

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

ASSEMBLAGE FONCTIONNEL DES COMMUNAUTÉS DE BRYOPHYTES  
DU HAUT ARCTIQUE EN RÉPONSE AUX CHANGMENTS GLOBAUX

MÉMOIRE PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE DE LA  
MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR  
AMÉLIE MORNEAULT

MAI 2022

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier sincèrement mon directeur de recherche Vincent Maire et ma codirectrice Line Rochefort de m'avoir fait confiance dans ce projet. Vincent, ta grande disponibilité, ton écoute et ta patience ont rendu ce parcours des plus agréables et m'ont permis de dépasser mes limites. Line, ton expertise des bryophytes, tes conseils et ton soutien auront joué un rôle primordial dans la réalisation de ce projet. Je suis extrêmement reconnaissante d'avoir pu travailler et apprendre à vos côtés.

Merci également aux membres de mon comité d'évaluation Esther Lévesque et Juan-Carlos Villarreal-Aguilar pour leur implication et leurs commentaires. Esther, tes conseils et tes encouragements tout au long de ce projet furent grandement appréciés. Je me dois aussi de remercier Lucas Deschamