also found a negative correlation between palatability and LDMC. Our study is therefore in agreement with a link between tolerance and defense strategies against grazing. The fact that the leaf thickness of the nurses and of the associated communities were not affected by grazing is surprising because of evidences from previous literature that physical resistance plays a role in deterring herbivores (Read et Stokes, 2006) and that leaf thickness represents an important part of the physical resistance of the leaves (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Our measurements were possibly not precise enough to capture intraspecific variations in leaf thickness, pinpointing the difficulty to infer functional traits related to the shape of leaves (see also SLA, Loza Herrera *et al.*, 2015). Another explanation could be that LDMC

is a more plastic trait than thickness.

## **Integration of our results in the current framework on indirect facilitation**

A main objective of the present study was to revisit the current framework on indirect interactions at the community level using a functional trait approach. In our study, the configuration we are interested in, with only three components – two plants and a domestic herbivore – actually results in a rather complex set of interactions. Indeed, grazers had a negative effect on the associated communities but this effect was reduced by the nursing effects provided by the nurse plants, resulting in indirect facilitation from the nurse to their associated communities. Our results also suggest that the associated communities could compete with the nurse through the increase of cover and height in the absence of grazing, resulting in a possible negative effect from the associated communities to the nurse. This indicates that the negative effect of the grazers on the associated communities can result in an indirect positive interaction from the grazers to the nurse. Community ecologists have argued that cushion species in alpine ecosystems have net positive effects on their associated communities, primarily through the amelioration of abiotic stress, e.g. temperature, wind and water (Maestre *et al.*, 2009; Cavieres *et al.*, 2016). A common definition of facilitation found in the literature states that the facilitator should not pay a cost for nursing (Stachowicz, 2001). However, there is increasing evidence in the literature of nurses that do pay a cost due to nursing (Schöb *et al.*, 2014; García *et al.*, 2016). Our results showed that, without grazers, the associated communities increased in height and cover, thereby possibly capturing light at the expense of the nurse, which would be in agreement with these previous studies. Our study belongs to the trait-based facilitation framework (Butterfield et Callaway, 2013), and more broadly to trait-based comparative ecology. Indirect facilitation from a nurse to an associated community was found to be trait dependent in our study. Facilitation ecologists have argued that indirect facilitation through grazing depended on the nurse, notably on its palatability or architecture (Catorci *et al.*, 2016). More empirical studies measuring functional traits of both nurses and associated communities are needed to reach a more subtle understanding of the effects of indirect

facilitation on associated plant communities, notably on the different life strategy axes (sensu Westoby *et al.*, 2002). In parallel, measurements of functional traits should also be realized along grazing gradients to test if there are linear (Smit *et al.*, 2009), non linear (Verwijmeren *et al.*, 2013) or idiosyncratic relationships between indirect facilitation and grazing intensity (Butterfield et Callaway, 2013), and how those relationships vary depending on the functional traits considered.

## Conclusion

This study is a contribution to the emerging conceptual framework on trait-based approaches to study positive interactions (Gross *et al.*, 2009; Schöb *et al.*, 2012, 2013b; Butterfield et Callaway, 2013). We also contribute to bridge a research gap by showing how indirect facilitation through grazing can affect the structure of associated communities (Filazzola et Lortie, 2014), and we argue for the inclusion of a functional approach at the community level in the more general framework of indirect positive interactions (Aschehoug et Callaway, 2015; Aschehoug *et al.*, 2016). This study notably shows that indirect interactions including a grazer can generate a complex set of interactions within an ecosystem dominated by an apparently homogeneous cover of cushion-forming species. However, the ecological consequences of the variations found on ecosystem functions remain to be explored. Finally, this study is in line with the suggestion to integrate trophic and non-trophic, positive and negative interactions in a single framework (Kéfi *et al.*, 2012), a necessity to better understand community and ecosystem dynamics in a global change context.

## ARTICLE 2

# EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR L'ORIGINALITÉ FONCTIONNELLE, LA DOMINANCE ET LA DIFFÉRENCIATION DE NICHE ENTRE LES ESPÈCES

Danet, Alain, Anthelme, Fabien, Nicolas Gross & Kéfi, Sonia. Effects of indirect facilitation on functional originality, dominance and niche differentiation on tropical alpine communities.

## **Abstract**

**Question:** Positive interactions between plants are common and their effects on community richness and biomass via micro-environment improvements are well known. However, the effects of indirect facilitation by a nurse through protection against grazing on its associated plant community have attracted less attention in the literature, in particular regarding functional traits. As the characteristics of trait distribution can reveal selective pressure, they offer valuable informations for the study of grazing pressure. We tested to what extent indirect facilitation affects the amount of trait combinations (H1), the trait dominance (H2) and the niche differentiation (H3) of associated communities.

**Location:** Tropical alpine peatlands of the Cordillera Real, Bolivia.

**Methods:** We set up a grazing exclusion experiment over two nurse cushion species: one providing indirect facilitation through grazing to its associated community and the other not. We measured on the associated communities three functional traits, which are known to vary according to grazing: LDMC, leaf thickness and maximum height. We assessed the amount of distinct trait combinations by computing the volume of the phenotypic space (H1). The variation in trait dominance was quantified with the kurtosis and skewness of the trait distributions (H2). The variation in niche differentiation was evaluated by using the mean intra-population trait variance relative to the intra-community trait variance (H3).

**Results:** We did not find a significant effect of grazing or indirect facilitation on the volume of the phenotypic space. However, our study revealed a significant effect of indirect facilitation on dominance in the associated community by maintaining the evenness of the trait distributions in grazed compared to ungrazed contexts (H2) and on niche differentiation by maintaining trait overlaps between species in grazed compared to ungrazed contexts (H3). The effects of indirect facilitation were however found to depend on the trait considered.

**Conclusion:** Our results highlight that indirect facilitation promotes evenness of trait distributions and niche differentiation between species of the associated plant communities. Thereby, our study suggests that indirect facilitation buffers the selective

*ABSTRACT*

---

pressures of grazing on associated communities.

## Introduction

Interactions between organisms are fundamental drivers of community composition, which in turn determine ecosystem properties such as productivity and resilience. Abiotic constraints (i.e. stress and disturbances) and negative interactions (i.e. competition and predation) have traditionally been considered to be the main processes structuring ecological communities (Vellend, 2010), although there have been numerous studies outlying the importance of facilitative interactions (Cardinale *et al.*, 2002; Callaway, 2007b; Wright *et al.*, 2017). Direct facilitation from a facilitator to a associated species arises from the improvement of the surrounding abiotic environment, such as water retention, decrease in evapotranspiration and shading (Filazzola et Lortie, 2014). Indirect facilitation between two species occurs via a third species, most commonly arising from intransitivity, shared competitors (Aschehoug *et al.*, 2016; Levine *et al.*, 2017) or grazing (Milchunas et Noy-Meir, 2002; Danet *et al.*, view). For example, an unpalatable plant (referred to as a "nurse") can reduce the feeding rate of a grazer on palatable plants growing in the neighborhood of the nurse (the so-called "associated community"), resulting in indirect facilitation.

Empirical and theoretical studies have shown that direct and indirect facilitation could contribute to locally increase species richness, productivity and biomass (Michalet *et al.*, 2006; Callaway, 2007b; Graff *et al.*, 2007; Maestre *et al.*, 2009; Michalet *et al.*, 2015b). Those previous studies have, however, rarely investigated the associated changes in functional traits (Butterfield et Callaway, 2013), except for a few pioneering studies (Gross *et al.*, 2009, 2013; Schöb *et al.*, 2012, 2013a; Soliveres *et al.*, 2014). Investigating the variations in plant morphological traits is one way to better understand the underlying processes leading to facilitation (Violle *et al.*, 2007). For instance, the relative matter content in the leaves (LDMC) is closely related to a plant's relative growth rate (Garnier *et al.*, 2016) and the species susceptibility to herbivore (Gross *et al.*, 2015). In a context of grazing, it is predicted that species with low LDMC will be more affected by facilitation because they are more likely to maximize the benefit from the shelter of an unpalatable facilitator meanwhile minimize the cost of having a neighbor. Also, Schöb *et al.* (2012) showed, for example, that the plant communities associated to alpine cushions had different trait combinations than those that grew in open areas. While previous studies have shown that using

trait-based approach may help to understand the outcomes of competitive and facilitative interactions between species, there are very few studies that examine how direct and indirect facilitation impact the community structure as a whole (Gross *et al.*, 2009). How facilitative interactions shape plant functional diversity and community structure constitutes a consequent research gap in community ecology (Violle *et al.*, 2012; Enquist *et al.*, 2015).

Facilitation has been hypothesized to increase functional diversity (Gross *et al.*, 2009; Schöb *et al.*, 2012; Butterfield & Callaway, 2013). However, there are multiple ways by which facilitation may impact community structure (Gross *et al.*, 2009). Previous studies have suggested that facilitation benefits to maladapted species that can persist at low abundance within communities under the shelter of the nurse species (Bruno *et al.*, 2003; Liancourt *et al.*, 2005; Soliveres *et al.*, 2015a). If indirect facilitation, by decreasing the negative effect of a consumer on the associated communities, decreases a selective pressure on the associated communities, it should reduce trait filtering and favor the maintenance of maladapted trait combinations. We therefore expected facilitated communities to contain more distinct trait combinations, i.e. to have a greater functional diversity (H1), than communities that were not facilitated (Kikvidze *et al.*, 2015). Alternatively, some studies have shown that facilitation can also benefit to dominant species in some cases. Schöb *et al.* (2012) notably proposed that alpine cushions can either move, relax environmental pressures or both, in response to increasing elevation. By impacting the dominant status of species within communities, facilitation may thus modify the trait abundance structure of the whole community leading to flat or even bimodal traits distribution (Gross *et al.*, 2009, 2017, The trait abundance distribution hypothesis, H2). Finally, facilitated species often co-occur under nurse species with other beneficiaries. To persist under the nurse, beneficiaries may thus minimize competition with other plant species (Liancourt *et al.*, 2005), for instance via niche differentiation processes. In that case, facilitation should result in less niche overlap between the species of the associated communities and thus maximize functional evenness between species (the niche differentiation hypothesis, H3). Here we tested these three alternative hypotheses on the role of indirect facilitation on plant functional community structure.

Our study took place in tropical alpine peatland ecosystems, where cushion species are a



source of direct facilitation and host specific plant communities that are not found outside the cushions (Ruthsatz, 2012; Loza Herrera *et al.*, 2015). These ecosystems are used as rangeland (Buttolph et Coppock, 2004). Two cushion forming species dominate the peatlands: *Distichia muscoides* and *Oxychloe andina*. *D. muscoides* forms a compact cushion which decreases the possibilities for a grazer to harvest their leaves. *O. andina* develops very sharp and long leaves which repel grazers. A previous study has suggested that the protection of *O. andina* extends to its associated community whereas the one of *D. muscoides* does not (Danet *et al.*, view). We performed a grazing exclusion experiment and measured plant functional diversity using traits that are relevant in a grazing context on the associated communities, namely Leaf Dry Matter Content (LDMC), leaf thickness and maximum height. Comparison of the traits found in *D. muscoides* in the cases with and without grazing evaluates the effect of grazing in the absence of indirect facilitation, while the comparison between the cases with and without grazing in *O. andina* measures the effect of indirect facilitation.

## Methods

### Study site

Our study took place in the tropical alpine peatlands of the Palcoco Valley (16°08'50"S, 68°17'08"W) at an elevation of 4500 m a.s.l to the north of La Paz in Bolivia (Figure 14 and S22). The site has a tropical climate characterized by a short humid (December to march, rainfall reaches 410 mm and average temperature is 6.4 °C) and a long dry season (rest of the year, rainfall reaches 184 mm and average temperature is 4.5 °C, Loza Herrera *et al.*, 2015). Those peatlands, dominated by the two cushion species *D. muscoides* and *O. andina*, generate a specific wetland plant community that is absent outside the cushions (Ruthsatz, 2012; Loza Herrera *et al.*, 2015). The cushions species are considered as obligate nurses through direct facilitation for their associated plant communities because almost no plant species are found to grow outside the cushions.

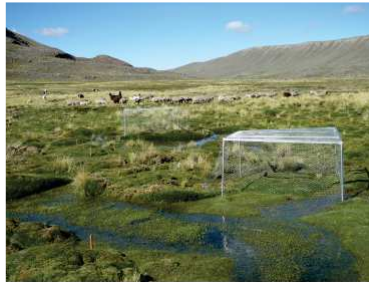


Figure 14: A peatland of the Palcoco valley with two exclusion cages.

## Experimental design

We set up a grazing exclusion experiment in two peatlands of the Palcoco valley 1.5 km distant from each other and taken as repetitions. Those peatlands are grazed by a domestic herd of around 300 individuals containing mainly llama *Llama glama* L., alpaca *Llama pacos* L. and few sheep (*Ovis aries*). The metal fences (1.5 x 1.5 x 0.5 m, Fig. 14) excluding grazers were established in February 2014 over *D. muscoides* and *O. andina* cushions. The fences were covered with chicken wire, permitting to also exclude medium to large herbivores naturally present such as viscacha (*Lagidium* sp). The studied plots had an area of 1 squared meter, letting a 25 cm thick border on each side inside the cage to avoid side effects. The fenced plots displaying unexpected signs of grazing were excluded from the analysis. In order to increase the statistical power of the analysis of grazing effects, the control plots were paired to the fenced plots and located about 1-2 m from each other. We sampled 40 plots in total: 10 ungrazed over *O. andina*, 10 ungrazed over *D. muscoides*, 10 control plots over *O. andina* and 10 control plots over *D. muscoides*. For a more extensive description of the experimental design, please refer to (Danet *et al.*, view).

## Data collection

Plot sampling occurred 22 months after the start of the grazing exclusion, in December 2015. We collected relative cover, maximum height and leaves of all the associated species present in each of the plots. To assess the response of the plant communities to grazing,

we measured a series of functional traits, which represent different dimensions of plant strategies. LDMC characterizes plant resource acquisition strategies and is negatively correlated with maximum relative growth rate, because of a trade-off between resource acquisition speed and nutrient conservation (Westoby *et al.*, 2002; Diaz *et al.*, 2004). LDMC has also been linked to palatability (Louault *et al.*, 2005), high values of LDMC being correlated with low palatability. Together, those covariations reflect the growth-defense trade-off (Lind *et al.*, 2013). There is also strong evidence that leaf mechanical properties play a role in deterring herbivores (Read et Stokes, 2006), notably the toughness (Ibanez *et al.*, 2013). The physical resistance of the leaves is largely linked to their thickness (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Leaf thickness was thus used to assess the variations in the physical resistance of the leaves. Although often measured as a major trait accounting for aboveground competition (Westoby, 1998), we also considered maximum height as the closest proxy for grazing effects (see Díaz *et al.*, 2001) and as an indicator of aboveground biomass (Catchpole et Wheeler, 1992).

In each plot and for each species, we sampled three leaves on four individuals and measured the maximum vegetative height of those individuals. For species with tiny leaves (i.e. leaves less than 2 mm large and 5 mm long), we collected the whole individual (Danet *et al.*, view). The trait collection followed standardized guidelines (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). 357 individuals were sampled in total.

## Data analysis

The thickness and height measurements were averaged in order to have a single trait observation per species and per plot. The traits were standardized (i.e. centered and scaled) across the whole data set to make their variations comparable, particularly regarding the comparison of the hypervolumes.

Since the plots contained only a few data points and since the species abundances were highly variables because of the extreme environment of the experiment, we merged all the plots of a given treatment combination for the subsequent analysis; this means that we had one community per treatment combination, i.e. four different communities in total. Each plot is was thus considered as a particular realization (replicate) of the community for a given treatment.

To overcome small sample size, we performed permutations and resamplings to achieve statistical inference. In simple terms, we randomized trait values in the communities to compare the observed communities with a null expectation (see next part for details). Those generated null communities provided a null distribution of parameters from which Standardized Effect Sizes (SES) were derived as the difference between the observed value ( $x_{obs}$ ) and the mean of the null value distribution ( $\bar{x}_{null}$ ), divided by the standard deviation of the null value distribution ( $s_{null}$ ) (Eq. 2.1).

$$SES = \frac{x_{obs} - \bar{x}_{null}}{s_{null}} \quad (2.1)$$

We used the null distributions to define the confidence intervals with  $\alpha= 0.05$ , by reporting the positions of the quantiles at 0.025 and 0.975, which respectively represent the lower and upper bounds of the confidence intervals. We derived  $P$ -values by computing the proportion of the  $N$  null communities ( $x_{i, null}$ ) showing an absolute difference superior or equal to the observed one (Eq. 2.2). We considered the difference as significant when this

proportion was below 5%.

$$P = \frac{\sum_{i=1}^N (|x_{i,null}| \geq |x_{obs}|)}{N} \quad (2.2)$$

**Hypothesis** The comparison between the grazed and the ungrazed communities for each of the two cushion species should reveal the effects of grazing and of indirect facilitation. For a given trait in the associated communities, (1) if the grazing excluded plots are not different from the grazed plots in both cushions, it would indicate that grazing had no effect; (2) if grazed and ungrazed plots are different for both cushion species, it would be difficult to conclude about indirect facilitation; (3) if there are differences only in *D. muscoides*, it would suggest that *O. andina* protects its associated communities against grazing; finally, (4) if the grazing excluded plots are different from the control plots only in *O. andina*, it would contradict our expectation that the protection against grazing provided by *O. andina* was better than the one of *D. muscoides*.

## H1: Phenotypic space

To characterize the amount of distinct trait combinations found in the associated communities, we evaluated functional diversity by computing the phenotypic space occupied by the associated communities, which is the multidimensional space occupied by all trait combinations. It measures the range of life strategies present in a given community (Lamanna *et al.*, 2014). The phenotypic space is a representation of the functional richness; a lower volume has been suggested to lead to a lower productivity, a lower resistance to invasions and a lower buffering of environmental conditions (Mason *et al.*, 2005).

## Hypervolume computation

The phenotypic space was obtained by computing a hypervolume of the trait values of the associated communities. Here, the hypervolume was restricted to a volume since only three traits were considered (vegetative height, leaf thickness and LDMC). Hypervolumes were

computed with the R package `hypervolume` (Blonder *et al.*, 2014) with the recommended parameters of the package. The hypervolume is computed with a multidimensional kernel density estimation. More details on the methods can be found in Blonder *et al.* (2014) and some of their applications can be found in the literature (Lamanna *et al.*, 2014; Loranger *et al.*, 2016; Blonder, 2016). Other approaches to analyze functional diversity in a multidimensional phenotypic space have been proposed (Carmona *et al.*, 2016a), but have, as far as we know, not been implemented yet (Carmona *et al.*, 2016b). Each of the traits had a different contribution to the phenotypic space but the hypervolume building was not highly unbalanced towards one variable (Table S11), suggesting that the trait combinations were not driven by one variable.

**Null model** To test if the volume of the phenotypic space occupied by the associated communities was different from that of a random mix of individuals coming from all the dataset, we computed a null phenotypic space. Therefore, we simulated 5000 null communities for each of the observed communities. Each null community was built by sampling species from the regional pool assuming that it has the same number of species as the observed one. Indeed, keeping the number of individuals identical in the observed communities and in their null counterparts is important since the functional space is expected to increase with the number of individuals (Blonder *et al.*, 2014).

**Hypothesis testing** To test if the differences in phenotypic space between treatments were significant, we compared the observed differences to the expected differences drawn from the null communities simulated as described above (Eq. 2.2).

## **H2: The abundance trait distribution**

To characterize the distribution of abundances of traits values, we computed their kurtosis and skewness, two parameters describing the shape of a distribution (respectively the "tailedness" and asymmetry of a distribution). High values of kurtosis mean that the distribution is peaked and that the abundance of traits are unevenly distributed, indicating

the dominance of few trait values. On the contrary, low values of kurtosis mean that the distribution of traits is flat and that the abundance of traits are evenly distributed, indicating low dominance (Enquist *et al.*, 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017). High values of skewness mean that the distribution is asymmetric and the abundance of traits are biased toward one direction (e.g. low or high trait values), indicating the presence of extreme trait values which can be interpreted as a result of environmental change or (Enquist *et al.*, 2015; Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017).

**Subsampling** To estimate the community trait distributions, we used a subsampling approach which consists in sampling individuals (i.e. observations) in species trait distributions (Enquist *et al.*, 2015). We assumed that the distribution  $X_{ijk}$  of the trait  $i$  of species  $j$  in a particular community  $k$  follows a normal distribution of mean  $\mu_{ijk}$  and standard deviation  $\sigma_{ijk}$  (Eq. 2.3).

$$X_{ijk} \sim \mathcal{N}(\mu_{ijk}, \sigma_{ijk}) \quad (2.3)$$

Based on the values of  $\mu_{ijk}$  and  $\sigma_{ijk}$  estimated from the data in each community, trait values were sampled in this distribution for  $n$  individuals per species, where the number of individuals was determined by the total number of individual observed in the community ( $N$ ) weighted by the relative cover of the species in the community. The advantages of this approach are that it allows to get more realistic trait distributions by using most of the information contained in the trait measurements and it takes into account intraspecific trait variations.

We only kept species which had at least 5 measurements for a given trait in a community in order to compute relevant estimations of standard deviations. The relative biomass of each species was approximated using their cover. The total cover of each species in the community was determined by summing their cover across the plots. The relative cover of each species in the community was obtained by scaling the sum of their cover to 1. Since there was in average of 6.5 species in each community, considering an average of 10 individuals per species and plot we proposed  $N = 650$  as a realistic number of individuals

in each community.

**Parameter estimation** After obtaining the simulated trait distributions,  $\bar{X}_{ijk}$ , we computed their skewness and kurtosis. Since we did not have community replicates per treatment, we used the jackknife method to evaluate the standard error of our parameter estimation (Chernick et LaBudde, 2011). The jackknife consists in computing parameters by removing one data point at a time and repeating the procedure as many times as the number of data points that the data set contains. To see if the parameters of the trait distributions were sensitive to one particular species present in the community, we jackknifed for the species absence in the community. It means that we computed the trait distribution parameters with one species of the community removed, as many times as the number of species present in the community. To decrease the variability due to the subsampling procedure, we ran three simulations for each species removal. We then averaged the parameter output of those three simulations for the analysis.

**Hypothesis testing** We used the variability created by the jackknife procedure to compute 95% confidence intervals of the parameters and to compare the treatments with each other. We performed Mann-Whitney rank tests to compare the treatments, and we used the Benjamini et Hochberg correction method to control for the inflation of the type I error due to multiple comparisons.

As skewness and kurtosis are mathematically linked (Gross *et al.*, 2017), we also tested if the link between kurtosis and skewness changed across treatments. Please find the details of the analysis and of the results in the Appendix (Fig. S24 and S23). The main result is that we did not find differences in the link between kurtosis and skewness, meaning that the variations of skewness and kurtosis were constrained by their mathematical relationship (Gross *et al.*, 2017), and thus could not be interpreted independently.

### **H3: Species niche differentiation**

#### **Niche differentiation**



The niche differentiation is defined as the degree of separation between species traits relative to the community. Niche theory predicts that the more the species traits overlap with each other, the more those species compete with each other because they harvest the same resource. A corollary is that species which have a perfect niche overlap cannot coexist (Levine et HilleRisLambers, 2009; HilleRisLambers *et al.*, 2012). We tested here how grazing and indirect facilitation affected the niche overlap between species.

To determine the niche differentiation of the species in the communities, we used the  $T_{IC}^{IP}$ , which is part of the T-statistics developed in Violle *et al.* (2012). The  $T_{IC}^{IP}$  is the mean intra-population variance relative the intra-community variance and is computed as follows:

$$T_{IC}^{IP} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sigma_{IP,i}^2}{\sigma_{IC}^2} \quad (2.4)$$

with  $\sigma_{IP,i}^2$  the trait variance of the species  $i$ ,  $\sigma_{IC}^2$  the trait variance of the community and  $N$  the number of species.

If the distributions of traits of the populations in a community completely overlap with each other,  $T_{IC}^{IP}$  is equal to 1. In contrast, if species traits are perfectly separated inside the community,  $T_{IC}^{IP}$  tends towards 0. The index was computed with the R package `cati` (Taudiere et Violle, 2015). We obtained one value per community and per trait.

We used a permutation procedure to determine if the differences between communities were significant. We compared the differences between treatments observed in the data to those expected under the null hypothesis. The null hypothesis assumed that the species traits are derived from a random sample of the community traits, meaning that the traits are shuffled between species. We simulated 5000 null communities per treatment and per trait. We then computed the  $P$ -values as defined in equation 2.2.

## Results

### H1: Phenotypic space

Grazing did not significantly decrease the phenotypic space of the associated communities in both cushion species (Fig. 15; *O. andina*: -34.7,  $P = 0.22$ ; *D. muscoides*: -10.8,  $P = 0.64$ ; Table S13).

The cushion type, however, significantly affected the phenotypic space of the associated communities, which was overall greater in *O. andina* than in *D. muscoides*, independently of the grazing status (Fig. 15 left panel; grazed: 71.5,  $P = 0.008$ ; ungrazed: 95.4,  $P = 0.002$ ). This suggests that the panel of life strategies developed by the associated communities in *O. andina* was larger than the one in *D. muscoides*.

The contribution of the different traits to the hypervolume (Table S11) showed that in *O. andina* (grazed community: 3.38; ungrazed community: 4.16) height contributed the most to the hypervolume in ungrazed plots while thickness was the largest contributor in grazed plots (Table S11; thickness: 4.21, height: 3.39, LDMC: 3.08). In *D. muscoides*, however, height contributed relatively less to the hypervolume than the other traits of the associated communities (grazed community: 1.07; ungrazed community: 1.41).

## H2: The abundance trait distribution

The shape of the trait distributions was clearly more affected by grazing in *D. muscoides* than in *O. andina* cushions (Figure 16).

In *D. muscoides* cushions, grazing significantly increased the kurtosis of the height and thickness distributions (height: -2.98,  $t_6 = -4.02$ ,  $P = 0.02$ ; thickness: -1.12,  $t_6 = -3.20$ ,  $P = 0.02$ ; Fig. 16a and 16c) as well as their skewness (height: -0.71,  $t_6 = -3.79$ ,  $P = 0.04$ ; thickness: -0.35,  $t_6 = -3.57$ ,  $P = 0.01$ ; Fig. 16d and 16f). The kurtosis and skewness of LDMC distributions were, however, not affected by grazing in *D. muscoides* cushions (kurtosis: -0.41,  $t_6 = -0.72$ ,  $P = 0.58$ ; skewness: -0.18,  $t_6 = -0.72$ ,  $P = 0.88$ ; Fig. 16b and 16e).

In contrast, grazing did not affect the trait distributions of the associated communities situated in *O. andina* (Fig. 16; Table S14), except for the kurtosis of the thickness distribution, which significantly increased in grazing exclusion plots (1.36,  $t_6 = 4.04$ ,  $P = 0.02$ ).

The associated communities were also compared across cushions, to see if and how cushion type affected the associated communities. Overall, the trait distributions of the associated communities situated in *O. andina* cushions were as, or significantly less, skewed and peaked than those in *D. muscoides* (Table S14; 10 comparisons over 12), except for the kurtosis of thickness and the skewness of height in ungrazed conditions, which were greater (respectively: 1.83,  $t_6 = 4.90$ ,  $P = 0.01$ ; 0.48,  $t_6 = 2.68$ ,  $P = 0.08$ ).

## H3: Species niche differentiation

The interspecific niche differentiation was more affected by grazing in *D. muscoides* than in *O. andina* (Fig. 17). However it was not significantly affected by the grazing status in neither of the two cushion species for leaf thickness (Table S16).

Grazing exclusion significantly decreased the mean species trait overlap ( $T_{\frac{IP}{IC}}$ ) of height and LDMC in *D. muscoides* cushions (height: -0.51,  $P < 0.05$ ; LDMC: -0.44,  $P < 0.05$ ), indicating that grazing increased species niche overlap in the associated community.

## RESULTS

---

In *O. andina* cushions, however, grazing exclusion did not significantly affect the  $T_{\frac{IP}{IC}}$  of the associated communities (height: 0.36,  $P = 0.07$ ; LDMC: 0.31,  $P = 0.07$ ), indicating that *O. andina* sustained niche differentiation when grazing was present.

However, when comparing the cushions within the same grazing status, the niche overlap of the associated species were not significantly different between associated communities situated in *O. andina* or in *D. muscoides* cushions, regardless of the trait considered (Fig. 17, Table S16).

ARTICLE 2. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR L'ORIGINALITÉ FONCTIONNELLE, LA DOMINANCE ET LA DIFFÉRENCIATION DE NICHE ENTRE LES ESPÈCES

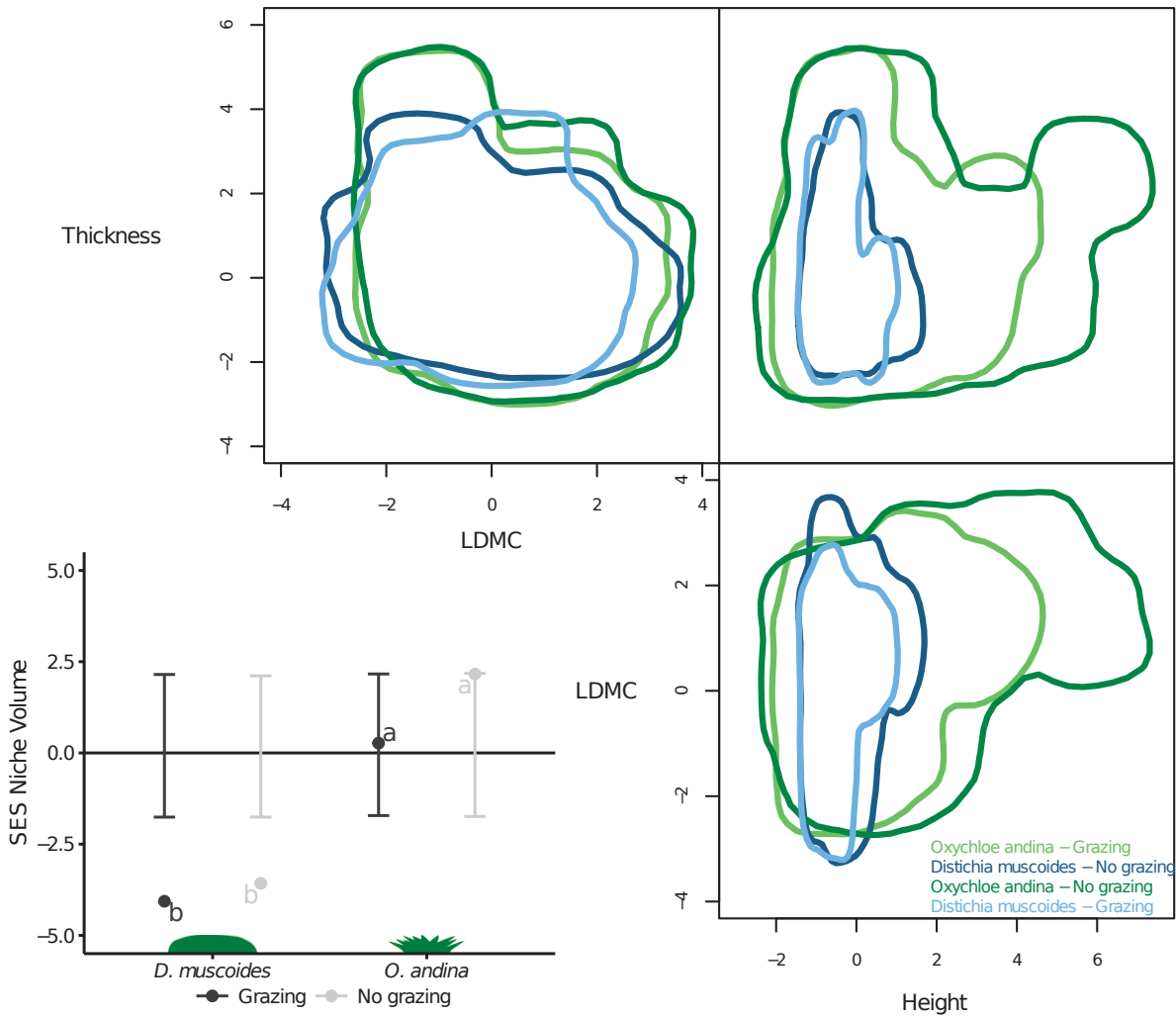


Figure 15: Main panel: volume of the hypervolume of the associated communities inside the nurse cushion species for control (light colors) and grazing exclusion (dark colors), in *O. andina* cushions (green) and *D. muscoides* cushions (blue). Below-left panel: Standardized Effect Sizes (SES) of phenotypic space of the associated communities inside the nurse cushion species for control (light grey) and grazing exclusion (dark grey). Different letters represent the significantly different groups according to the post-hoc contrasts (Table S13).

## RESULTS

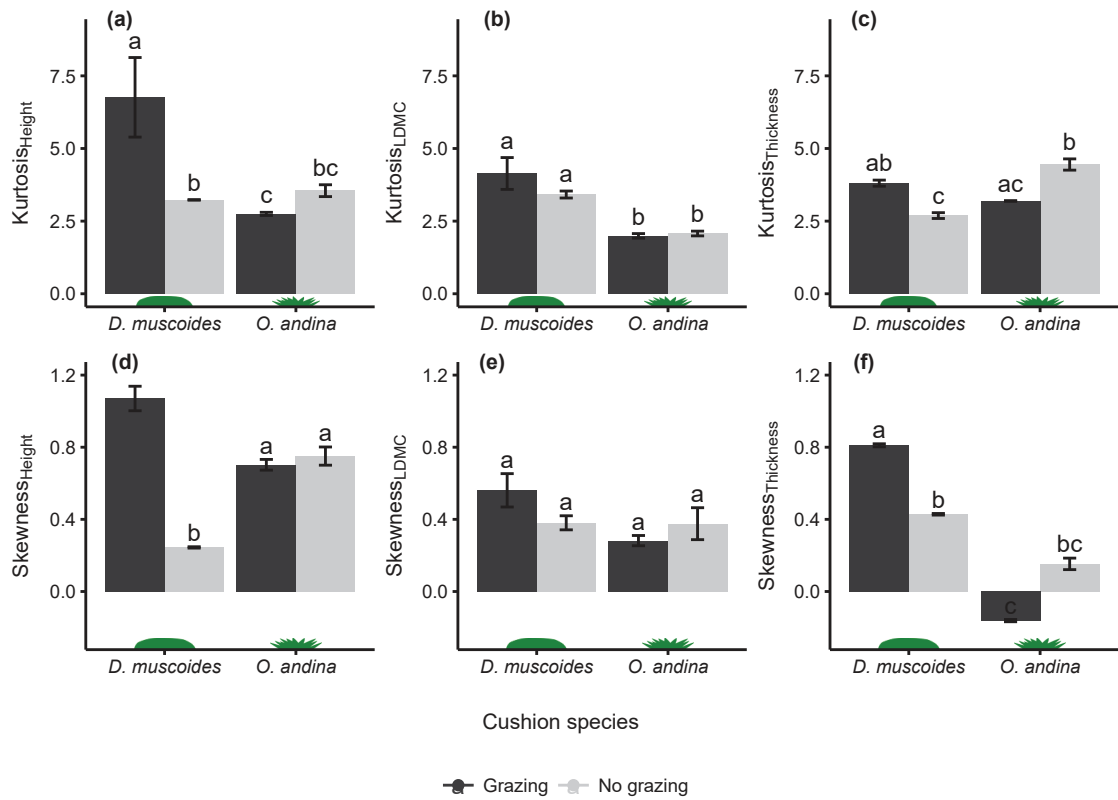


Figure 16: Kurtosis and skewness of the trait distribution of the associated communities inside the nurse cushion species for control (light grey) and grazing exclusion (d confidence interval built from the jackknife). Different letters represent the significantly different groups according to the post-hoc contrasts (Table S14).

ARTICLE 2. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR L'ORIGINALITÉ FONCTIONNELLE, LA DOMINANCE ET LA DIFFÉRENCIATION DE NICHE ENTRE LES ESPÈCES

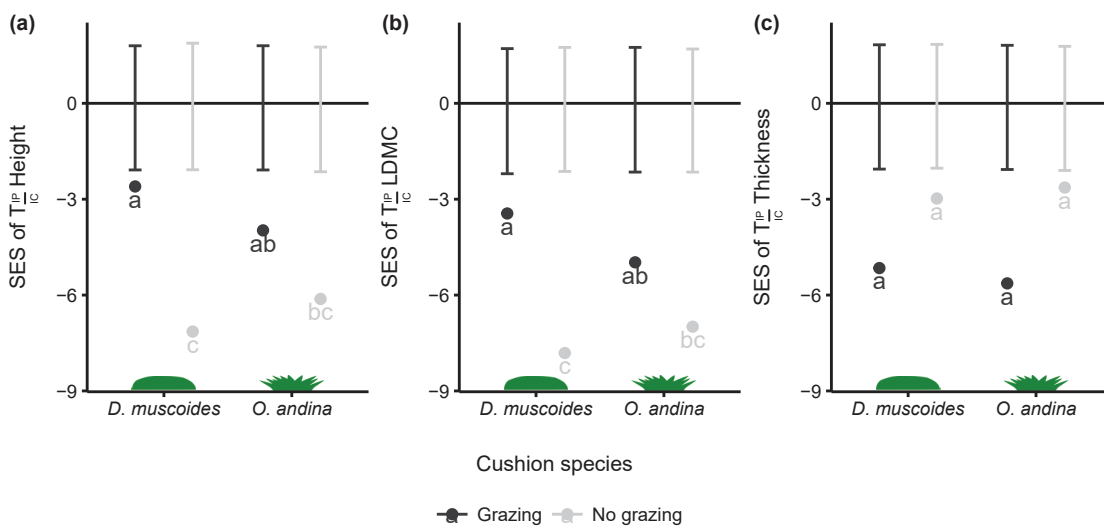


Figure 17: Standardized Effect Sizes (SES) of the T-statistic  $T_{IP/IC}$  (intra population variance relative to intra community variance) of the associated communities inside the nurse cushion species for control (light grey) and grazing exclusion (dark grey). Different letters represent the significantly different groups according to the post-hoc contrasts (Table S15). Lower is the value, more the species are packed.

## Discussion

We investigated the effect of indirect facilitation on contrasted facets of plant functional diversity in Bolivian tropical alpine peatlands using a grazing exclusion experiment. Our results did not allow to infer the effects of indirect facilitation on the phenotypic space of the community (H1) but suggest that, in grazed conditions, indirect facilitation can maintain higher evenness in the trait abundance distribution (H2) and a higher niche differentiation between beneficiary species (H3) than in the absence of indirect facilitation. Our results therefore suggest that indirect facilitation against herbivore do not benefit to rare species but can modify the abundance structure of the whole plant community and enhance the coexistence of co-occurring species within cushion plant species.

Facilitation has been primary hypothesis to benefit to biodiversity in harsh environments as it promote species outside their fundamental niche and allows them to persist with a subordinate status in a community (Bruno *et al.*, 2003; Liancourt *et al.*, 2005). At the community level, direct facilitation has been shown to increase species diversity (Cavieres *et al.*, 2014) and we made the hypothesis that indirect facilitation would increase the phenotypic space of a given community. We found no significant effect of grazing on the phenotypic space in the control cushion species (i.e. *D. muscoides*), therefore we cannot conclude about the effect of indirect facilitation through grazing on the amount of distinct trait combinations (H1). The previous work of Bruno *et al.* (2003); Soliveres *et al.* (2015c) suggested that facilitation could allow maladapted phenotypes to be maintained in unfavorable environments. This should translate into bigger phenotypic space. However, we found here that grazing did not affect phenotypic space in our study. This result is congruent with a previous work on grazing which suggested that grazing affects more the functional redundancy than the functional originality (Rota *et al.*, 2016). Overall we found no evidence that indirect facilitation promotes higher diversity of trait combinations.

According to our hypothesis H2, we found that indirect facilitation can impact the abundance structure of the trait distribution in the associated communities thereby affecting the dominance status in a community (Gross *et al.*, 2009). In *D. muscoides*, we found that the trait distribution of the associated communities in grazed plots were significantly more



peaked and skewed for maximum height and more skewed for the leaf thickness than in ungrazed plots. It was not the case in *O. andina*, suggesting that indirect facilitation had an effect on the maintenance of lower trait dominance in the associated plant communities (H2) for maximum height and leaf thickness. The skewness of leaf thickness distribution of the associated communities was significantly higher in grazed than in ungrazed plots in *D. muscoides*, but we found the opposite effect in *O. andina*. It suggests that indirect facilitation had not effect on leaf thickness evenness and that the *O. andina* structure or the environment created by it impose a strong selective effect on leaf thickness, which in turn increase dominance. We did not find any effect of grazing exclusion on the kurtosis and skewness of the LDMC distribution of the associated communities. This result is quite surprising because grazing is known to affect LDMC (Louault *et al.*, 2005; Peco *et al.*, 2005; Cruz *et al.*, 2010).

Our work on niche differentiation complements the approaches developed by Bruno *et al.* (2003); Bulleri *et al.* (2016) which focused on the consequences of the broadening of the species niche caused by facilitation to the entire community of beneficiaries. We found that, in *D. muscoides*, the  $T_{\frac{IP}{IC}}$  of the associated communities was significantly lower in grazed than in ungrazed plots for for maximum height and LDMC, indicating that the traits of those species overlap more each other. The fact that, in *O. andina*, the  $T_{\frac{IP}{IC}}$  of the associated communities was not significantly different in grazed compared to ungrazed plots for maximum height and LDMC, suggests that indirect facilitation maintained the niche differentiation between species of the associated communities for maximum height and LDMC (H3).

Overall, we found that the effect of grazing varies according to the traits and the facet of the community considered, here in the case of maximum height and leaf thickness, we found that the effects of grazing on dominance and niche differentiation were different and thus not completely dependent. However, we found an effect of indirect facilitation each time that there was a significant effect of grazing in *D. muscoides*, except for the kurtosis of leaf thickness suggesting that the effects of indirect facilitation are widespread and may be less variable than the effects of grazing.

One limitation of our work is that our dataset was limited, restricted to one site, and with only a bimodal grazing effect (present or absent). One problem of the bimodal grazing treatment is that it is not free from threshold effects and thus it limits the generality of the inference that can be made. Repeating this type of study along a grazing gradient would be necessary to fully assess the interplay between the effects of grazing and the effects of indirect facilitation on dominance and niche differentiation. As argued in a previous study (Danet *et al.*, view), comparing the associated communities living under two different cushion species to infer indirect facilitation is less definitive than a cushion/no cushion treatment, but this approach was constrained by the ecosystem in which we set up the experiment where almost no plant species is found to grow outside the cushions.

## Conclusion

There have been numerous calls in the literature about the need to introduce facilitative interactions in ecological theory (e.g. Bruno *et al.*, 2003; Michalet *et al.*, 2006; Bulleri *et al.*, 2016; Wright *et al.*, 2017). We test for the first time how indirect facilitation may simultaneously impact contrasted facets of plant functional diversity in harsh tropical alpine environment. Indeed, facilitative interactions have been shown to affect community composition (e.g. Callaway, 2007b) and ecosystem functioning (Cardinale *et al.*, 2002). Our results suggest that indirect facilitation can release the selective effects of grazing on plant communities by maintaining lower dominance and maintaining the niche differences between species but do not alter the functional strategy able to persist under this harsh condition. Our study hence implies that positive interactions can alter the predictions about the effect of an environmental pressure on the structure of communities, by maintaining low dominance and strong niche differentiation between the species.

*ARTICLE 2. EFFETS DE LA FACILITATION INDIRECTE SUR L'ORIGINALITÉ  
FONCTIONNELLE, LA DOMINANCE ET LA DIFFÉRENCIATION DE NICHE  
ENTRE LES ESPÈCES*

---

### ARTICLE 3

## EFFETS DES INTERACTIONS ENTRE BENEFICIAIRES SUR L'EFFET NET DES INTERACTIONS FACILITATRICE-BÉNÉFICIAIRE

Danet, Alain, Bautista, Susana, Anthelme, Fabien, ... & Kéfi, Sonia. Indirect interactions affect the outcome of beneficiary-benefactor interactions in early establishment: evidence from semi-arid steppelands in Spain.

## **Abstract**

The type of stress, its level and the plants life strategies have been suggested to be reliable predictors of plant-plant interactions. The modulations of pairwise plant-plant interactions has been tested in a number of ecosystems worldwide between, e.g., a shrub and a beneficiary. However, how predictions from experiments performed on pairs of plant individuals scale up to the community level remains, as far as we know, a major research gap in our understanding of interactions in plant communities. A well-accepted expectation in pair-wise experiments is that the net effect of the interaction between a benefactor and a beneficiary is positively linked with the beneficiary's sensibility to stress. We conducted a manipulative experiment to test if this prediction held when considering a community of beneficiaries, and how it depended on the beneficiary species present. We manipulated the beneficiary species, the diversity of the beneficiary community, the water supply and the type of microsite (below a benefactor or in an open site) in which the beneficiary communities were growing. The experiment was set up in a Mediterranean steppeland of the South-East of Spain. The differences in the survival trends of the different beneficiary species in the open sites allowed to rank the species according to their stress tolerance. We found that, in monospecific beneficiary communities, the net effect of the benefactor-beneficiary interactions was positively correlated to the sensibility of the beneficiary species to stress, confirming previous results and predictions. However, in multispecies beneficiary communities, this relationship was absent, suggesting that the interactions between beneficiaries can affect the observed net effect of the interactions between benefactors and beneficiaries. Furthermore, the net effect of the benefactor-beneficiary interactions was globally higher in multispecies communities. Overall our study suggests that the upscaling of the predictions from pair experiments to the community level is not trivial and opens new stimulating perspectives for our understanding of plant-plant interactions in nature.

## Introduction

Species interactions are known to be fundamental drivers of community composition (Agrawal *et al.*, 2007). In particular, competition has been proposed to be a main determinant of species composition in plant communities (Chesson, 2000; Grime, 2006a; HilleRisLambers *et al.*, 2012; Levine *et al.*, 2017). Many studies have also stressed the commonness of positive interactions between plants (Bruno *et al.*, 2003; Callaway, 2007b) and their effects on species richness (Gross, 2008; Cavieres *et al.*, 2014), community composition (Kikvidze *et al.*, 2015) and their role on ecosystem properties such as productivity (Cardinale *et al.*, 2002) and resilience (Kéfi *et al.*, 2007a,b). Some plants, generally referred to as "benefactors" or "nurses", can have direct positive effects on other plants by improving the environmental conditions beneath their canopy, e.g. by decreasing the soil erosion, buffering the daily fluctuations in temperature, and increasing water retention (Callaway, 2007b). Direct positive interactions between plants have been extensively studied in plant communities, particularly between an adult benefactor and a beneficiary (pair-wise experiment) (Callaway, 2007b). When two plants are interacting, competition and facilitation typically operate simultaneously, their sum being referred to as a net effect (which can be positive, negative or neutral, Maestre *et al.*, 2003; Barner *et al.*, 2016; Graff et Aguiar, 2017). Several studies have suggested that the net effect of plant-plant interactions is modulated by the type and the amplitude of the stress and by the strategies of the plants involved in the interaction (*sensu* Grime, 2006a, e.g. competitor, stress-tolerator).

The review of Maestre *et al.* (2009) provided predictions about the modulations of the net effect of benefactor-beneficiary interactions according to the stress type and amplitude and to the strategy of the plants in interaction. Liancourt *et al.* (2005) showed that the species that are the most stressed are also the most facilitated. The study of Graff et Aguiar (2017) also supports that the strategy of the species in interaction matters for the outcome of plant-plant interactions. Such pair-wise experiments have thus provided a lot of insights to predict the net effect of interactions between a benefactor and a beneficiary plant. How those insights are translated at the scale of the community is still an open question.

In a natural environment, we can reasonably imagine that it is common that several

beneficiaries co-occur under a benefactor rather than only one (enabling studies of benefactor effects on associated plant communities). The interactions between beneficiaries could significantly affect the observed net effect of the interactions between the benefactor and a focal beneficiary. However, we have no information about how the predictions of pair-wise experiments behave when a community of beneficiaries is considered, resulting in a research gap in the pathway towards a better understanding of the outcome of benefactor-beneficiary interactions in nature. Based on the previous work of Liancourt *et al.* (2005) about the link between the stress-tolerance of the beneficiary and the outcome of benefactor-beneficiary interactions, we questioned if beneficiary-beneficiary interactions can change the benefactor-beneficiary ones. More specifically, we tested if (1) the outcome of benefactor-beneficiary interactions is related to the stress-tolerance of the beneficiaries, (2) the identity of the beneficiaries composing the community can modify this relationship.

We conducted a one year transplant experiment in a Mediterranean steppeland in Spain. We transplanted sapling communities in open sites or below shrubs. We used three beneficiary species which were expected to vary in terms of their tolerance to water stress. We manipulated the composition of the sapling communities, building monospecific communities for each of three species and diverse communities with the three species present but the same number of saplings. We have also manipulated water supplementation, one of the main stress in the area, as the level of stress is known to be also an important driver of the net effect of interactions between benefactors and beneficiaries (He *et al.*, 2013).

## Material & Methods

### Study area

The experiment was conducted at a field site in the Murcia region, Southeastern Spain (37°57'33"N, 1°00'17"W – 172 m a.s.l.). Climate is semiarid Mediterranean with a very high interannual variability. Annual rainfall follows a bimodal distribution, with two rainy seasons (spring and autumn) and a very dry and warm summer. Mean annual rainfall is

297 mm with mean monthly rainfall ranging from 3 mm in July to 36 mm in October. Mean annual temperature is 18.6 °C with monthly averages ranging from 10.6 °C in January to 27.6 °C in August (Murcia Meteorological Station, 38°00'7"N - 1°10'15"W-61 m a.s.l.; period: 1984-2010). Soils are thin (20-50 cm), silt-loam (32% sand, 47% silt, 21% clay), and basic (pH = 8.7), developed over marls. The area is a mosaic of moderately steep slopes covered by alpha-grass (*Stipa tenacissima*) steppes and abandoned agricultural terraces built on the streambeds. The terraces in the study site were abandoned in the 80s and 90s and progressively colonized by forbs and shrubs. At present, the perennial vegetation is dominated by the shrub species *Artemisia herba-alba* and *Anthyllis cytisoides*, which can be found either as monospecific patches of one or a few individuals or coexisting in multispecies patches. Marginal goat grazing occurs in the area. *A. herba-alba* shrubs are not palatable and may exert a positive effect on the highly palatable species *A. cytisoides* by protecting young individuals from both goat grazing and predation by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*), which is the dominant native herbivore in the area (Verwijmeren et al., in review).

## Experimental design

To test if benefactor-sapling interactions are linked to the capacity of the saplings to endure stress, we selected three common shrub species of the Mediterranean steppes as beneficiary species, namely *Anthyllis cytisoides*, *Dorycnium pentaphyllum* and *Pistacia lentiscus*, which are commonly found to co-occur (Amat et al., 2015). *A. cytisoides* and *D. pentaphyllum* are Fabaceae and *P. lentiscus* belongs to the Anacardiaceae family. All those species have characteristics which are usually depicted as favorable to endure arid climate. *A. cytisoides* is a drought-avoider, dropping its leaves during the summer thereby decreasing the transpiring area (Haase et al., 2000). *P. lentiscus* is a late successional evergreen shrub which can develop a dense root system at the sapling stage within their year of planting (Maestre et al., 2003). It can also increase the water storage in its leaves during the bad season (Maestre et al., 2004), the thick cuticle of its leaves (Coste, 1937) limiting the loss of water by evapotranspiration. *D. pentaphyllum* is a low-growing species known for its resistance to water stress (Caravaca et al., 2003). Its leaves are composed by segments,



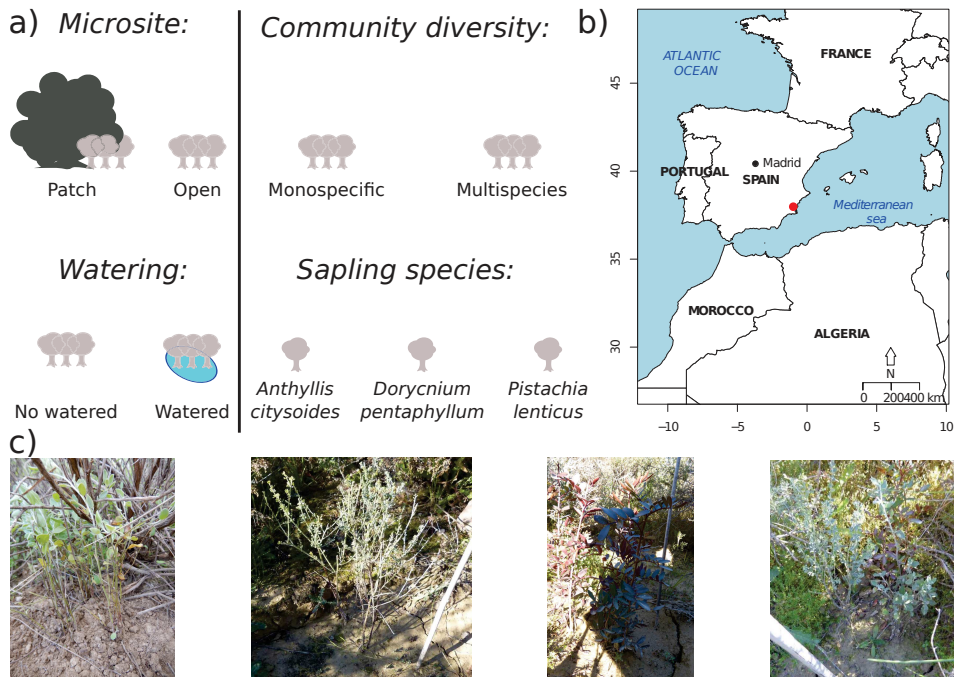


Figure 18: Experimental design. a: the different variables manipulated were the (i) type of microsite (open or beneath the canopy of a benefactor), (ii) the water supplementation, (iii) the community diversity and (iv) the sapling species; b: location of the field site (red dot) in the Murcia region; c: different pictures of the sapling communities from the left to the right: *Anthyllis cytisoides*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Pistachia lentiscus* and the mixture of the three species.

decreasing the transpiring surface.

The saplings were grown in the open air in a nursery located at 30 km from the study site (Viveros Muzalé S.L., Abanilla, Spain). They were grown in controlled wet conditions in 200 ml containers with a mixture of peat and coconut fiber. There were about 6 months at the time of transplantation. The benefactor species, *A. herba-alba*, is a pioneer shrub and common non-palatable species which is pioneer in deserts (Alados *et al.*, 2006).

Four variables were manipulated: the sapling species, the community diversity, the water supply and the microsite where the sapling communities were set. The sapling species variable had three modalities: *A. cytisoides*, *D. pentaphyllum* and *P. lentiscus*. The community diversity variable had two modalities: monospecific and multispecies, and the water supply two as well: yes or no. Finally, the microsite variable had two modalities: open or patch

(i.e. beneath the canopy of *A. herba-alba*). Overall, we had 16 treatment combinations ( $4 \times 2 \times 2$ ). The treatment combinations were replicated 20 times and distributed within 3 main terraces comprising respectively 7, 7 and 6 replicates.

Because of the abundance of grazers in the area (mainly rabbits), all the terraces were fenced with 1.80 meters height wire grid fences and reinforced by chicken wire extending from about 60 cm above ground to 20 cm below ground. The transplantation took place from 23 October to 4 November 2015, on planting holes of approximately  $25 \times 25 \times 25$  cm that were dug manually. The holes corresponding to the patch treatment were located beneath the canopy of a benefactor, about 20 cm apart from the main stem of the plant, and oriented north to maximize the shading effect. One week before the beginning of the plantation, the area received about 40 mm of natural rainfall, which provided excellent initial moisture conditions for the introduced saplings. The holes were randomly attributed to the different treatments. We planted three plants per hole, following a triangular arrangement in which the plants were equally distant from each other (around 10 cm). The containers, in which the plants came from the green house, contained each several individuals. To exclude the mortality due to the transplant shock in the further analysis, we only kept the holes in which at least one individual from the original container was alive in January. We removed the supernumerary individuals by cutting their stems at the basis. The watering treatment was applied in January, March, April, May, June, July, August and October 2016 by putting 1.5 L of water by hole. We recorded the survival, basal diameter from January to October 2016 as well as the Photosynthetic Active Radiation (PAR), temperature, soil moisture. The experiment has thus run during 13 months, from October 2015 to November 2016.

## Data analysis

We will present here only the results on the basal diameter in March, i.e. five months after the beginning of the experiment. The basal diameter is closely related to the total biomass (Fig. S27, Catchpole et Wheeler, 1992). We focused on the results in March because it is the period where both survival and growth were maximum (respectively Fig. S28 and S29). To quantify the growth of the basal diameter, we used the Relative Growth

Rate (RGR, eq. 3.1), which is commonly used to analyze plant growth. In our analysis, we used the unbiased formula proposed by Hoffmann et Poorter (2002):

$$RGR_t = \frac{\ln(X_t) - \ln(X_{t0})}{\Delta t} \quad (3.1)$$

with  $X$  the variable considered,  $t$  the time and  $\Delta t$  the time since the start of the experiment.

The net effect of the benefactor-beneficiary interactions was estimated with the Neighbor-effect Intensity index (NInt<sub>A</sub>, Díaz-Sierra *et al.*, 2016). This index satisfies several mathematical properties which are important such as (i) standardization which allows comparisons between different species, (ii) symmetry which ensures that the same quantity removed or added will have the same effect on the index, (iii) boundedness and (iv) the possibility of computing an estimation error. All those properties are shared by the NInt<sub>A</sub> and are also shared by another commonly used index, the RII (Armas *et al.*, 2004). The NInt<sub>A</sub> and the RII only differ from each other by their type of symmetry, respectively additive and commutative. The additive symmetry makes that, for example, an increase or decrease in performance of ten (i.e., +10 or -10) will be translated in the same amount of variation by the NInt<sub>A</sub> index whereas in the case of a commutative symmetry in RII, it is the multiplicative effect of performance which will be translated in the same amount of variation (for example a performance multiplied by 10 and divided by 10), resulting in a underestimation of the positive effects (see Díaz-Sierra *et al.*, 2016, for details). The NInt<sub>A</sub> is computed as follows:

$$NInt_A = 2 \frac{\Delta P}{P_{-N} + |\Delta P|} \quad (3.2)$$

with  $P$  being the performance of the target species, in open sites ( $P_{-N}$ ) and the difference between the performance in patches and in open sites  $\Delta P$ . The pairs of open-patch holes needed to compute the NInt<sub>A</sub> were determined by using a proxy of the distance between

two holes, i.e. their label number. In each terrace, the label IDs of the holes were disposed in the sequence in which they appear in the plot. The pairs were computed by minimizing the sum of the distances between the open sites and the patches thanks to the Hungarian algorithm (function `LP_SAP` in the `clue` R package).

We performed an ANOVA on the basal diameter RGR of march including all the variables manipulated in the experiment, in which we estimated both the simple effects and the effects of the interactions between them. The terrace ID was considered as part of the replicates and was not included in the ANOVA as a fixed effect since we were not interested in the effect of each particular terrace and it was not included either as a random effect since the modality number (i.e. 3) was too low to obtain a relevant estimate of the variance due to the terrace. The survival analysis was performed with the Cox proportional hazards model (function `coxph` in the `survival` R package). The correlations between the species rank stress-tolerance and the  $NInt_A$  were estimated using the spearman correlation rank test. The differences between the  $NInt_A$  in monospecific and multispecies communities were tested using t-tests. The  $P$ -values were adjusted for the inflation of type I errors due to multiple comparisons with the Benjamini & Hochberg correction method (function `p.adjust` in the `stats` R package). All the analysis were performed with R version 3.3.3 (R Core Team, 2017).

## Results

We first investigate the survival of the saplings in the open sites (i.e. without benefactor). Indeed this allows ranking the sapling species in terms of their strategies. Considering only the monospecific and the not watered treatments, survival was high in the open sites until June (Figure 19, Table S18, proportion of survival  $> 0.98$ ), i.e. eight months (june) after the transplantation. *Anthyllis cytisoides* had the higher proportion of survival at the end the experiment (13 months, november), followed by *Dorycnium pentaphyllum* and *Pistachia lentiscus* (respectively  $0.50 \pm 0.12$ ,  $0.10 \pm 0.05$  and  $0.04 \pm 0.04$ , Table S18). The differences in survival proportions between species were higher at eight than at 13 months but with the same ranking (i.e. *A. cytisoides*, *D. pentaphyllum*, *P. lentiscus*, respectively  $0.94 \pm$

0.06,  $0.86 \pm 0.08$  and  $0.74 \pm 0.12$ ).

The  $R^2_{\text{adj}}$  of the Cox proportional hazard model was low when considering all the treatments (0.03). The survival trends of *P. lentiscus* and *D. pentaphyllum* were significantly different than those of *A. cytisoides* (Wald test on the  $\beta$ coefficients:  $Z = 7.444$ ,  $P < 0.0001$ ;  $Z = 9.118$ ,  $P < 0.0001$ ; Table S17). Overall, the community diversity and the watering treatments did not significantly affect the survival trends (respectively  $Z = 0.955$ ,  $P = 0.3395$ ;  $Z = -0.134$ ,  $P = 0.8932$ ) nor the ranking. However, their effects were marginally significant for *P. lentiscus* (respectively  $Z = -1.695$ ,  $P = 0.09$ ;  $Z = -1.836$ ,  $P = 0.07$ ). Together, those results on survival in open sites indicated that the three sapling species are ranked in terms of degree of stress tolerance independently of the community composition (Figure 19), *A. cytisoides* being the most stress tolerator and *P. lentiscus* the least stress tolerator.

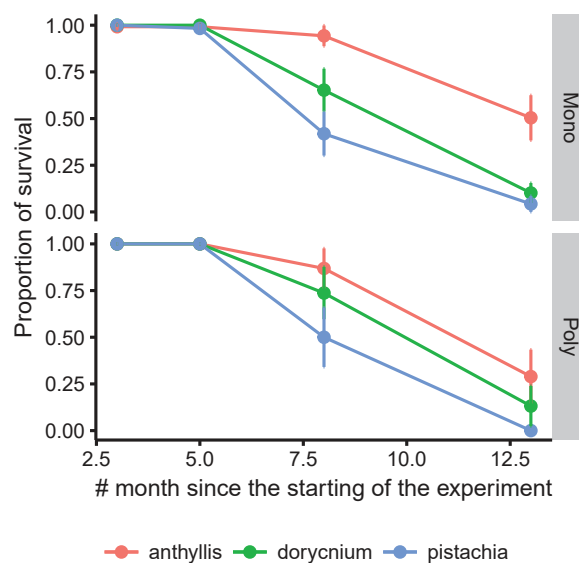


Figure 19: Proportion of survival of the saplings in the open sites for the three species (red: *Anthyllis cytisoides*, green: *Dorycnium pentaphyllum*, blue: *Pistacia lentiscus*) during the experiment. The dots represent the mean and the bars the 95% confidence intervals. Upper panel correspond to saplings in monospecific communities whereas the lower panel displays saplings in multispecies communities. Data gather the not watered treatment

We now look at the ANOVA results to assess the relative effects of the manipulated treatments on the basal diameter RGR of march (3 months) because it is the month which

*RESULTS*

Factor	DF	SS	MS	F-values	P-values	sig. lvl
species	2	0.2066	0.1033	42.63	0.0000	***
watering	1	0.0297	0.0297	12.26	0.0005	***
ms:species:com	2	0.0221	0.0111	4.56	0.0107	*
com	1	0.0078	0.0078	3.23	0.0728	n.s.
ms:com	1	0.0069	0.0069	2.85	0.0919	n.s.
ms:species	2	0.0137	0.0069	2.83	0.0597	n.s.
ms:watering:com	1	0.0056	0.0056	2.29	0.1304	n.s.
species:com	2	0.0083	0.0041	1.70	0.1829	n.s.
ms:watering	1	0.0038	0.0038	1.58	0.2091	n.s.
watering:com	1	0.0033	0.0033	1.36	0.2447	n.s.
species:watering	2	0.0059	0.0030	1.23	0.2943	n.s.
ms:species:watering:com	2	0.0048	0.0024	0.99	0.3712	n.s.
ms:species:watering	2	0.0018	0.0009	0.37	0.6886	n.s.
species:watering:com	2	0.0005	0.0003	0.10	0.9019	n.s.
ms	1	0.0002	0.0002	0.06	0.8029	n.s.
Residuals	849	2.0577	0.0024			

Table 1: ANOVA summary of the complete model from the experiment (all the manipulated variables and the interactions between them) considering the basal diameter RGR of March. The adjusted R squared is 0.11. DF: Degree of freedom, SS: Sum of Squares, MS: Means of Squares, \*:  $P < 0.05$ , \*\*:  $P < 0.01$  and \*\*\*:  $P < 0.001$ . species: identity of the sapling (*Anthyllis cytisoides*, *Dorycnium pentaphyllum* or *Pistachia lentiscus*), com: diversity of the sapling community composition (monospecific or multispecies community), watering: intermittent water supplementation (yes of no), ms: microsite (open or patch).

maximized both growth and survival (cf *Data analysis*). The  $R^2_{adj}$  of the ANOVA on basal diameter was 0.11, indicating that the manipulated variables and their interactions explained only 11% of the total variance (Table 1). Species (i.e. sapling species identity), watering and the interaction ms×species×com (i.e. microsite×sapling identity×diversity of the community) were the only significant effects (respectively  $F = 42.63$ ,  $P < 0.0001$ ;  $F = 12.26$ ,  $P = 0.0005$ ;  $F = 4.56$ ,  $P = 0.01$ ). Looking at the Means of Squares (MS), sapling identity had an effect on basal diameter that was three times more important than watering and ten times more important than the triple interaction (MS were respectively 0.10, 0.03 and 0.01). Microsite (i.e. open or patch) had the least important effect (MS = 0.0002), indicating that nursing had a negligible effect on basal diameter compared to the other variables, such as species identity and watering. The effects of species diversity ('com' in

table 1), the interactions  $ms \times com$  and  $ms \times species$  were marginally significant and of the same magnitude (respectively MS equaled to 0.0078, 0.006 9 and 0.0069).

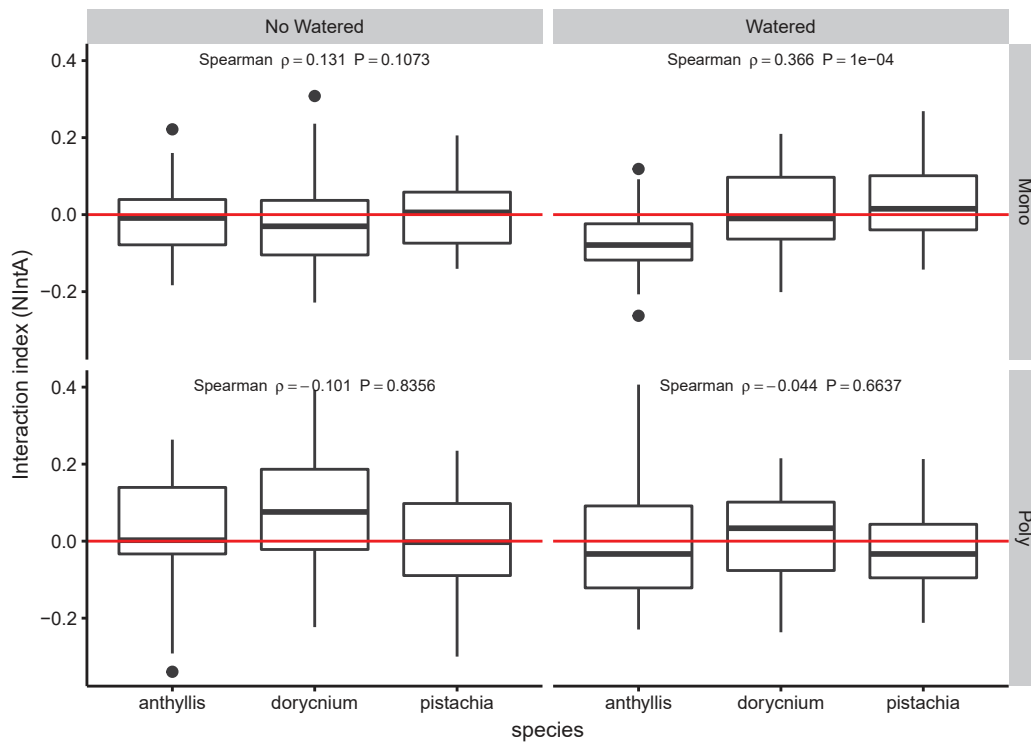


Figure 20: Net effects of the interactions between the benefactor and the beneficiaries (i.e. the saplings) ranked from the most to least stress tolerance, respectively *Anthyllis cytisoides*, *Dorycnium pentaphyllum* and *Pistacia lentiscus*.

We now turn to the analysis of the results of the interactions between the benefactor and the beneficiaries. The net effect of the interactions between the benefactor and the beneficiaries was overall not significantly different from 0 (Fig. 20 TO CHECK). Interestingly, in monospecific communities, we found a positive correlation between the stress-tolerance rank of the species and the net effect of the interaction between the benefactor and the beneficiaries, meaning that the most stress tolerant species (*A. cytisoides*) had the most negative net effect with the benefactor (Fig. 20 upper panels); that correlation was only significant in the watered treatment (Spearman's  $\rho = 0.296$ ,  $P = 0.001$ ). Conversely, in multispecies communities, we found a slightly negative correlation both in the watered and the not watered treatments (respectively  $\rho = -0.101$ ,  $P = 0.84$ ;  $\rho = -0.044$ ,  $P = 0.66$ ;

## RESULTS

Fig. 20 lower panels), indicating that the interactions between the different species of beneficiaries can affect the net effect of the benefactor-beneficiary interactions.

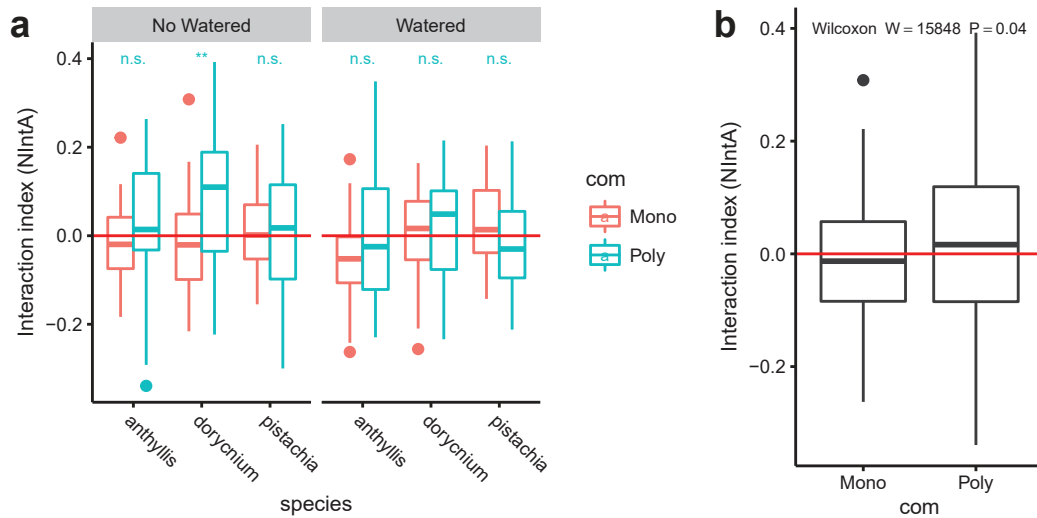


Figure 21: Comparison of the net effect of the benefactor-beneficiary interactions between monospecific and multispecific communities. The significance of the difference was tested with a two-sided Wilcoxon signed-rank test. The red horizontal bar is placed at  $NIntA = 0$ . (a): For each species, ranked from the most to least stress tolerance, respectively *Anthyllis cytisoides*, *Dorycnium pentaphyllum* and *Pistacia lentiscus*. (b): Global comparison between monospecific and multispecies communities.

We found that saplings benefited more from their interactions with the benefactor when they were in multispecies communities, except for *P. lentiscus* in the watered treatment. The difference between the multi- and monospecific treatments was however only significant for *D. pentaphyllum* in the not watered treatment (Fig. 21a). When pooling the species and the watering treatments, we found that on average the net effect of the saplings-benefactor interaction was significantly higher in multispecies than in monospecific communities ( $W = 15848$ ,  $P = 0.04$ , Fig. 21b), suggesting that intraspecific competition between saplings was higher than the interspecific one. The variability of the interaction index seemed also higher in multispecies than in monospecific communities, indicating that there could be more complex mechanisms happening such as species dominance.



## Discussion

We studied how benefactor-beneficiary interactions depended on the beneficiary community composition and on the watering conditions using an experiment in a Mediterranean steppeland of the South-Eastern Spain. We found a positive correlation between the beneficiary stress-tolerance ranking (from the highest to the lowest) and the benefactor-beneficiary net effect when sapling communities were monospecific but not when they were multispecific. We also found that the benefactor-beneficiary net effects were globally higher in multispecies communities than in monospecific ones. Our results thus imply that interactions between beneficiaries are important to take in account for the prediction of benefactor-beneficiary interactions.

The explained variations of the basal diameter RGR (Relative Growth Rate) were mainly due to beneficiary species identity and water supplementation (Table 1). We found that beneficiary species differed in their capacity to survive in open sites and that those differences began to occur during the summer, suggesting that those differences were mainly due to differences in their capacity to tolerate conditions of summer droughts (water limitation and high maximum temperature). We deduced that those species were ranked along a gradient of stress-tolerance from *A. cytisoides* to *P. lentiscus* (highest to the least stress tolerant).

Based on this result, we tested if the stress-tolerance characteristics of the beneficiary species were linked to the net effect of their interactions with the benefactor (*A. herba-alba*). In monospecific communities, we found a positive link between the net effect of the benefactor-beneficiary interactions and the sensibility of the beneficiary species to stress. This suggests that the most maladapted species are the most facilitated, as found by Liancourt *et al.* (2005). Interestingly, this pattern was absent in the multispecies community treatment, indicating that the interactions between beneficiaries can modify the observed net effect of the benefactor-beneficiary interaction.

It is noteworthy that water supplementation was the second variable which explained the most variation of RGR (preceded by the beneficiary identity), stressing the harshness of

the environmental conditions during the experiment. At the same time, the watering treatment was not found to modify or even reverse the pattern of benefactor-beneficiary net effects and their modulations by the community composition (Table 1).

Overall, the net effect of the benefactor-beneficiary interactions was higher in multispecies communities (Figure 21b), highlighting the importance of the interactions between beneficiaries. From our perspective, two mechanisms acting or not simultaneously can explain this pattern. The (1) intercompetition between beneficiary species (i.e. in multispecies communities) was more intense than the intraspecific one (i.e. in monospecific communities) in open sites, resulting in worse RGR of the beneficiaries or (2) intercompetition between beneficiary species (i.e. in multispecies communities) was less intense than the intraspecific one (i.e. in monospecific communities) beneath the benefactor, resulting in higher RGR. Both mechanisms would lead in a higher net effect of the benefactor-beneficiary interactions. Overall, our results suggest that the benefactor releases competition between the beneficiaries.

Despite the fact that we observed that beneficiaries had, on average, higher net effects with the benefactor in multispecies communities, we could not infer which part is coming from dominance effects or releases from intraspecific competition. Another limitation of the study is that the results that we reported are mainly due early establishment effects (within 3 months) because we did not retrieve the effects when comparing January to March (3 to 5 months) or March to June (5 to 8 months). However, other studies have suggested that the early establishment stage could be an important driver of community composition (Lazenby, 1955; Benayas *et al.*, 2002; Engels *et al.*, 2011; Chu et Adler, 2015).

The net effect of the benefactor-beneficiary interactions was overall neutral, in line with the predictions of Maestre *et al.* (2009) and the results of Graff et Aguiar (2017), which suggest that a resource-based stress such as water often results in negative or neutral net effects of benefactor-beneficiary interactions. Our results are also in line with the hypothesis that the net effect between a target plant and a benefactor is related to its distance from its ecological optimum (referred as individual stress model in Soliveres *et al.*, 2015c). By documenting this relationship, we complement the study performed by Liancourt *et al.* (2005) in mesoxeric calcareous grasslands. Our study, in line with the work of (Michalet

*et al.*, 2015a, 2017), confirms the importance of indirect interactions in shrub-community interactions. The most original contribution of our study is that we tested if the predictions of (Maestre *et al.*, 2009) and the results of previous pair experiments (Liancourt *et al.*, 2005; Graff et Aguiar, 2017) about the role of plant strategies in the modulations of the net effects of the benefactor-beneficiary interactions held in a community context; our results suggest that they do not. Indeed, we found that the most facilitated species in monospecific communities were not the same as the one in multispecies communities (in agreement with Liancourt *et al.*, 2005; Maestre *et al.*, 2009).

Our study opens stimulating perspectives about how interactions between beneficiaries vary when living beneath a benefactor rather than in open areas; this could contribute to the more general coexistence theory (Chesson, 2000; HilleRisLambers *et al.*, 2012) by hinting at how a benefactor may modify the interactions between the beneficiary plant species (Bulleri *et al.*, 2016). This step seems fundamental to our understanding of the impact of nursing at the scale of an associated community, and our study constitutes a first link between pair experiments and natural community manipulations (Soliveres *et al.*, 2015c).

## CONCLUSION GÉNÉRALE

### Retour sur les résultats obtenus

L'objectif général de ces travaux de thèse était la poursuite de l'exploration des liens évoqués en introduction entre les stratégies des plantes en interaction, l'environnement, le bilan des interactions entre les plantes et la composition des communautés, en utilisant une approche expérimentale sur deux sites en Espagne et en Bolivie. Nous rappellerons ici brièvement l'originalité de chacun des chapitres, ainsi que les résultats principaux.

Le chapitre 1 avait pour but d'étudier les effets de la facilitation indirecte à travers le pâturage sur deux aspects du filtre environnemental exercés par le pâturage, à savoir sa position et son intensité respectivement représentés par la moyenne et la variance de la distribution des traits fonctionnels des communautés de plantes associées à des plantes facilitatrices. Nous avons considéré trois traits pertinents dans un contexte de pâturage, à savoir la Teneur en Matière Sèche des Feuilles (TMSF), l'épaisseur des feuilles et la hauteur végétative. Nous avons trouvé que la facilitation indirecte maintenait la TMSF moyenne des communautés associées contrairement à quand elle est absente, ainsi que la variance de la distribution de la hauteur maximale des communautés associées, mais pas la moyenne de cette dernière. Ces résultats suggèrent que la facilitation indirecte dépend du trait considéré et peut affecter indépendamment les paramètres de position (la moyenne) et de dispersion (la variance) de la distribution de traits fonctionnels. En d'autres termes, notre étude suggère que la facilitation indirecte diminue indépendamment sur le changement de position du filtre et son intensité.

Le chapitre 2, qui repose sur le même jeu de données, portait sur les effets de la facilitation indirecte à travers le pâturage sur la structuration fonctionnelle au sein des communautés associées, également à partir des caractéristiques des distributions de traits de ces communautés. Nous avons spécifiquement posé la question des effets de la facilitation indirecte sur (i) le maintien de combinaisons de traits maladaptatifs (en contexte de pâturage) dans les communautés associées, sur (ii) la dominance de certaines valeurs de traits au sein des

communautés, et sur (iii) la différenciation de niche des espèces au sein de la communauté. Pour cela, nous avons utilisé (i) la taille de l'espace fonctionnel, (ii) deux paramètres de la forme de la distribution des traits (i.e. l'asymétrie et l'aplatissement), et (iii) le ratio de la variance intrapopulation sur la variance intracommunauté. Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la facilitation indirecte sur la taille de l'espace fonctionnel, puisque le pâturage ne l'a pas affectée non plus. Par contre, nous avons trouvé que la facilitation indirecte maintenait des distributions de traits plus étalées et moins asymétriques que dans le cas où elle est absente, ce qui signifie moins de dominance de valeurs particulières de traits dans les communautés associées. Finalement, nos travaux montrent que la facilitation indirecte participe au maintien des différences de niche entre les espèces, malgré la présence d'une pression environnementale.

Le chapitre 3 pose la question de la transférabilité des prédictions faites sur l'effet net des interactions entre une plante facilitatrice et une plante bénéficiaire à l'échelle des communautés. Pour répondre à cette question, nous avons créé des communautés de plantules mono- ou pluri-spécifiques sous des plantes facilitatrices ou en milieu ouvert. Nous avons trouvé une corrélation positive entre la sensibilité des espèces au stress et l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire dans les communautés monospécifiques, confirmant ainsi les prédictions et les travaux précédents (Maestre *et al.*, 2009; Liancourt *et al.*, 2005). Cependant nous avons montré que cette corrélation est absente lorsque la communauté de bénéficiaires est composée de plusieurs espèces, suggérant que les interactions interspécifiques entre plantules peuvent avoir un effet non négligeable sur l'effet net des interactions facilitatrice-plantule. Ce résultat indique plus largement que les prédictions faites à partir des expérimentations entre paires de plantes ne sont pas directement pas transposables aux communautés.

Au delà des liens étroits que tissent nos résultats avec la littérature sur les interactions positives, nous pouvons établir une connexion entre certains de nos résultats et leur inclusion dans les théories contemporaines en écologie. Les chapitres 1 et 2 sont liés aux règles d'assemblage dans les communautés. Les résultats du chapitre 1 suggèrent que la facilitation indirecte peut modifier le filtre interne déterminant l'assemblage des communautés, à la fois au niveau de la position de ce filtre et de son intensité. Les conséquences de ces modifi-

cations sont explorées dans le chapitre 2, nos résultats suggérant que la facilitation indirecte maintient une plus faible dominance dans les communautés ainsi que la différenciation de niche entre les espèces. Ces travaux mettent en évidence que la prise en compte des interactions positives peut changer de manière significative nos prédictions sur les effets d'une pression environnementale sur les communautés. Ainsi nos travaux montrent que la facilitation indirecte peut neutraliser en partie les effets d'une pression environnementale. Les communautés de plantes bénéficiant de la facilitation indirecte ressemblent alors à celles qui ne subissent pas de stress.

En particulier, la prise en compte de la présence d'une espèce facilitatrice pourrait rendre la mobilisation des outils du champ des métacommunautés pertinente, voire indispensable, pour comprendre la structuration de ces communautés. Les résultats du chapitre 3 ouvrent des perspectives très stimulantes sur la façon dont une plante facilitatrice peut changer les interactions entre espèces bénéficiaires. Cette étude, bien que très liée dans sa genèse aux travaux sur la modulation de l'effet net des interactions facilitatrice-bénéficiaire (e.g. Maestre *et al.*, 2009; Soliveres *et al.*, 2015c), trouve un écho dans la récente revue de la littérature par Levine *et al.* (2017). Les auteurs de cette revue constatent que toutes les théories de coexistence actuelles considèrent uniquement les interactions entre paires d'espèces, alors qu'une littérature de plus en plus abondante révèle l'importance des effets des interactions indirectes. Les travaux du chapitre 3 font écho à la nécessité de développer un cadre conceptuel et théorique capable de rendre compte de cette complexité.

Malgré l'importance des effets de la facilitation indirecte que nous avons montré dans ces travaux, et nous l'évoquerons dans la partie suivante, ces travaux ne nous disent rien sur l'importance respective des différents processus d'assemblage des communautés (e.g. sélection, dispersion, dérive, spéciation).

## Limites des travaux menés

Les expérimentations et les analyses menées dans cette thèse possèdent certaines faiblesses qu'il convient d'exposer ici. Dans le chapitre 1 et 2, la variable de pâturage est bimodale (oui

ou non), ce qui limite la portée de l'inférence que l'on peut faire à propos de la dépendance des traits ou des variables considérées sur les effets de la facilitation indirecte. En effet, les variables bimodales rendent les résultats sensibles aux effets de seuil. Des études considérant des gradients de pâturage pourraient apporter des réponses plus complètes. Une autre limitation est due à notre jeu de données limité qui nous a contraint, au chapitre 2, à considérer l'existence d'une seule communauté par traitement et à utiliser des méthodes de permutation pour obtenir une inférence statistique. Une autre limite de ces travaux est que l'inférence que nous pouvons faire à partir de notre expérimentation est assez faible concernant l'importance relative des différents processus sur la composition des communautés étudiées<sup>1</sup>. En effet, nous n'avons testé que le processus de sélection due au pâturage. Nous ne pouvons pas affirmer quelle est la contribution relative des processus de dispersion, de dérive et de sélection (mise à part celle du pâturage) sur la composition des communautés associées<sup>2</sup>. Concernant le chapitre 3, l'expérimentation menée est principalement limitée par l'utilisation d'un protocole ne permettant pas (i) d'inférer les interactions entre paires de plantules, ni (ii) de séparer les interactions positives des interactions négatives (estimation des effets nets<sup>3</sup>). Nous verrons dans les perspectives comment certaines de ces limites pourraient être surmontées.

## Perspectives

Comme nous l'avons vu précédemment, les résultats de cette thèse ouvrent des perspectives de recherche stimulantes dont une partie sera évoquée ici. Nous pouvons passer assez vite sur le fait qu'il serait nécessaire de répéter l'étude du chapitre 3 le long d'un gradient de ressources pour confronter les prédictions de l'hypothèse de gradient de stress (voir page 14) à notre dispositif expérimental. Concernant les chapitres 1 et 2, il serait également

---

1. Un article du blog *ecological rants* sur le sujet : [lien vers l'article](#)

2. Voir page 21 sur les métacommunautés.

3. Voir l'encadré sur la quantification des interactions entre plantes page 9

pertinent de répliquer ce type d'expérimentation le long d'un gradient de pression de pâturage afin de pouvoir conclure sur la question de la dépendance de l'effet de la facilitation indirecte au trait considéré, comme cela a été évoqué plus tôt.

Au cours de l'expérimentation présentée dans le chapitre 3, nous avons récolté des feuilles et mesuré des traits fonctionnels des plantules dans les différents traitements, à savoir la TMSF, la Surface Spécifique des Feuilles (SSF) ainsi que la hauteur maximale des individus. Les deux premiers traits sont liés à la stratégie d'exploitation des plantes et distinguent les plantes "acquisitrices" des plantes "conservatrices" de ressources. Dans la lignée des travaux de Gross *et al.* (2009) et de Violle *et al.* (2009), il serait intéressant d'étudier les effets des interactions facilitatrice-plantule et plantule-plantule sur les traits fonctionnels développés par les plantules. Par exemple, on peut s'attendre à ce que l'analyse de ces traits révèle que les plantes bénéficiaires situées sous des plantes facilitatrices possèdent une stratégie plus dirigée vers l'acquisition des ressources grâce à l'amélioration de l'environnement sous la canopée des plantes facilitatrices.

Dans un second temps, il serait intéressant de tester le lien entre des caractéristiques démographiques (dynamique de la croissance relative du diamètre basal et courbe de survie) et la variation des traits fonctionnels avec l'approche utilisée dans les travaux de Adler *et al.* (2014). Un second angle de développement des travaux menés au chapitre 3 serait de confronter nos résultats sur les interactions facilitatrice-bénéficiaire et entre bénéficiaires à des données de co-occurrences in situ. Finalement, une expérimentation de compétition (ou facilitation) entre les différentes espèces de plantules paire à paire permettrait d'inférer leurs différences de niches et leurs différences de valeur sélective à l'aide du cadre de travail développé par Godoy et Levine (2014).

Une autre perspective de ces travaux de thèse serait d'étudier l'effet conjoint de la facilitation directe et indirecte à travers le pâturage sur certaines propriétés de l'écosystème. Pour cela, on pourra réutiliser un modèle qui transpose un milieu aride en automate cellulaire (Kéfi *et al.*, 2007b). Dans ce modèle, la facilitation indirecte à travers le pâturage aura lieu depuis une plante protectrice (possédant des défenses contre le pâturage) vers une plantule bénéficiaire (ne possédant pas de défenses) et son effet résulte en une diminution de l'effet du pâturage sur l'établissement d'un nouvel individu adulte. Nous avons considéré



un compromis entre la production de défenses et l'habilité à exploiter les ressources, faisant de la plante bénéficiaire une meilleure compétitrice que la plante protectrice. Le développement de ce modèle aura pour but d'étudier l'effet de l'interaction entre deux mécanismes de facilitation sur les domaines de stabilité de l'écosystème.

Dans la littérature sur la facilitation et l'hypothèse du gradient de stress, et ce malgré l'abondance d'études expérimentales sur le sujet, il n'existe pas à ma connaissance de modèle mathématique mécaniste qui ait étudié les raisonnements sur la modulation des interactions entre plantes selon leur stratégie de vie ainsi que le type et l'intensité du stress (Maestre *et al.*, 2009). Il y a au moins deux avantages à cette approche. La modélisation mathématique, dès la construction du modèle, révèle toutes les hypothèses implicites de notre raisonnement. Une fois le modèle posé, son analyse révèle de façon rigoureuse les conséquences des interactions entre les mécanismes inclus dans le modèle. On peut penser que ce type de modèle saura fournir un niveau de compréhension et de rigueur que l'on ne peut pas obtenir par le raisonnement verbal. Le développement du modèle de Jabot et Pottier (2012), qui décrit les stratégies de Grime (e.g. compétitrice et tolérantes au stress) à l'aide du formalisme mathématique de Tilman me paraît être une bonne piste pour tester les prédictions de Maestre *et al.* (2009). Une perspective intéressante consisterait à intégrer la facilitation dans ce type de modèle.

Une autre perspective de recherche prometteuse serait, de façon plus générale, d'intégrer la facilitation dans la théorie moderne de la coexistence (HilleRisLambers *et al.*, 2012). Cette théorie propose que la coexistence stable ou non de deux espèces résulte de leurs différences de niche et de valeur sélective. La différence de niche entre deux espèces qui est nécessaire à leur coexistence stable est positivement corrélée à leur différence de valeur sélective. Des expérimentations, une élégante façon de calculer les différences de niche et de valeur sélective entre paires d'espèces et couplé à un simple modèle de compétition font la force de cette théorie. Cependant, il est important de noter que la méthode de calcul des différences de niche et de valeurs sélectives entre paires d'espèces dans ce type d'étude (Godoy et Levine, 2014; Chu et Adler, 2015; Kraft *et al.*, 2015b; Godoy *et al.*, 2017) n'est valide que si les coefficients d'interactions ( $\alpha$ ) sont positifs, c'est à dire que l'effet d'une espèce sur une autre est forcément négatif et représente donc exclusivement des

interactions négatives (Chu et Adler, 2015). Un premier objectif serait donc de trouver une méthode pour calculer la différence de niche et de valeur sélective entre deux espèces qui serait tout aussi élégante que celle utilisée en ce moment (e.g. Godoy et Levine, 2014) mais qui laisserait la possibilité de les calculer en présence d'interactions positives (Chu et Adler, 2015). Par exemple, la question de savoir comment la facilitation peut s'intégrer dans le diagramme proposé par HilleRisLambers *et al.* (2012) me paraît prometteuse, dans la lignée de la première tentative proposée par Bulleri *et al.* (2016).

## Utilisation des approches fonctionnelles

### Certaines limites

L'utilisation des traits fonctionnels s'est imposée comme un outil commun aux écologues des communautés, nous l'avons vu, par le lien étroit que certains possèdent avec la valeur sélective des individus (voir page 17). Il est néanmoins possible que nous sur-interprétions les patrons observés de variation des traits fonctionnels. Par exemple, les travaux de Kraft *et al.* (2015b) suggèrent que les différences de traits entre espèces qui sont basées sur un seul trait ne permettent pas d'obtenir des séparations de niches stabilisant la coexistence entre deux espèces en compétition. De plus, il est probable que des distributions de traits similaires puissent émerger de processus différents, rendant l'inférence de l'effet d'un processus particulier à partir de l'observation d'un patron assez difficile (Kraft *et al.*, 2015a). Les travaux de Spasojevic et Suding (2012) suggèrent également que plusieurs processus d'assemblage peuvent intervenir en même temps dans les communautés.

Une question se pose alors : quel type d'information est contenu dans les distributions de traits fonctionnels ? C'est la question que s'est posée la communauté des écologues après la publication du livre de Hubbell (2001). Ce dernier a finalement, après de nombreux débats, posé la question fondamentale de l'information contenue dans les distributions d'espèces rang-abondances au sein des communautés. Est-il, par conséquent, possible d'inférer des processus de sélection à partir des patrons observés ? Suite aux travaux de Hubbell, de nombreux travaux se sont penchés sur la possibilité d'extraire l'effet de certains processus

comme la dérive et la dispersion pour inférer les processus de sélection. Par exemple, le modèle nul proposé par Laroche *et al.* (2015) prend en compte les effets des processus de mutation, de migration et de dérive pour permettre de détecter des processus de sélection dans les patrons de corrélation entre nombre d'espèces et quantité de diversité génétique. Plus récemment, le cadre de travail développé par Munoz *et al.* (2017) permet de prendre en compte des processus neutres et alors donc d'inférer la présence et l'importance des processus de sélection comme déterminants de la distribution des traits d'une communauté.

Ce problème m'amène à une critique plus large de l'utilisation massive des modèles basés sur la randomisation des valeurs de traits dans une communauté. Quand la distribution des données de traits au sein d'une communauté diffère d'une distribution aléatoire, on aura souvent tendance à les interpréter comme un signe de la présence de processus de sélection. Pourtant, les enseignements à tirer des travaux que nous avons évoqué ici, sont que les processus neutres tels que la dérive et la migration peuvent tout aussi bien générer des patrons non aléatoires que la sélection. Concernant l'étude de la variation des traits fonctionnels le long de gradient environnementaux, l'étude de Peres-Neto *et al.* (2016) suggèrent que les CWM (*Community Weighted Means*, voir page 48), couramment utilisés en écologie des communautés peuvent créer des relations CWM-environnement très fortes uniquement avec un gradient environnemental spatialement structuré, même quand les traits sont distribués aléatoirement (produisant donc une erreur de type I élevé).

## Utilité en conservation en question

La biologie de la conservation a une longue tradition d'ancrage dans la biologie des populations, une approche "espèce centrée". La biologie des populations utilise des outils permettant d'identifier les stades cruciaux pour la croissance à long terme des espèces avec des outils tels que les matrices de Leslie qui ont donné naissance à des types d'analyses tels que l'Analyse de Viabilité des Populations (*Viability Population Analysis*) et le calcul de l'effectif minimum pour assurer la viabilité d'une population (*Minimum Viable Population*). Le domaine de la conservation a également une longue tradition d'approche "espace centrée" avec la création d'aires protégées pour la vie sauvage animale, florale, etc. . .

L'échelle du trait fonctionnel constitue un niveau de description inférieur à celui de l'espèce, permettant de comparer les variations observées entre sites, écosystèmes ou biomes indépendamment de l'identité des organismes qui les portent. Cette approche nécessite de récolter des traits sur un grand nombre d'espèces. Les ressources étant limitées (temps et moyens financiers), on privilégie la récolte de peu de traits sur chacune des espèces. Dans le cas de la conservation d'espèces menacées et de faible effectif ("espèce centrée"), la priorité étant de décrire de la manière la plus exhaustive possible les caractéristiques de ces espèces (afin de trouver les déterminants qui permettront de la conserver), l'approche par traits fonctionnels aura un intérêt limité, car elle ne permettra pas en général d'obtenir une description assez fine (Mcgill *et al.*, 2006).

Pour mettre en évidence des zones à protéger en priorité ("espace centré"), l'approche fonctionnelle aura plus de pertinence. Par exemple des travaux suggèrent que la structure fonctionnelle des communautés réagit aux perturbations (Mouillot *et al.*, 2013). Dans ce cas, connaître les traits des espèces peut nous indiquer si la perturbation affecte uniformément les espèces de la communauté ou seulement un certain type fonctionnel. Dans le dernier cas, cette information peut permettre d'orienter plus efficacement les efforts de conservation. La description de la diversité fonctionnelle peut également compléter la description de la diversité taxonomique et phylogénétique (Devictor *et al.*, 2010) et détecter des formes de rareté qui ne sont pas seulement basées sur les abondances (Violle *et al.*, 2017). Ces approches, complémentaires, peuvent être alors utilisées comme autant d'angles de vue nous aidant à ne pas trop simplifier notre perception de la biodiversité.

Dans le terme "trait fonctionnel", il y a "fonctionnel" et dans "fonctionnel", il y a "fonction". Il me semble qu'il y ait une utilisation abusive non-négligeable de la diversité fonctionnelle comme indicateur du bon fonctionnement des écosystèmes voir du soutien de services écosystémiques<sup>4</sup>. Si l'on veut conserver les services que nous fournissent nos écosystèmes, il suffirait de conserver le maximum de diversité fonctionnelle. Cependant, le lien expérimental entre fonctionnement et diversité reste ténu. Encore une fois, ce sont dans les communautés de plantes que ce lien a pu être établi (Tilman *et al.*, 2014). Le fonction-

---

4. Définition de la FAO : multiples avantages que la nature apportent aux sociétés humaines tels l'approvisionnement en nourriture, la régulation de la qualité de l'air, culturel, ...

nement d'un écosystème y est souvent réduit à la production de matière sèche au cours d'une saison de végétation. Le glissement de la diversité fonctionnelle vers les services écosystémiques est alors assez périlleux.

Des travaux ont également montré que la relation entre la diversité fonctionnelle et le fonctionnement des écosystèmes se trouve souvent saturante (e.g. lien productivité-diversité), impliquant l'existence de redondance des espèces (Tilman *et al.*, 2014). Des auteurs, et notamment Walker (1992) ont alors suggéré que la redondance fonctionnelle des espèces pourrait être utilisée pour identifier les priorités de conservation, en particulier vers les groupes fonctionnels les moins pourvus en espèces (qui contiennent le moins de redondance). Cependant, la présence de cette redondance n'a été établie que pour très peu de propriétés d'écosystèmes, laissant la porte ouverte à la possibilité que ces espèces n'aient pas d'effet redondant sur d'autres propriétés des écosystèmes. Une autre critique que l'on peut faire de ces approches est qu'elles ne prennent pas en compte les interactions entre les organismes. Des espèces considérées redondantes peuvent en effet avoir des liens forts avec d'autres espèces considérées comme originales. Leur perte pourrait alors entraîner des cascades d'extinctions provoquant la disparition de l'espèce que l'on souhaitait protéger au départ.

## ANNEXE I

### MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DU PREMIER CHAPITRE

**D** : *Distichia muscooides*

**O** : *Oxychloe andina*

**G** : Grazing treatment

**NG** : No Grazing treatment

**DF** : Degree of Freedom

**DF<sub>res</sub>** : residuals Degree of Freedom

**CI<sub>min</sub>** : Lower bound of Confidence Interval at 95%

**CI<sub>max</sub>** : Upper bound of Confidence Interval at 95%

**t** : t statistic from the t-test

**W** : W statistic from the Wilcox-test

**Table S2** Minimum statistical detectable difference with 80% power

**Table S3** Summary results of the General Linear Model performed on the associated community traits

**Table S4** Summary results of the General Linear Model performed on the nurse community traits

**Table S5** T-test results for the associated vegetative cover

**Table S6** Summary results of the ANOVA performed on the associated community traits

**Table S7** T-test results for the nurse traits

**Table S8** T-test results for community richness

**Table S9** T-test results for CWM

**Table S10** T-test results for CWV

index	trait	type	difference
cwm	height	paired	3.69
cwm	height	two.sample	4.90
cwm	ldmc	paired	66.65
cwm	ldmc	two.sample	88.31
cwm	thickness	paired	0.09
cwm	thickness	two.sample	0.12
cwv	height	paired	8.59
cwv	height	two.sample	11.38
cwv	ldmc	paired	4764.23
cwv	ldmc	two.sample	6312.61
cwv	thickness	paired	0.02
cwv	thickness	two.sample	0.03

Tableau 2: Minimum detectable difference for beneficiary species with a power of 0.80 for paired t-tests and two sample t-tests. Differences are expressed in the units of the variable for the CWM and in squared units for the CWV.

Trait	Variable	$R^2_{adj}$	DF	$DF_{res}$
height	cwm	0.72	5	35
height	cwv	0.47	5	35
ldmc	cwm	0.39	5	35
ldmc	cwv	-0.03	5	35
thickness	cwm	-0.02	5	35
thickness	cwv	-0.06	5	35

Tableau 3: Summary results of General Linear Models for the beneficiary communities.



Trait	$R_{adj}^2$	DF	$DF_{res}$
height	0.70	5	35
ldmc	0.31	5	33
thickness	0.80	5	35

Tableau 4: Summary results of General Linear Models for the nurse species.

Variable	contrast	Mean	CI <sub>min</sub>	CI <sub>max</sub>	t	DF	p value
cover	DNG - DG	15.890	8.953	22.827	5.182	9.0	0.001733
cover	ONG - OG	13.315	5.830	20.800	4.024	9.0	0.004141
cover	OG - DG	-18.360	-27.953	-8.767	-4.049	16.4	0.001776
cover	ONG - DG	-5.045	-17.124	7.034	-0.897	13.8	0.385103
cover	OG - DNG	-34.250	-45.087	-23.413	-6.640	17.9	0.000019
cover	DNG - ONG	20.935	7.955	33.915	3.411	16.4	0.004141

Tableau 5: Results of contrast t-tests for associated community vegetative cover.

trait	index	term	df	statistic	p.value	star
height	cwm	Cushion	1	89.2	0.000	***
height	cwm	Site	1	0.5	0.487	
height	cwm	Cushion :Grazing status	2	6.3	0.005	**
height	cwm	Residuals	35			
height	cwv	Cushion	1	35.9	0.000	***
height	cwv	Site	1	0.0	0.843	
height	cwv	Cushion :Grazing status	2	1.1	0.341	
height	cwv	Residuals	35			
ldmc	cwm	Cushion	1	12.0	0.001	**
ldmc	cwm	Site	1	11.5	0.002	**
ldmc	cwm	Cushion :Grazing status	2	2.6	0.089	
ldmc	cwm	Residuals	35			
ldmc	cwv	Cushion	1	0.2	0.655	
ldmc	cwv	Site	1	0.4	0.508	
ldmc	cwv	Cushion :Grazing status	2	1.1	0.337	
ldmc	cwv	Residuals	35			
thickness	cwm	Cushion	1	2.8	0.100	
thickness	cwm	Site	1	0.0	0.973	
thickness	cwm	Cushion :Grazing status	2	0.1	0.875	
thickness	cwm	Residuals	35			
thickness	cwv	Cushion	1	0.0	0.849	
thickness	cwv	Site	1	1.8	0.190	
thickness	cwv	Cushion :Grazing status	2	0.1	0.942	
thickness	cwv	Residuals	35			

Tableau 6: Summary results of ANOVA for the beneficiary communities

Traits	contrast	Mean	CI <sub>min</sub>	CI <sub>max</sub>	t	DF	p value
ldmc	DNG - DG	-61.372	-96.470	-26.274	-4.135	7.0	0.008755
ldmc	ONG - OG	31.263	-18.217	80.743	1.429	9.0	0.280043
ldmc	OG - DG	1.277	-37.908	40.461	0.072	11.0	0.944120
ldmc	ONG - DG	32.540	-27.908	92.988	1.148	14.9	0.322897
ldmc	OG - DNG	64.676	35.844	93.508	4.730	17.1	0.001139
ldmc	DNG - ONG	-95.939	-152.217	-39.662	-3.697	12.5	0.008536
thickness	DNG - DG	-0.020	-0.194	0.155	-0.253	9.0	0.805733
thickness	ONG - OG	-0.025	-0.214	0.165	-0.292	9.0	0.805733
thickness	OG - DG	0.676	0.492	0.860	7.748	17.2	0.000001
thickness	ONG - DG	0.652	0.510	0.794	9.732	15.9	0.000000
thickness	OG - DNG	0.696	0.515	0.877	8.095	17.0	0.000001
thickness	DNG - ONG	-0.671	-0.810	-0.533	-10.290	16.3	0.000000
height	DNG - DG	0.182	0.018	0.346	2.511	9.0	0.039895
height	ONG - OG	0.031	-0.212	0.273	0.286	9.0	0.781346
height	OG - DG	1.411	1.059	1.764	8.617	13.6	0.000001
height	ONG - DG	1.442	1.146	1.738	10.357	15.4	0.000000
height	OG - DNG	1.229	0.847	1.611	6.799	16.6	0.000005
height	DNG - ONG	-1.260	-1.594	-0.926	-7.931	17.8	0.000001

Tableau 7: Results of contrast t-tests for nurse traits.

	Variable	contrast	Mean	CI <sub>min</sub>	CI <sub>max</sub>	t	DF	p value
1	richness	DNG - DG	0.4	-1.422	2.222	0.497	9.0	0.757679
2	richness	ONG - OG	0.1	-1.387	1.587	0.152	9.0	0.882459
3	richness	OG - DG	-1.3	-3.211	0.611	-1.440	16.1911524	0.253177
4	richness	ONG - DG	-1.2	-2.734	0.334	-1.643	17.9950014	0.235413
5	richness	OG - DNG	-1.7	-3.762	0.362	-1.734	17.6979713	0.235413
6	richness	DNG - ONG	1.6	-0.139	3.339	1.940	17.1048957	0.235413

Tableau 8: Results of paired t-test for richness associated communities.

Traits	contrast	Mean	CI <sub>min</sub>	CI <sub>max</sub>	t	DF	p value
ldmc	DNG - DG	52.819	13.009	92.629	3.001	9.0	0.029846
ldmc	ONG - OG	-11.911	-53.901	30.079	-0.642	9.0	0.537078
ldmc	OG - DG	90.108	40.190	140.026	3.808	17.0	0.008408
ldmc	ONG - DG	78.197	18.680	137.715	2.801	14.9	0.029846
ldmc	OG - DNG	37.289	-15.342	89.920	1.490	17.8	0.230713
ldmc	DNG - ONG	-25.378	-86.982	36.225	-0.873	16.1	0.474788
thickness	DNG - DG	0.028	-0.033	0.089	1.030	9.0	0.462767
thickness	ONG - OG	-0.002	-0.085	0.080	-0.063	9.0	0.951312
thickness	OG - DG	0.067	-0.028	0.162	1.503	14.1	0.462767
thickness	ONG - DG	0.064	-0.007	0.136	1.895	17.4	0.449172
thickness	OG - DNG	0.039	-0.055	0.132	0.897	13.3	0.462767
thickness	DNG - ONG	-0.037	-0.106	0.032	-1.121	16.7	0.462767
height	DNG - DG	0.476	0.227	0.724	4.331	9.0	0.002284
height	ONG - OG	0.524	0.133	0.915	3.035	9.0	0.014138
height	OG - DG	1.374	0.986	1.762	7.688	12.3	0.000009
height	ONG - DG	1.898	1.521	2.275	10.899	12.5	0.000001
height	OG - DNG	0.898	0.500	1.296	4.850	13.7	0.000408
height	DNG - ONG	-1.422	-1.810	-1.035	-7.866	13.9	0.000005

Tableau 9: Results of contrast t-tests for Community Weighted Mean of the associated communities.

	Traits	contrast	median	CI <sub>min</sub>	CI <sub>max</sub>	W	p value
1	ldmc	DNG - DG	3817.442	-2547.230	9764.259	38	0.644531
2	ldmc	ONG - OG	513.706	-2635.778	3773.035	31	0.853428
3	ldmc	OG - DG	3065.889	-1313.953	6258.081	72	0.630735
4	ldmc	ONG - DG	3145.279	-2008.759	7540.159	67	0.644531
5	ldmc	OG - DNG	-253.483	-5961.655	4536.561	47	0.853428
6	ldmc	DNG - ONG	429.636	-5428.522	6129.473	53	0.853428
7	thickness	DNG - DG	0.002	-0.004	0.010	31	0.921875
8	thickness	ONG - OG	-0.002	-0.022	0.015	26	0.921875
9	thickness	OG - DG	0.003	-0.014	0.025	55	0.921875
10	thickness	ONG - DG	0.001	-0.015	0.014	52	0.921875
11	thickness	OG - DNG	-0.002	-0.014	0.020	46	0.921875
12	thickness	DNG - ONG	0.003	-0.010	0.014	59	0.921875
13	height	DNG - DG	0.819	0.126	1.584	53	0.007031
14	height	ONG - OG	3.382	-1.852	11.248	42	0.160156
15	height	OG - DG	10.554	4.066	15.465	100	0.000022
16	height	ONG - DG	11.087	6.867	19.947	100	0.000022
17	height	OG - DNG	8.991	3.463	15.148	98	0.000065
18	height	DNG - ONG	-10.480	-18.652	-6.010	0	0.000022

Tableau 10: Results of the non-parametric Wilcoxon-test for Community Weighted Variance of the associated communities.

## ANNEXE II

### MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DU SECOND CHAPITRE

#### Experimental design

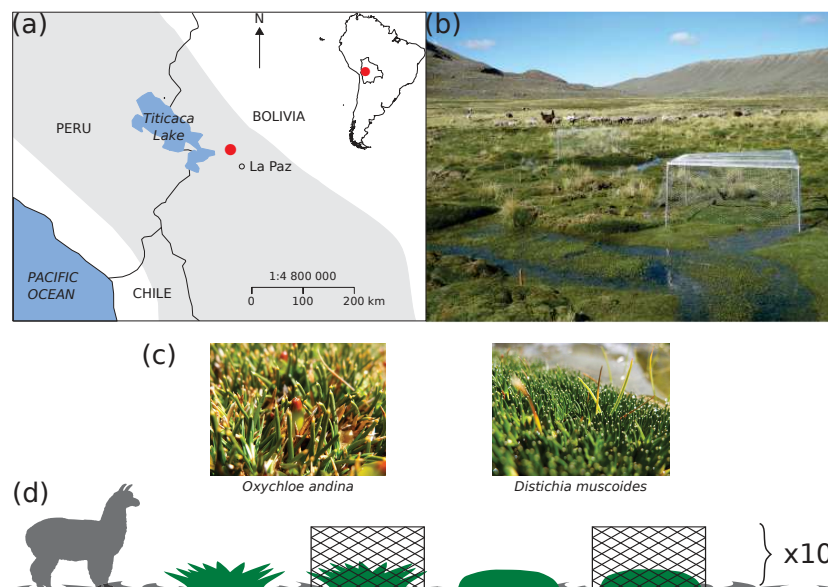


Figure 22: Experimental design representation, adapted from (Danet *et al.*, view). (a) The Study site (red circle) is located near La Paz and Titicaca lake in the Cordillera real (grey area, altitude > 3000 m); (b) : one peatland of the studied site. Note the presence of a fence ; (c) : The two cushion species studied ; (d) : Schema of the experimental design showing the four treatments which were replicated 10 times. From the left to the right : *Oxychloe andina* control, *Oxychloe andina* under fence, *Distichia muscoides* control and *Distichia muscoides* under fence.



cushion	treatment	thickness	ldmc	height
Oxychloe_andina	Grazing	4.24	3.07	3.38
Distichia_muscoides	No grazing	3.07	3.57	1.40
Oxychloe_andina	No grazing	3.85	3.09	4.15
Distichia_muscoides	Grazing	3.26	2.93	1.07

Tableau 11: Importance of the variables in the building of the hypervolume. Help function says : "The algorithm proceeds by comparing the n-dimensional input hypervolume's volume to all possible n-1 dimensional hypervolumes where each variable of interest has been deleted. The importance score reported is the ratio of the n-dimensional hypervolume relative to each of the n-1 dimensional hypervolumes. Larger values indicate that a variable makes a proportionally higher contribution to the overall volume."

## Variable contribution to the hypervolume

### Partition of variance

scale	height	ldmc	thickness
Cushion	40.22	0.00	0.00
Grazing	5.32	0.00	0.00
Species	33.74	68.04	71.17
Within	20.71	31.96	28.83

Tableau 12: Contribution of the different scales to the variance of traits. The different scales are nested from the biggest to the lowest (i.e. Cushion > Grazing > Species > Within). The cushion scale represents the variance explained by the cushion species, the grazing scale represents the variance explained by the grazing status, the species scale represents the variance explained by the species turnover and the within the variance explained by the within species variability (i.e. intraspecific variability). The variance was estimated by the random effects of linear mixed effects models with the package R cati.

## Kurtosis distance to lower boundary

It exists a mathematical relationship between skewness and kurtosis (Gross *et al.*, 2017) which constraints the combination of kurtosis and skewness values that a distribution can display. We thus questioned if the changes of the kurtosis and skewness of the community

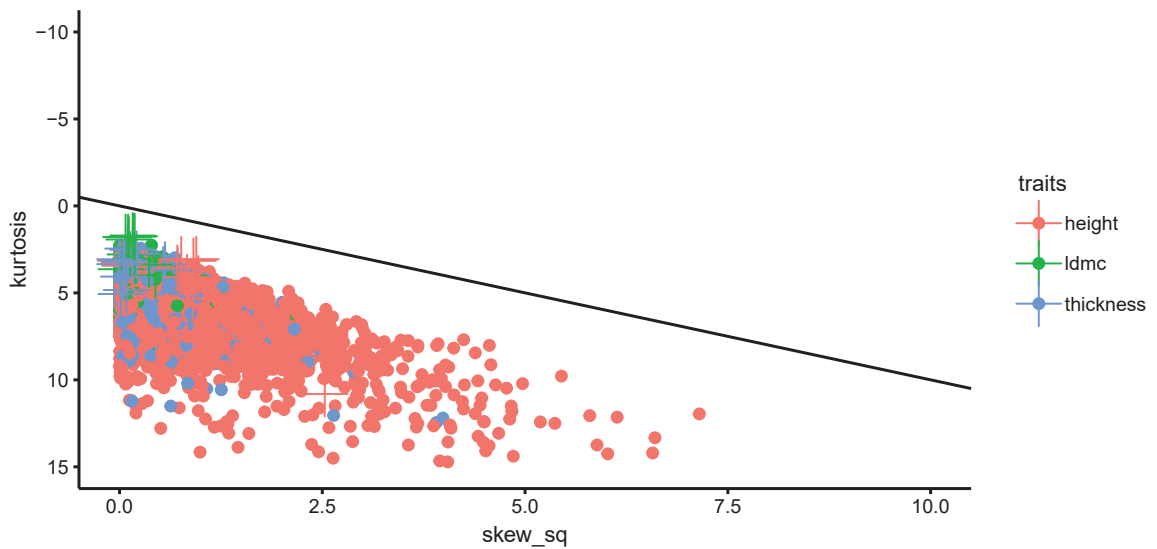


Figure 23: Relationship between kurtosis and squared skewness. Points represent null models. Crosses represent data. Black line has an intercept of 1 and a slope of 1.

trait distribution were linked or not. To quantify this relatedness, we considered the distance of the observed kurtosis to its theoretical minimal values for the given observed skewness. If the change of kurtosis and skewness are unrelated, we should see that the distance of kurtosis from its minimum theoretical value have changed. And vice et versa, if the change of kurtosis and skewness are related, we should not see a change in distance of kurtosis from its minimum theoretical value. We compared the different communities thanks to a null model. We randomized traits values of the species inside each community and generated communities trait distribution according to the subsampling procedure described above. We computed 2000 null communities by treatment combinations. We thus derived a SES value (eq. 2.1) and pseudo P values to compare treatments (eq. 2.2) which were corrected for multiple testing (Benjamini et Hochberg, 1995).

The analysis of the skewness-kurtosis relationship (SKR) revealed (Fig. S23 and 24) that most associated communities had a larger kurtosis than expected by chance, indicating that the associated communities favored rare species more than expected by chance. The differences observed between the different associated communities were not significant neither between cushion species nor grazing status, indicating that the treatment did not

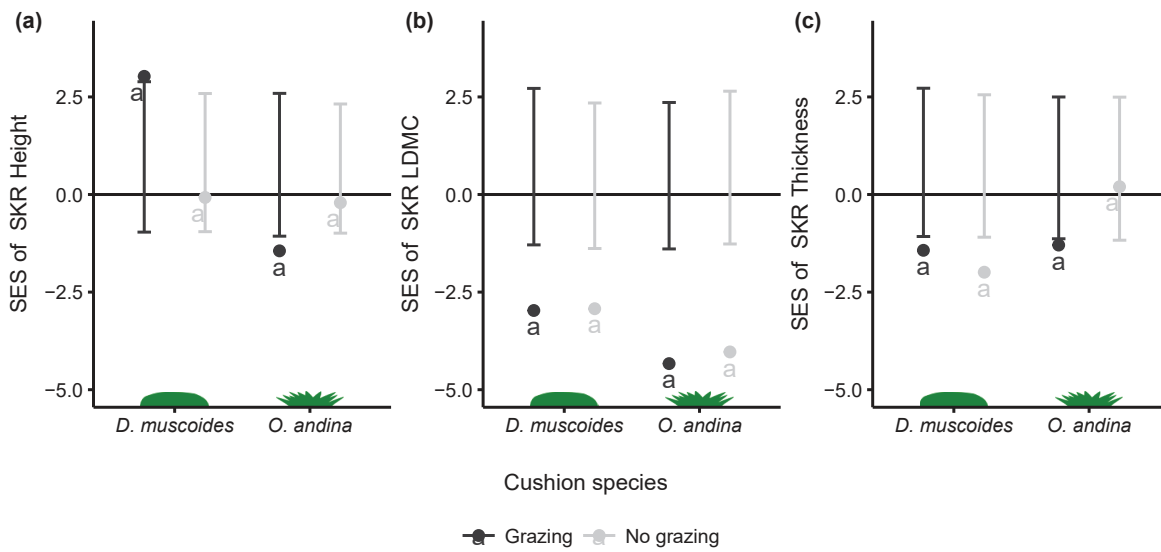


Figure 24: Relationship between kurtosis and squared skewness. Points represent null models. Crosses represent data. Black line has an intercept of 0 and a slope of 1.

affect the relationship between kurtosis and skewness, that we did not change of distribution family and thus that the changes of kurtosis could not be interpreted independently of those of skewness.

## Statistical tests

contrast	obs_diff	p_value	stars
OG - DNG	60.7	0.0177	*
OG - ONG	-34.7	0.2189	
OG - DG	71.5	0.0080	**
DNG - ONG	-95.4	0.0018	**
DNG - DG	10.8	0.6374	
ONG - DG	106.2	0.0012	**

Tableau 13: Contrasts comparison for the volume of the hypervolume.

traits	stat	contrast	estimate	statistic	p.value	stars
height	kurtosis	DG - DNG	-2.98	-4.02	0.02	*
height	kurtosis	DG - OG	-3.58	-4.73	0.02	*
height	kurtosis	DG - ONG	-2.75	-3.41	0.02	*
height	kurtosis	DNG - OG	-0.59	-3.43	0.02	*
height	kurtosis	DNG - ONG	0.23	0.70	0.51	
height	kurtosis	OG - ONG	0.83	2.30	0.06	
height	skewness	DG - DNG	-0.71	-3.79	0.04	*
height	skewness	DG - OG	-0.29	-1.33	0.33	
height	skewness	DG - ONG	-0.23	-0.91	0.46	
height	skewness	DNG - OG	0.42	3.36	0.04	*
height	skewness	DNG - ONG	0.48	2.68	0.08	
height	skewness	OG - ONG	0.06	0.28	0.79	
ldmc	kurtosis	DG - DNG	-0.41	-0.72	0.58	
ldmc	kurtosis	DG - OG	-1.77	-3.53	0.01	*
ldmc	kurtosis	DG - ONG	-1.76	-3.57	0.01	*
ldmc	kurtosis	DNG - OG	-1.36	-3.37	0.01	*
ldmc	kurtosis	DNG - ONG	-1.36	-3.43	0.01	*
ldmc	kurtosis	OG - ONG	0.01	0.02	0.98	
ldmc	skewness	DG - DNG	-0.18	-0.72	0.88	
ldmc	skewness	DG - OG	-0.23	-0.89	0.88	
ldmc	skewness	DG - ONG	-0.14	-0.48	0.88	
ldmc	skewness	DNG - OG	-0.05	-0.26	0.88	
ldmc	skewness	DNG - ONG	0.04	0.16	0.88	
ldmc	skewness	OG - ONG	0.09	0.35	0.88	
thickness	kurtosis	DG - DNG	-1.12	-3.20	0.02	*
thickness	kurtosis	DG - OG	-0.65	-2.09	0.09	
thickness	kurtosis	DG - ONG	0.71	1.68	0.13	
thickness	kurtosis	DNG - OG	0.47	2.00	0.09	
thickness	kurtosis	DNG - ONG	1.83	4.90	0.01	**
thickness	kurtosis	OG - ONG	1.36	4.04	0.02	*
thickness	skewness	DG - DNG	-0.35	-3.57	0.01	*
thickness	skewness	DG - OG	-0.94	-9.05	0.00	***
thickness	skewness	DG - ONG	-0.75	-4.03	0.01	**
thickness	skewness	DNG - OG	-0.59	-7.98	0.00	***
thickness	skewness	DNG - ONG	-0.39	-2.31	0.07	
thickness	skewness	OG - ONG	0.20	1.15	0.29	

Tableau 14: Contrasts comparison for the skewness and kurtosis of the trait distributions.

Cushion	Grazing status	thickness	ldmc	height
<i>D. muscoides</i>	Grazing	0.38	0.61	0.68
<i>D. muscoides</i>	No grazing	0.66	0.17	0.17
<i>O. andina</i>	Grazing	0.42	0.53	0.59
<i>O. andina</i>	No grazing	0.69	0.22	0.23

Tableau 15:  $T_{\frac{IP}{IC}}$  values by treatment.

traits	contrast	obs_diff	p_value	stars
height	OG - DNG	0.42	0.05	*
height	OG - ONG	0.36	0.07	
height	OG - DG	-0.09	0.78	
height	DNG - ONG	-0.06	0.80	
height	DNG - DG	-0.51	0.05	*
height	ONG - DG	-0.45	0.05	*
ldmc	OG - DNG	0.36	0.05	*
ldmc	OG - ONG	0.31	0.07	
ldmc	OG - DG	-0.08	0.78	
ldmc	DNG - ONG	-0.05	0.80	
ldmc	DNG - DG	-0.44	0.05	*
ldmc	ONG - DG	-0.39	0.05	.
thickness	OG - DNG	-0.24	0.18	
thickness	OG - ONG	-0.26	0.16	
thickness	OG - DG	0.05	0.80	
thickness	DNG - ONG	-0.02	0.88	
thickness	DNG - DG	0.29	0.16	
thickness	ONG - DG	0.31	0.14	

Tableau 16: Contrasts comparison for the  $T_{\frac{IP}{IC}}$ .

## Analysis by plots

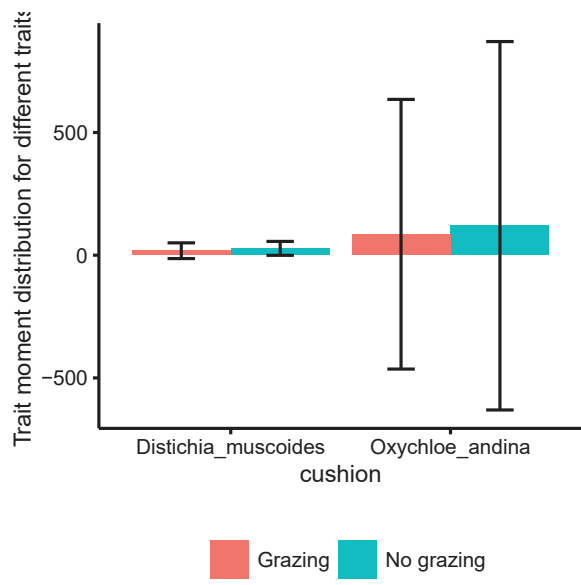


Figure 25: Hypervolumes with one community by plot. There are too few data by plot to compute relevant hypervolume.

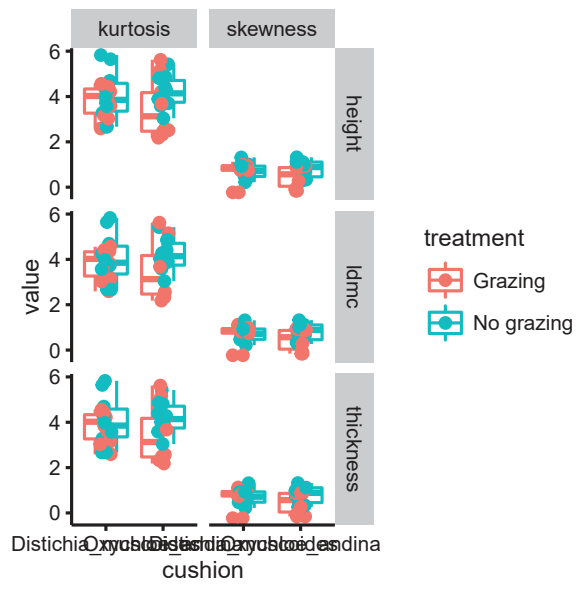


Figure 26: Moment sampling with one community by plot. There are too few species in some plots to get a relevant community distribution





### ANNEXE III

#### MATÉRIEL SUPPLÉMENTAIRE DU TROISIÈME CHAPITRE

Factor	$\beta$	$e^\beta$	SE	Z-values	P-values
dorycnium	0.82	2.26	0.11	7.444	0.0000
pistachia	0.99	2.69	0.11	9.118	0.0000
com	0.16	1.18	0.17	0.955	0.3395
watering	-0.02	0.98	0.13	-0.134	0.8932
dorycnium:com	-0.31	0.73	0.21	-1.469	0.1419
pistachia:com	-0.35	0.71	0.21	-1.695	0.0901
dorycnium:watering	-0.19	0.82	0.16	-1.229	0.2191
pistachia:watering	-0.29	0.75	0.16	-1.836	0.0664
com:watering	-0.22	0.81	0.25	-0.848	0.3966
dorycnium:com:watering	0.38	1.46	0.31	1.225	0.2205
pistachia:com:watering	0.29	1.33	0.31	0.928	0.3535

Table 17: Summary of the Cox proportional hazards. The adjusted R squared equaled to 0.03.

duration	com	watering	species	mean	ic width
3	Mono	No Watered	anthyllis	0.99	0.02
3	Mono	No Watered	dorycnium	1.00	0.00
3	Mono	No Watered	pistachia	1.00	0.00
3	Mono	Watered	anthyllis	1.00	0.00
3	Mono	Watered	dorycnium	1.00	0.00
3	Mono	Watered	pistachia	1.00	0.00
3	Poly	No Watered	anthyllis	1.00	0.00
3	Poly	No Watered	dorycnium	1.00	0.00
3	Poly	No Watered	pistachia	1.00	0.00

3	Poly	Watered	anthyllis	1.00	0.00
3	Poly	Watered	dorycnium	1.00	0.00
3	Poly	Watered	pistachia	1.00	0.00
5	Mono	No Watered	anthyllis	0.99	0.02
5	Mono	No Watered	dorycnium	1.00	0.00
5	Mono	No Watered	pistachia	0.98	0.02
5	Mono	Watered	anthyllis	0.99	0.02
5	Mono	Watered	dorycnium	0.98	0.04
5	Mono	Watered	pistachia	0.99	0.02
5	Poly	No Watered	anthyllis	1.00	0.00
5	Poly	No Watered	dorycnium	1.00	0.00
5	Poly	No Watered	pistachia	1.00	0.00
5	Poly	Watered	anthyllis	1.00	0.00
5	Poly	Watered	dorycnium	1.00	0.00
5	Poly	Watered	pistachia	1.00	0.00
8	Mono	No Watered	anthyllis	0.94	0.06
8	Mono	No Watered	dorycnium	0.65	0.11
8	Mono	No Watered	pistachia	0.42	0.12
8	Mono	Watered	anthyllis	0.93	0.05
8	Mono	Watered	dorycnium	0.86	0.08
8	Mono	Watered	pistachia	0.74	0.12
8	Poly	No Watered	anthyllis	0.87	0.11
8	Poly	No Watered	dorycnium	0.74	0.14
8	Poly	No Watered	pistachia	0.50	0.16
8	Poly	Watered	anthyllis	0.97	0.05
8	Poly	Watered	dorycnium	0.89	0.10
8	Poly	Watered	pistachia	0.92	0.09
13	Mono	No Watered	anthyllis	0.50	0.12
13	Mono	No Watered	dorycnium	0.10	0.05
13	Mono	No Watered	pistachia	0.04	0.04
13	Mono	Watered	anthyllis	0.46	0.13

13	Mono	Watered	dorycnium	0.13	0.08
13	Mono	Watered	pistachia	0.12	0.09
13	Poly	No Watered	anthyllis	0.29	0.14
13	Poly	No Watered	dorycnium	0.13	0.11
13	Poly	No Watered	pistachia	0.00	0.00
13	Poly	Watered	anthyllis	0.58	0.16
13	Poly	Watered	dorycnium	0.11	0.10
13	Poly	Watered	pistachia	0.08	0.09

Table 18: Proportion of survival summary according to the duration of the experiment and the variable manipulated.

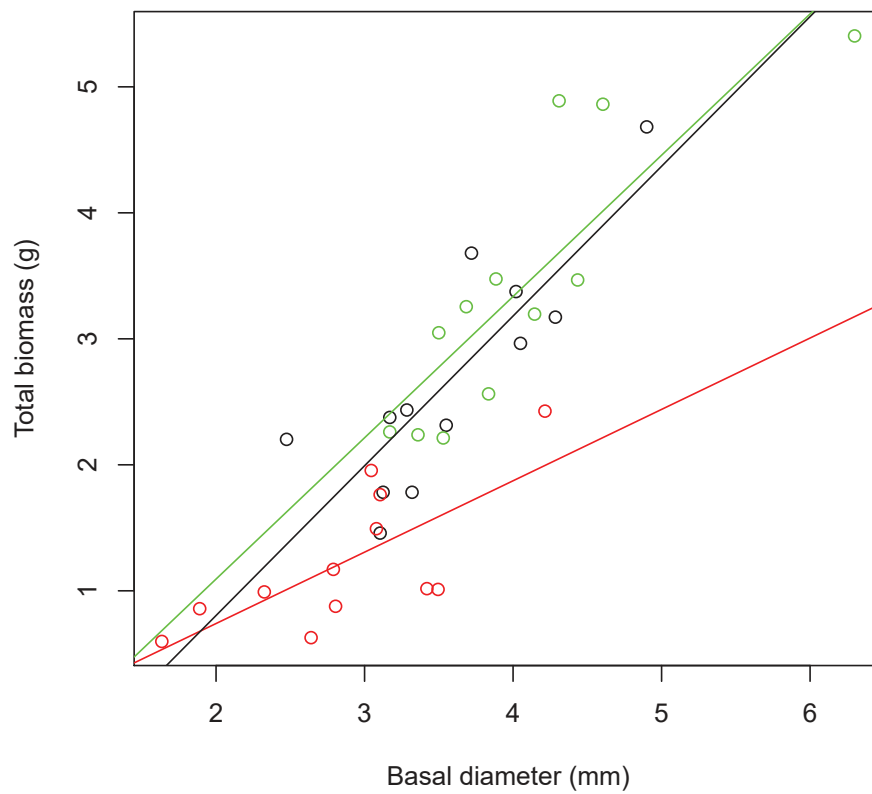


Figure 27: Relationship between the total biomass of the saplings and their basal diameter. The relationship between the total biomass and the basal diameter and the interaction between basal diameter and species identity together explained 83% of the total biomass variation. Black color: *Dorycnium pentaphyllum*, green: *Pistacia lentiscus* and red: *Anthyllis cytisoides*. Dots represent the raw data and the lines represent the slope of the relationship between the total biomass and the basal diameter.

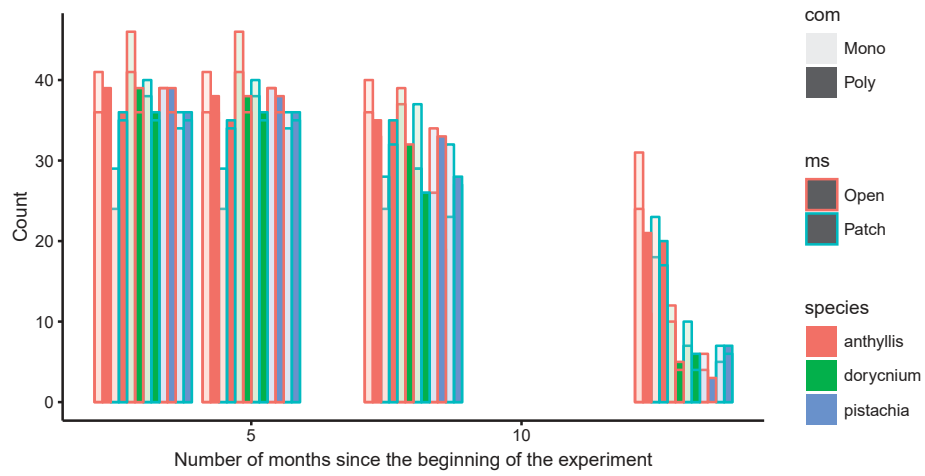


Figure 28: Number of holes which still had at least one sapling alive as a function of the number of months after the beginning of the experiment. An imbalance between the number of holes in the different treatments started to occur at the same time as the increase in mortality rate (i.e. 8 months).

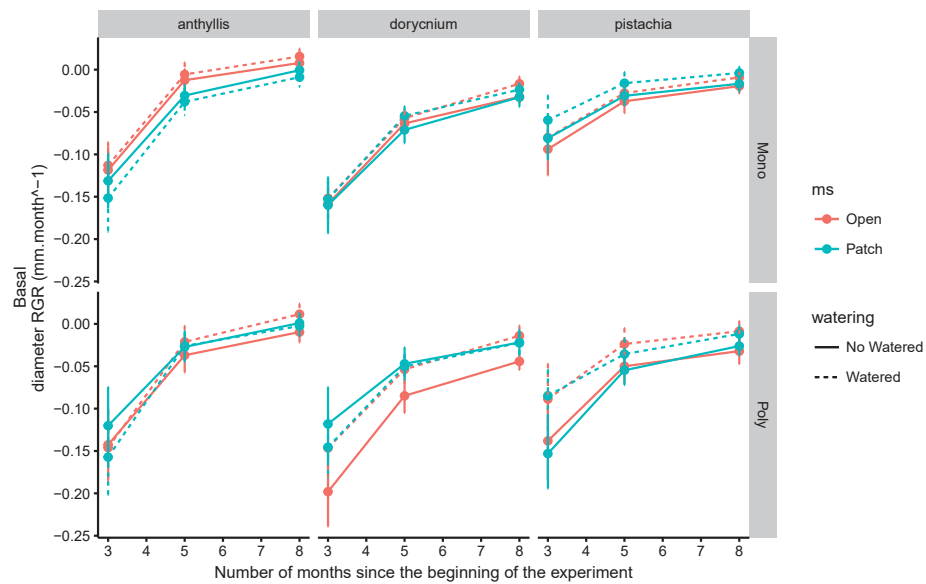


Figure 29: Time series of the basal diameter RGR. Dots represent the mean, the limits of the bars represent the limit of the confidence intervals at 95%.



## RÉFÉRENCES

- ADLER, P., RAFF, D. et LAUENROTH, W. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. Oecologia, 128(4):465–479. 39
- ADLER, P. B., SALGUERO-GÒMEZ, R., COMPAGNONI, A., HSU, J. S., RAY-MUKHERJEE, J., MBEAUACHE, C. et FRANCO, M. (2014). Functional traits explain variation in plant life history strategies. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(2):740–745. 103
- AGRAWAL, A. A., ACKERLY, D. D., ADLER, F., ARNOLD, A. E., CÁCERES, C., DOAK, D. F., POST, E., HUDSON, P. J., MARON, J., MOONEY, K. A. et OTHERS (2007). Filling key gaps in population and community ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 5(3):145–152. 39, 85
- ALADOS, C. L., GOTOR, P., BALLESTER, P., NAVAS, D., ESCOS, J. M., NAVARRO, T. et CABEZUDO, B. (2006). Association between competition and facilitation processes and vegetation spatial patterns in alpha steppes. Biological Journal of the Linnean Society, 87(1):103–113. 88
- AMAT, B., CORTINA, J. et ZUBCOFF, J. J. (2015). Community attributes determine facilitation potential in a semi-arid steppe. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 17(1):24–33. 28, 87
- ANTHELME, F. et DANGLES, O. (2012). Plant–plant interactions in tropical alpine environments. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 14(5):363–372. 24, 42
- ANTHELME, F., MENESES, R. I., VALERO, N. N. H., POZO, P. et DANGLES, O. (2017). Fine nurse variations explain discrepancies in the stress-interaction relationship in alpine regions. Oikos. 55
- ANTHELME, F. et MICHALET, R. (2009). Grass-to-tree facilitation in an arid grazed environment (Air Mountains, Sahara). Basic and Applied Ecology, 10(5):437–446. 8
- ARMAS, C., ORDIALES, R. et PUGNAIRE, F. I. (2004). Measuring Plant Interactions: A New Comparative Index. Ecology, 85(10):2682–2686. 11, 90
- ASCHEHOUG, E. T., BROOKER, R., ATWATER, D. Z., MARON, J. L. et CALLAWAY, R. M. (2016). The Mechanisms and Consequences of Interspecific Competition Among Plants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 47(1):263–281. 58, 62
- ASCHEHOUG, E. T. et CALLAWAY, R. M. (2015). Diversity Increases Indirect Interactions, Attenuates the Intensity of Competition, and Promotes Coexistence. The American Naturalist, 186(4):452–459. 58



- BAIREY, E., KELSIC, E. D. et KISHONY, R. (2016). High-order species interactions shape ecosystem diversity. Nature Communications, 7:12285. 14
- BARNER, A. K., HACKER, S. D., MENGE, B. A. et NIELSEN, K. J. (2016). The complex net effect of reciprocal interactions and recruitment facilitation maintains an intertidal kelp community. Journal of Ecology, 104(1):33–43. 85
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J. et OLESEN, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 100(16):9383–9387. 14
- BASTOLLA, U., FORTUNA, M. A., PASCUAL-GARCÍA, A., FERRERA, A., LUQUE, B. et BASCOMPTE, J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. Nature, 458(7241):1018–1020. 12
- BENAYAS, J. M. R., LÓPEZ-PINTOR, A., GARCÍA, C., CÁMARA, N. d. l., STRASSER, R. et SAL, A. G. (2002). Early establishment of planted *Retama sphaerocarpa* seedlings under different levels of light, water and weed competition. Plant Ecology, 159(2):201–209. 97
- BENJAMINI, Y. et HOCHBERG, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological), 57(1):289–300. 33, 34, 48, 71, 121
- BERLOW, E. L., DUNNE, J. A., MARTINEZ, N. D., STARK, P. B., WILLIAMS, R. J. et BROSE, U. (2009). Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(1):187–191. 4
- BERLOW, E. L., NEUTEL, A.-M., COHEN, J. E., DE RUITER, P. C., EBENMAN, B., EMMERSON, M., FOX, J. W., JANSEN, V. A. A., IWAN JONES, J., KOKKORIS, G. D., LOGOFET, D. O., MCKANE, A. J., MONTOYA, J. M. et PETCHEY, O. (2004). Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. Journal of Animal Ecology, 73(3):585–598. 4
- BERTNESS, M. D. et CALLAWAY, R. (1994). Positive interactions in communities. Trends in Ecology & Evolution, 9(5):191–193. 3, 14
- BLONDER, B. (2016). Do Hypervolumes Have Holes? The American Naturalist, 187(4): E93–E105. 69
- BLONDER, B., LAMANNA, C., VIOLLE, C. et ENQUIST, B. J. (2014). The  $n$ -dimensional hypervolume: The  $n$ -dimensional hypervolume. Global Ecology and Biogeography, 23(5):595–609. 33, 34, 69
- BOEGE, K. et MARQUIS, R. J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. Trends in Ecology & Evolution, 20(8):441–448. 26, 41

- BROOKER, R., KIKVIDZE, Z., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P. et SEIFAN, M. (2013). The concept and measurement of importance: a comment on Rees *et al.* 2012. Journal of Ecology, 101(6):1369–1378. 16
- BROOKER, R. W., MAESTRE, F. T., CALLAWAY, R. M., LORTIE, C. L., CAVIERES, L. A., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P., TIELBÖRGER, K., TRAVIS, J. M. J., ANTHELME, F., ARMAS, C., COLL, L., CORCKET, E., DELZON, S., FOREY, E., KIKVIDZE, Z., OLOFSSON, J., PUGNAIRE, F., QUIROZ, C. L., SACCONI, P., SCHIFFERS, K., SEIFAN, M., TOUZARD, B. et MICHALET, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. Journal of Ecology, 96(1):18–34. 39
- BRUNO, J. F., STACHOWICZ, J. J. et BERTNESS, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology & Evolution, 18(3):119–125. 19, 24, 39, 63, 79, 80, 81, 85
- BULLERI, F., BRUNO, J. F., SILLIMAN, B. R. et STACHOWICZ, J. J. (2016). Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. Functional Ecology, 30(1):70–78. 19, 20, 21, 24, 39, 80, 81, 98, 105
- BUTTERFIELD, B. J. et CALLAWAY, R. M. (2013). A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. Functional Ecology, 27(4):907–917. 18, 40, 42, 57, 58, 62, 63
- BUTTOLPH, L. P. et COPPOCK, D. L. (2004). Influence of deferred grazing on vegetation dynamics and livestock productivity in an Andean pastoral system. Journal of Applied Ecology, 41(4):664–674. 26, 42, 64
- CALLAWAY, R. M. (2007a). Interaction Between Competition and Facilitation. In Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities, pages 179–254. Springer Netherlands, Dordrecht. 5, 13
- CALLAWAY, R. M. (2007b). Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht. OCLC: 255966693. 39, 62, 81, 85
- CALLAWAY, R. M., BROOKER, R. W., CHOLER, P., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PAOLINI, L., PUGNAIRE, F. I., NEWINGHAM, B., ASCHEHOUG, E. T., ARMAS, C., KIKODZE, D. et COOK, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature, 417(6891):844–848. 43
- CARAVACA, F., del MAR ALGUACIL, M., DÍAZ, G. et ROLDÁN, A. (2003). Use of Nitrate Reductase Activity for Assessing Effectiveness of Mycorrhizal Symbiosis in *Dorycnium pentaphyllum* Under Induced Water Deficit. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 34(15-16):2291–2302. 87

- CARDINALE, B. J., PALMER, M. A. et COLLINS, S. L. (2002). Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. Nature, 415(6870):426–429. 5, 13, 39, 62, 81, 85
- CARMONA, C. P., de BELLO, F., MASON, N. W. et LEPŠ, J. (2016a). Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. Trends in Ecology & Evolution, 31(5): 382–394. 69
- CARMONA, C. P., de BELLO, F., MASON, N. W. H. et LEPŠ, J. (2016b). The Density Awakens: A Reply to Blonder. Trends in Ecology & Evolution, 31(9):667–669. 69
- CATCHPOLE, W. R. et WHEELER, C. J. (1992). Estimating plant biomass: A review of techniques. Australian Journal of Ecology, 17(2):121–131. 56, 66, 89
- CATORCI, A., MALATESTA, L., VELASQUEZ, J. L., TARDELLA, F. M. et ZEBALLOS, H. (2016). The interplay of nurse and target plant traits influences magnitude and direction of facilitative interactions under different combinations of stress and disturbance intensities in Andean dry grassland. Journal of Plant Ecology, 9(3):296–310. 57
- CAVIERES, L. A., BROOKER, R. W., BUTTERFIELD, B. J., COOK, B. J., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PUGNAIRE, F. I., SCHÖB, C., XIAO, S., ANTHELME, F., BJÖRK, R. G., DICKINSON, K. J. M., CRANSTON, B. H., GAVILÁN, R., GUTIÉRREZ-GIRÓN, A., KANKA, R., MAALOUF, J.-P., MARK, A. F., NOROOZI, J., PARAJULI, R., PHOENIX, G. K., REID, A. M., RIDENOUR, W. M., RIXEN, C., WIPF, S., ZHAO, L., ESCUDERO, A., ZAITCHIK, B. F., LINGUA, E., ASCHEHOUG, E. T. et CALLAWAY, R. M. (2014). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. Ecology Letters, 17(2):193–202. 12, 17, 39, 42, 43, 55, 79, 85
- CAVIERES, L. A., HERNÁNDEZ-FUENTES, C., SIERRA-ALMEIDA, A. et KIKVIDZE, Z. (2016). Facilitation among plants as an insurance policy for diversity in Alpine communities. Functional Ecology, 30(1):52–59. 39, 40, 57
- CAZELLES, K., ARAÚJO, M. B., MOUQUET, N. et GRAVEL, D. (2015). A theory for species co-occurrence in interaction networks. Theoretical Ecology. 12
- CHERNICK, M. R. et LABUDDE, R. A. (2011). An introduction to bootstrap methods with applications to R. Wiley, Hoboken, N.J. OCLC: ocn679941373. 71
- CHESSON, P. (2000). Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 31(1):343–366. 12, 21, 85, 98
- CHU, C. et ADLER, P. B. (2015). Large niche differences emerge at the recruitment stage to stabilize grassland coexistence. Ecological Monographs, 85(3):373–392. 97, 104, 105
- COOPER, D. J., KACZYNSKI, K., SLAYBACK, D. et YAGER, K. (2015). Growth and Organic Carbon Production in Peatlands Dominated by *Distichia muscoides*, Bolivia, South America. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 47(3):505–510. 26, 41, 42

- COOPER, D. J., WOLF, E. C., COLSON, C., VERING, W., GRANDA, A. et MEYER, M. (2010). Alpine Peatlands of the Andes, Cajamarca, Peru. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 42(1):19–33. 26, 41
- COSTE, H. (1937). Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes. Librairie des Sciences et des Arts, Paris. 87
- CRUZ, P., DE QUADROS, F. L. F., THEAU, J. P., FRIZZO, A., JOUANY, C., DURU, M. et CARVALHO, P. C. F. (2010). Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. Rangeland Ecology & Management, 63(3):350–358. 18, 27, 40, 46, 51, 80
- DANET, A., KÉFI, S., MENESES, R. I. et ANTHELME, F. (in review). Nurse strategies and grazing drive plant communities through indirect facilitation in tropical alpine peatlands. Ecology & Evolution. 62, 64, 65, 66, 81, 119
- de RUITER, P. C., NEUTEL, A.-M. et MOORE, J. C. (1995). Energetics, Patterns of Interaction Strengths, and Stability in Real Ecosystems. Science, 269(5228):1257–1260. 3
- DESCOMBES, P., MARCHON, J., PRADERVAND, J.-N., BILAT, J., GUISAN, A., RASMANN, S. et PELLISSIER, L. (2016). Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines. Journal of Ecology. 56
- DEVICTOR, V., MOUILLOT, D., MEYNARD, C., JIGUET, F., THUILLER, W. et MOUQUET, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. Ecology Letters, 13(8):1030–1040. 107
- DÍAZ, S., HODGSON, J. G., THOMPSON, K., CABIDO, M., CORNELISSEN, J. H. C., JALILI, A., MONTERRAT-MARTI, G., GRIME, J. P., ZARRINKAMAR, F., ASRI, Y. et OTHERS (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. Journal of vegetation science, 15(3):295–304. 46, 66
- DUNNE, J. A., WILLIAMS, R. J. et MARTINEZ, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. Ecology Letters, 5(4):558–567. 4
- DÍAZ, S., LAVOREL, S., MCINTYRE, S., FALCZUK, V., CASANOVES, F., MILCHUNAS, D. G., SKARPE, C., RUSCH, G., STERNBERG, M., NOY-MEIR, I., LANDSBERG, J., ZHANG, W., CLARK, H. et CAMPBELL, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing ? a global synthesis. Global Change Biology, 13(2):313–341. 18, 27, 39, 40
- DÍAZ, S., NOY-MEIR, I. et CABIDO, M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? Journal of Applied Ecology, 38(3):497–508. 27, 46, 55, 66

- DÍAZ-SIERRA, R., VERWIJMEREN, M., RIETKERK, M., de DIOS, V. R. et BAUDENA, M. (2016). A new family of standardized and symmetric indices for measuring the intensity and importance of plant neighbour effects. Methods in Ecology and Evolution. 10, 11, 90
- DÍAZ-SIERRA, R., ZAVALA, M. et RIETKERK, M. (2010). Positive interactions, discontinuous transitions and species coexistence in plant communities. Theoretical Population Biology, 77(2):131–144. 35
- ENGELS, J. G., RINK, F. et JENSEN, K. (2011). Stress tolerance and biotic interactions determine plant zonation patterns in estuarine marshes during seedling emergence and early establishment. Journal of Ecology, 99(1):277–287. 97
- ENQUIST, B. J., NORBERG, J., BONSER, S. P., VIOLLE, C., WEBB, C. T., HENDERSON, A., SLOAT, L. L. et SAVAGE, V. M. (2015). Scaling from Traits to Ecosystems. *In* Advances in Ecological Research, volume 52, pages 249–318. Elsevier. 34, 63, 70
- FILAZZOLA, A. et LORTIE, C. J. (2014). A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants: A systematic review of nurse-plant mechanisms. Global Ecology and Biogeography, 23(12):1335–1345. 22, 39, 58, 62
- GARCIA, M. C., MENESES, R. I., NAOKI, K. et ANTHELME, F. (2014). Métodos para evaluar el efecto del pastoreo sobre las comunidades vegetales de bofedales. Ecología en Bolivia, 49(3):91–103. 46
- GARCÍA, M. C., BADER, M. Y. et CAVIERES, L. A. (2016). Facilitation consequences for reproduction of the benefactor cushion plant *Laretia acaulis* along an elevational gradient: costs or benefits? Oikos, 125(3):434–442. 57
- GARNIER, E., NAVAS, M. et GRIGULIS, K. (2016). Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties. Oxford University Press. 17, 62
- GODOY, O. et LEVINE, J. M. (2014). Phenology effects on invasion success: insights from coupling field experiments to coexistence theory. Ecology, 95(3):726–736. 103, 104, 105
- GODOY, O., STOUFFER, D. B., KRAFT, N. J. B. et LEVINE, J. M. (2017). Intransitivity is infrequent and fails to promote annual plant coexistence without pairwise niche differences. Ecology, pages n/a–n/a. 7, 12, 104
- GOUNAND, I., MOUQUET, N., CANARD, E., GUICHARD, F., HAUZY, C. et GRAVEL, D. (2014). The Paradox of Enrichment in Metaecosystems. The American Naturalist, 184(6):752–763. 21
- GRAFF, P. et AGUIAR, M. R. (2017). Do species' strategies and type of stress predict net positive effects in an arid ecosystem? Ecology, 98(3):794–806. 8, 10, 11, 15, 85, 97, 98

- GRAFF, P., AGUIAR, M. R. et CHANETON, E. J. (2007). Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. Ecology, 88(1):188–199. 8, 39, 62
- GRIME, J. (2006a). Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Wiley. 12, 14, 85
- GRIME, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. The American Naturalist, 111(982):1169–1194. 40
- GRIME, J. P. (2006b). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science, 17(2):255–260. 31
- GROSS, K. (2008). Positive interactions among competitors can produce species-rich communities. Ecology Letters, 11(9):929–936. 12, 39, 85
- GROSS, N., BAGOUSSE-PINGUET, Y. L., LIANCOURT, P., BERDUGO, M., GOTELLI, N. J. et MAESTRE, F. T. (2017). Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. Nature Ecology & Evolution, 1(5):0132. 63, 71, 120
- GROSS, N., BÖRGER, L., SORIANO-MORALES, S. I., LE BAGOUSSE-PINGUET, Y., QUERO, J. L., GARCÍA-GÓMEZ, M., VALENCIA-GÓMEZ, E. et MAESTRE, F. T. (2013). Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. Journal of Ecology, 101(3):637–649. 18, 24, 62
- GROSS, N., KUNSTLER, G., LIANCOURT, P., DE BELLO, F., SUDING, K. N. et LAVOREL, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework: Biotic interactions and community structure. Functional Ecology, 23(6):1167–1178. 16, 18, 40, 58, 62, 63, 79, 103
- GROSS, N., LIANCOURT, P., BUTTERS, R., DUNCAN, R. P. et HULME, P. E. (2015). Functional equivalence, competitive hierarchy and facilitation determine species coexistence in highly invaded grasslands. New Phytologist, 206(1):175–186. 18, 62
- HAASE, P., PUGNAIRE, F. I., CLARK, S. C. et INCOLL, L. D. (2000). Photosynthetic rate and canopy development in the drought-deciduous shrub *Anthyllis cytisoides* L. Journal of Arid Environments, 46(1):79–91. 87
- HE, Q., BERTNESS, M. D. et ALTIERI, A. H. (2013). Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. Ecology Letters, 16(5):695–706. 14, 86
- HECTOR, A. (1999). Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. Science, 286(5442):1123–1127. 13

- HILLERISLAMBERS, J., ADLER, P., HARPOLE, W., LEVINE, J. et MAYFIELD, M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 43(1):227–248. 12, 21, 72, 85, 98, 104, 105
- HILLERISLAMBERS, J., HARSCH, M. A., ETTINGER, A. K., FORD, K. R. et THEOBALD, E. J. (2013). How will biotic interactions influence climate change induced range shifts? Annals of the New York Academy of Sciences, 1297(1):112–125. 39
- HOFFMANN, W. A. et POORTER, H. (2002). Avoiding Bias in Calculations of Relative Growth Rate. Annals of Botany, 90(1):37–42. 90
- HOLZAPFEL, C. et MAHALL, B. E. (1999). Bidirectional Facilitation and Interference Between Shrubs and Annuals in the Mojave Desert. Ecology, 80(5):1747–1761. 9, 10
- HUBBELL, S. P. (2001). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Numéro 32 de Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton. 105
- IBANEZ, S., LAVOREL, S., PUJALON, S. et MORETTI, M. (2013). Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. Functional Ecology, 27(2):479–489. 66
- INGS, T. C., MONTOYA, J. M., BASCOMPTE, J., BLÜTHGEN, N., BROWN, L., DORMANN, C. F., EDWARDS, F., FIGUEROA, D., JACOB, U., JONES, J. I., LAURIDSEN, R. B., LEDGER, M. E., LEWIS, H. M., OLESEN, J. M., VAN VEEN, F. F., WARREN, P. H. et WOODWARD, G. (2009). Review: Ecological networks – beyond food webs. Journal of Animal Ecology, 78(1):253–269. 4
- JABOT, F. et POTTIER, J. (2012). A general modelling framework for resource-ratio and CSR theories of plant community dynamics. Journal of Ecology, 100(6):1296–1302. 104
- KIKVIDZE, Z., BROOKER, R. W., BUTTERFIELD, B. J., CALLAWAY, R. M., CAVIERES, L. A., COOK, B. J., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PUGNAIRE, F. I., XIAO, S., ANTHELME, F., BJÖRK, R. G., CRANSTON, B. H., GAVILÁN, R. G., KANKA, R., LINGUA, E., MAALOUF, J.-P., NOROOZI, J., PARAJULI, R., PHOENIX, G. K., REID, A., RIDENOUR, W. M., RIXEN, C. et SCHÖB, C. (2015). The effects of foundation species on community assembly: a global study on alpine cushion plant communities. Ecology, 96(8):2064–2069. 5, 12, 42, 55, 63, 85
- KRAFT, N. J. B., ADLER, P. B., GODOY, O., JAMES, E. C., FULLER, S. et LEVINE, J. M. (2015a). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 29(5):592–599. 105
- KRAFT, N. J. B., GODOY, O. et LEVINE, J. M. (2015b). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. Proceedings of the National Academy of Sciences, 112(3):797–802. 104, 105

- KRAFT, N. J. B., VALENCIA, R. et ACKERLY, D. D. (2008). Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science*, 322(5901):580–582. 31
- KÉFI, S., BERLOW, E. L., WIETERS, E. A., NAVARRETE, S. A., PETCHEY, O. L., WOOD, S. A., BOIT, A., JOPPA, L. N., LAFFERTY, K. D., WILLIAMS, R. J., MARTINEZ, N. D., MENGE, B. A., BLANCHETTE, C. A., ILES, A. C. et BROSE, U. (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs: More than a meal . . . *Ecology Letters*, 15(4):291–300. 4, 58
- KÉFI, S., HOLMGREN, M. et SCHEFFER, M. (2016a). When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Functional Ecology*, 30(1):88–97. 39
- KÉFI, S., MIELE, V., WIETERS, E. A., NAVARRETE, S. A. et BERLOW, E. L. (2016b). How Structured Is the Entangled Bank? The Surprisingly Simple Organization of Multiplex Ecological Networks Leads to Increased Persistence and Resilience. *PLOS Biology*, 14(8):e1002527. 3, 14
- KÉFI, S., RIETKERK, M., ALADOS, C. L., PUEYO, Y., PAPANASTASIS, V. P., ELAICH, A. et de RUITER, P. C. (2007a). Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature*, 449(7159):213–217. 39, 85
- KÉFI, S., RIETKERK, M., van BAALEN, M. et LOREAU, M. (2007b). Local facilitation, bistability and transitions in arid ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 71(3):367–379. 5, 13, 39, 85, 103
- LAMANNA, C., BLONDER, B., VIOLLE, C., KRAFT, N. J. B., SANDEL, B., IMOVA, I., DONOGHUE, J. C., SVENNING, J.-C., MCGILL, B. J., BOYLE, B., BUZZARD, V., DOLINS, S., JORGENSEN, P. M., MARCUSE-KUBITZA, A., MORUETA-HOLME, N., PEET, R. K., PIEL, W. H., REGETZ, J., SCHILDHAUER, M., SPENCER, N., THIERS, B., WISER, S. K. et ENQUIST, B. J. (2014). Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38):13745–13750. 68, 69
- LAROCHE, F., JARNE, P., LAMY, T., DAVID, P. et MASSOL, F. (2015). A Neutral Theory for Interpreting Correlations between Species and Genetic Diversity in Communities. *The American Naturalist*, 185(1):59–59. 106
- LAZENBY, A. (1955). Germination and Establishment of *Juncus Effusus* L.: II. The Interaction Effects of Moisture and Competition. *The Journal of Ecology*, 43(2):595. 97
- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y., BÖRGER, L., QUERO, J.-L., GARCÍA-GÓMEZ, M., SORIANO, S., MAESTRE, F. T. et GROSS, N. (2015). Traits of neighbouring plants and space limitation determine intraspecific trait variability in semi-arid shrublands. *Journal of Ecology*, 103(6):1647–1657. 18



- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y., GROSS, E. M. et STRAILE, D. (2012). Release from competition and protection determine the outcome of plant interactions along a grazing gradient. *Oikos*, 121(1):95–101. 39, 40
- LE BAGOUSSE-PINGUET, Y., GROSS, N., MAESTRE, F. T., MAIRE, V., de BELLO, F., FONSECA, C. R., KATTGE, J., VALENCIA, E., LEPS, J. et LIANCOURT, P. (2017). Testing the environmental filtering concept in global drylands. *Journal of Ecology*, 105(4):1058–1069. 70
- LEIBOLD, M. A., CHASE, J. M. et ERNEST, S. M. (2016). Community Assembly and the Functioning of Ecosystems: How Metacommunity Processes Alter Ecosystems Attributes. *Ecology*. 21
- LEVINE, J. M. (1999). Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 80(5):1762–1769. 39
- LEVINE, J. M., BASCOMPTE, J., ADLER, P. B. et ALLESINA, S. (2017). Beyond pairwise mechanisms of species coexistence in complex communities. *Nature*, 546(7656):56–64. 4, 12, 21, 62, 85, 101
- LEVINE, J. M. et HILLERISLAMBERS, J. (2009). The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 461(7261):254–257. 72
- LIANCOURT, P., CALLAWAY, R. M. et MICHALET, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86(6):1611–1618. 15, 63, 79, 85, 86, 96, 97, 98, 100
- LIND, E. M., BORER, E., SEABLOOM, E., ADLER, P., BAKKER, J. D., BLUMENTHAL, D. M., CRAWLEY, M., DAVIES, K., FIRN, J., GRUNER, D. S., STANLEY HARPOLE, W., HAUTIER, Y., HILLEBRAND, H., KNOPS, J., MELBOURNE, B., MORTENSEN, B., RISCH, A. C., SCHUETZ, M., STEVENS, C. et WRAGG, P. D. (2013). Life-history constraints in grassland plant species: a growth-defence trade-off is the norm. *Ecology Letters*, 16(4):513–521. 66
- LOEUILLE, N. et LOREAU, M. (2005). Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(16):5761–5766. 4
- LORANGER, J., BLONDER, B., GARNIER, E., SHIPLEY, B., VILE, D. et VIOLLE, C. (2016). Occupancy and overlap in trait space along a successional gradient in Mediterranean old fields. *American Journal of Botany*, 103(6):1050–1060. 69
- LOUAULT, F., PILLAR, V. D., AUFRERE, J., GARNIER, E. et SOUSSANA, J.-F. (2005). Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of vegetation Science*, 16(2):151–160. 27, 40, 46, 56, 66, 80

- LOZA HERRERA, S., MENESES, R., ANTHELME, F. et OTHERS (2015). Comunidades vegetales de los bofedales de la Cordillera Real (Bolivia) bajo el calentamiento global. Ecología en Bolivia, 50(1):39–56. 13, 41, 42, 43, 56, 64
- LUDWIG, J. A., WILCOX, B. P., BRESHEARS, D. D., TONGWAY, D. J. et IMESON, A. C. (2005). Vegetation patches and runoff-erosion as interacting ecohydrological processes in semi-arid landscapes. Ecology, 86(2):288–297. 39
- MACARTHUR, R. et LEVINS, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. The American Naturalist, 101(921):377–385. 12
- MAESTRE, F. T., BAUTISTA, S. et CORTINA, J. (2003). Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. Ecology, 84(12):3186–3197. 8, 10, 85, 87
- MAESTRE, F. T., CALLAWAY, R. M., VALLADARES, F. et LORTIE, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. Journal of Ecology, 97(2):199–205. 14, 15, 57, 62, 85, 97, 98, 100, 101, 104
- MAESTRE, F. T., CORTINA, J. et BAUTISTA, S. (2004). Mechanisms underlying the interaction between *Pinus halepensis* and the native late-successional shrub *Pistacia lentiscus* in a semi-arid plantation. Ecography, 27(6):776–786. 87
- MAESTRE, F. T., VALLADARES, F. et REYNOLDS, J. F. (2005). Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments: Facilitation and stress in arid environments. Journal of Ecology, 93(4):748–757. 14
- MAESTRE, F. T., VALLADARES, F. et REYNOLDS, J. F. (2006). The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. Journal of Ecology, 94(1):17–22. 14
- MASON, N. W., MOUILLOT, D., LEE, W. G. et WILSON, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 111(1):112–118. 68
- MAY, R. M. (1972). Will a Large Complex System be Stable? Nature, 238(5364):413–414. 13
- MCCANN, K. (2011). Food Webs (MPB-50). Monographs in Population Biology. Princeton University Press. 4
- MCGILL, B., ENQUIST, B., WEIHER, E. et WESTOBY, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution, 21(4):178–185. 18, 40, 107

- MELIÁN, C. J., BASCOMPTE, J., JORDANO, P. et KRIVAN, V. (2009). Diversity in a complex ecological network with two interaction types. *Oikos*, 118(1):122–130. 4
- MICHALET, R., BROOKER, R. W., CAVIERES, L. A., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., PUGNAIRE, F. I., VALIENTE-BANUET, A. et CALLAWAY, R. M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9(7):767–773. 39, 62, 81
- MICHALET, R., BROOKER, R. W., LORTIE, C. J., MAALOUF, J.-P. et PUGNAIRE, F. I. (2015a). Disentangling direct and indirect effects of a legume shrub on its understorey community. *Oikos*, 124(9):1251–1262. 11, 97
- MICHALET, R., CHEN, S.-y., AN, L.-z., WANG, X.-t., WANG, Y.-x., GUO, P., DING, C.-c. et XIAO, S. (2015b). Communities: are they groups of hidden interactions? *Journal of Vegetation Science*, 26(2):207–218. 62
- MICHALET, R., MAALOUF, J.-P. et HAYEK, P. A. (2017). Direct litter interference and indirect soil competitive effects of two contrasting phenotypes of a spiny legume shrub drive the forb composition of an oromediterranean community. *Oikos*, pages n/a–n/a. 98
- MICHALET, R., SCHÖB, C., LORTIE, C. J., BROOKER, R. W. et CALLAWAY, R. M. (2014). Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. *Functional Ecology*, 28(1):75–86. 39
- MICHALET, R., SCHÖB, C., XIAO, S., ZHAO, L., CHEN, T., AN, L.-z. et CALLAWAY, R. M. (2016). Beneficiary feedback effects on alpine cushion benefactors become more negative with increasing cover of graminoids and in dry conditions. *Functional Ecology*, 30(1):79–87. 56
- MILCHUNAS, D. G. et NOY-MEIR, I. (2002). Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos*, 99(1):113–130. 62
- MORALES-CASTILLA, I., MATIAS, M. G., GRAVEL, D. et ARAÚJO, M. B. (2015). Inferring biotic interactions from proxies. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(6):347–356. 12
- MOUILLOT, D., GRAHAM, N. A., VILLÉGER, S., MASON, N. W. et BELLWOOD, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3):167–177. 107
- MUNOZ, F., GRENIÉ, M., DENELLE, P., TAUDIERE, A., LAROCHE, F., TUCKER, C. M. et VIOLLE, C. (2017). ecolottery: simulating and assessing community assembly with environmental filtering and neutral dynamics in R. *Methods in Ecology and Evolution*, In press. 106
- MUSCARELLA, R. et URIARTE, M. (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1827):20152434. 31, 47

- MUUKKONEN, P., MAKIPAA, R., LAIHO, R., MINKKINEN, K., VASANDER, H. et FINÉR, L. (2006). Relationship between biomass and percentage cover in understory vegetation of boreal coniferous forests. Silva Fennica, 40(2):231. 56
- NAVARRO, T., ALADOS, C. et CABEZUDO, B. (2006). Changes in plant functional types in response to goat and sheep grazing in two semi-arid shrublands of SE Spain. Journal of Arid Environments, 64(2):298–322. 18, 27, 40, 46
- OLFF, H., ALONSO, D., BERG, M. P., ERIKSSON, B. K., LOREAU, M., PIERSMA, T. et ROONEY, N. (2009). Parallel ecological networks in ecosystems. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 364(1524):1755–1779. 4
- PECO, B., de PABLOS, I., TRABA, J. et LEVASSOR, C. (2005). The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands. Basic and Applied Ecology, 6(2):175–183. 18, 27, 40, 46, 80
- PERES-NETO, P. R., DRAY, S. et ter BRAAK, C. J. (2016). Linking trait variation to the environment: critical issues with community-weighted mean correlation resolved by the fourth-corner approach. Ecography. 106
- PIMM, S. (2002). Food Webs. University of Chicago Press. 4
- PONTES, L. D. S., SOUSSANA, J.-F., LOUAULT, F., ANDUEZA, D. et CARRÈRE, P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. Functional Ecology, 21(5):844–853. 56
- PUGNAIRE, F. I. (2010). Positive plant interactions and community dynamics. CRC Press. 5, 11, 17
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUIBERRY, P., BRET-HARTE, M. S., CORNWELL, W. K., CRAINE, J. M., GURVICH, D. E., URCELAY, C., VENEKLAAS, E. J., REICH, P. B., POORTER, L., WRIGHT, I. J., RAY, P., ENRICO, L., PAUSAS, J. G., de Vos, A. C., BUCHMANN, N., FUNES, G., QUÉTIER, F., HODGSON, J. G., THOMPSON, K., MORGAN, H. D., ter STEEGE, H., SACK, L., BLONDER, B., POSCHLOD, P., VAIERETTI, M. V., CONTI, G., STAYER, A. C., AQUINO, S. et CORNELISSEN, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 61(3):167. 27, 46, 56, 66
- R CORE TEAM (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. 48
- R CORE TEAM (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 91
- READ, J. et STOKES, A. (2006). Plant biomechanics in an ecological context. American journal of botany, 93(10):1546–1565. 27, 46, 56, 66

- REES, M., CHILDS, D. Z. et FRECKLETON, R. P. (2012). Assessing the role of competition and stress: a critique of importance indices and the development of a new approach: *Assessing the role of competition and stress*. Journal of Ecology, 100(3):577–585. 16
- RIETKERK, M., DEKKER, S. C., RUITER, P. C. d. et KOPPEL, J. v. d. (2004). Self-Organized Patchiness and Catastrophic Shifts in Ecosystems. Science, 305(5692):1926–1929. 5, 13
- RIETVELD, W. (1983). Allelopathic effects of juglone on germination and growth of several herbaceous and woody species. Journal of Chemical Ecology, 9(2):295–308. 13
- ROTA, C., MANZANO, P., CARMONA, C. P., MALO, J. E. et PECO, B. (2016). Plant community assembly in Mediterranean grasslands: Understanding the interplay between grazing and spatio-temporal water availability. Journal of Vegetation Science. 79
- RUTHSATZ, B. (2012). Vegetation and ecology of the high Andean peatlands of Bolivia. Phytocoenologia, 42(3):133–179. 41, 42, 64
- SAAVEDRA, S., ROHR, R. P., BASCOMPTE, J., GODOY, O., KRAFT, N. J. B. et LEVINE, J. M. (2017). A structural approach for understanding multispecies coexistence. Ecological Monographs. 21
- SCHÖB, C., ARMAS, C., GULER, M., PRIETO, I. et PUGNAIRE, F. I. (2013a). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. Journal of Ecology, 101(3):753–762. 62
- SCHÖB, C., ARMAS, C. et PUGNAIRE, F. I. (2013b). Direct and indirect interactions co-determine species composition in nurse plant systems. Oikos, 122(9):1371–1379. 40, 58
- SCHÖB, C., BUTTERFIELD, B. J. et PUGNAIRE, F. I. (2012). Foundation species influence trait-based community assembly. New Phytologist, 196(3):824–834. 18, 40, 58, 62, 63
- SCHÖB, C., CALLAWAY, R. M., ANTHELME, F., BROOKER, R. W., CAVIERES, L. A., KIKVIDZE, Z., LORTIE, C. J., MICHALET, R., PUGNAIRE, F. I., XIAO, S., CRANSTON, B. H., GARCÍA, M.-C., HUPP, N. R., LLAMBÍ, L. D., LINGUA, E., REID, A. M., ZHAO, L. et BUTTERFIELD, B. J. (2014). The context dependence of beneficiary feedback effects on benefactors in plant facilitation. New Phytologist, 204(2):386–396. 56, 57
- SCHÖB, C., MACEK, P., PISTÓN, N., KIKVIDZE, Z. et PUGNAIRE, F. I. (2017). A trait-based approach to understand the consequences of specific plant interactions for community structure. Journal of Vegetation Science, 28(4):696–704. 18
- SFENTHOURAKIS, S., TZANATOS, E. et GIOKAS, S. (2006). Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. Global Ecology and Biogeography, 15(1):39–49. 12

- SMIT, C., DEN OUDEN, J. et MÜLLER-SCHÄRER, H. (2006). Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures: Unpalatable plants facilitate tree saplings survival. Journal of Applied Ecology, 43(2):305–312. 39
- SMIT, C., RIETKERK, M. et WASSEN, M. J. (2009). Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. Journal of Ecology, 97(6):1215–1219. 40, 58
- SMIT, C., VANDENBERGHE, C., den OUDEN, J. et MÜLLER-SCHÄRER, H. (2007). Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. Oecologia, 152(2):265–273. 39, 40
- SOLIVERES, S., ELDRIDGE, D. J., HEMMINGS, F. et MAESTRE, F. T. (2012). Nurse plant effects on plant species richness in drylands: The role of grazing, rainfall and species specificity. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 14(6):402–410. 17
- SOLIVERES, S. et MAESTRE, F. T. (2014). Plant–plant interactions, environmental gradients and plant diversity: A global synthesis of community-level studies. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 16(4):154–163. 12, 17
- SOLIVERES, S., MAESTRE, F. T., BERDUGO, M. et ALLAN, E. (2015a). A missing link between facilitation and plant species coexistence: nurses benefit generally rare species more than common ones. Journal of Ecology, 103(5):1183–1189. 17, 24, 63
- SOLIVERES, S., MAESTRE, F. T., BOWKER, M. A., TORICES, R., QUERO, J. L., GARCÍA-GÓMEZ, M., CABRERA, O., CEA, A. P., COAGUILA, D., ELDRIDGE, D. J., ESPINOSA, C. I., HEMMINGS, F., MONERRIS, J. J., TIGHE, M., DELGADO-BAQUERIZO, M., ESCOLAR, C., GARCÍA-PALACIOS, P., GOZALO, B., OCHOA, V., BLONES, J., DERAK, M., GHILOUFI, W., GUTIÉRREZ, J. R., HERNÁNDEZ, R. M. et NOUMI, Z. (2014). Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 16(4):164–173. 62
- SOLIVERES, S., MAESTRE, F. T., ULRICH, W., MANNING, P., BOCH, S., BOWKER, M. A., PRATI, D., DELGADO-BAQUERIZO, M., QUERO, J. L., SCHÖNING, I., GALLARDO, A., WEISSER, W., MÜLLER, J., SOCHER, S. A., GARCÍA-GÓMEZ, M., OCHOA, V., SCHULZE, E.-D., FISCHER, M. et ALLAN, E. (2015b). Intransitive competition is widespread in plant communities and maintains their species richness. Ecology Letters, 18(8):790–798. 6, 7, 12
- SOLIVERES, S., SMIT, C. et MAESTRE, F. T. (2015c). Moving forward on facilitation research: response to changing environments and effects on the diversity, functioning and evolution of plant communities: Facilitation, community dynamics and functioning. Biological Reviews, 90(1):297–313. 14, 15, 39, 79, 97, 98, 101
- SONNIER, G., SHIPLEY, B. et NAVAS, M.-L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant

- communities: Trait-environment linkages in early successional communities. Journal of Vegetation Science, 21(6):1014–1024. 31, 40, 47, 48, 55
- SPASOJEVIC, M. J. et SUDING, K. N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. Journal of Ecology, 100(3):652–661. 105
- SQUEO, F. A., WARNER, B., ARAVENA, R. et ESPINOZA, D. (2006). Bofedales: high altitude peatlands of the central Andes. 25, 41, 42
- STACHOWICZ, J. J. (2001). Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities Positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. Bioscience, 51(3):235–246. 57
- STOUFFER, D. B. et BASCOMPTE, J. (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(9):3648–3652. 3, 14
- TAUDIERE, A. et VIOLLE, C. (2015). cati: an R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. Ecography, pages n/a–n/a. 72
- TILMAN, D. (1986). Nitrogen-Limited Growth in Plants from Different Successional Stages. Ecology, 67(2):555–563. 12
- TILMAN, D., ISBELL, F. et COWLES, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45(1):471–493. 13, 107, 108
- VALIENTE-BANUET, A. et VERDÚ, M. (2007). Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. Ecology Letters, 10(11):1029–1036. 39
- VALIENTE-BANUET, A. et VERDÚ, M. (2013). Plant Facilitation and Phylogenetics. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 44(1):347–366. 5
- VELLEND, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. The Quarterly review of biology, 85(2):183–206. 4, 19, 62
- VERWIJMEREN, M., RIETKERK, M., WASSEN, M. J. et SMIT, C. (2013). Interspecific facilitation and critical transitions in arid ecosystems. Oikos, 122(3):341–347. 58
- VIOLLE, C., ENQUIST, B. J., MCGILL, B. J., JIANG, L., ALBERT, C. H., HULSHOF, C., JUNG, V. et MESSIER, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. Trends in Ecology & Evolution, 27(4):244–252. 19, 20, 34, 40, 48, 63, 72
- VIOLLE, C., GARNIER, E., LECOEUR, J., ROUMET, C., PODEUR, C., BLANCHARD, A. et NAVAS, M.-L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. Oecologia, 160(4):747–755. 16, 40, 103

- VIOLLE, C., NAVAS, M.-L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I. et GARNIER, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5):882–892. 17, 40, 48, 62
- VIOLLE, C., THULLER, W., MOUQUET, N., MUNOZ, F., KRAFT, N. J. B., CADOTTE, M. W., LIVINGSTONE, S. W. et MOUILLOT, D. (2017). Functional Rarity: The Ecology of Outliers. Trends in Ecology & Evolution, 0(0). 107
- WALKER, B. H. (1992). Biodiversity and Ecological Redundancy. Conservation Biology, 6(1):18–23. 108
- WESTOBY, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil, 199(2):213–227. 46, 56, 66
- WESTOBY, M., FALSTER, D. S., MOLES, A. T., VESK, P. A. et WRIGHT, I. J. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. Annual Review of Ecology and Systematics, 33(1):125–159. 46, 56, 58, 66
- WHITWORTH-HULSE, J. I., CINGOLANI, A. M., ZEBALLOS, S. R., POCA, M. et GURVICH, D. E. (2016). Does grazing induce intraspecific trait variation in plants from a sub-humid mountain ecosystem?: GRAZING INDUCES INTRASPECIFIC TRAIT VARIATION. Austral Ecology, 41(7):745–755. 51
- WILLIAMS, R. J. et MARTINEZ, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. Nature, 404(6774):180–183. 3
- WOOTTON, J. T. (1994). The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 25:443–466. 5, 7
- WRIGHT, A. J., WARDLE, D. A., CALLAWAY, R. et GAXIOLA, A. (2017). The Overlooked Role of Facilitation in Biodiversity Experiments. Trends in Ecology & Evolution. 13, 62, 81
- WRIGHT, I. J., REICH, P. B., WESTOBY, M., ACKERLY, D. D., BARUCH, Z., BONGERS, F., CAVENDER-BARES, J., CHAPIN, T., CORNELISSEN, J. H., DIEMER, M. et OTHERS (2004). The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428(6985):821–827. 18, 47





## Activités réalisées pendant la thèse

J'ai passé 25 semaines en mission de terrain au cours de ces trois années dont 17 en Espagne, 6 en Bolivie et 2 dans la plaine de la Crau pour contribuer à la récolte de données du projet de thèse d'Alexandre Génin.

J'ai effectué un monitorat de 72h durant ma seconde année de thèse, de la première année de licence jusqu'en seconde année de master. J'ai notamment conduit des Travaux Dirigés en biologie générale (L1), en statistiques et en modélisation (respectivement L1 et M1) et participé à l'encadrement du module de controverses scientifiques (M2).

Cette thèse m'a également permis de co-encadrer trois étudiants, deux en troisième année de Licence et un en master.

Au delà de ces 3 chapitres de thèse, je suis heureux d'avoir pu collaborer sur un projet de modélisation qui se proposait d'étudier le comportement d'indicateurs spatiaux de changements d'état d'un écosystème, en fonction de la manière dont le stress se propage dans l'espace. Ce projet donnera naissance à un article et deux packages R.

# BioDICée

## Lab

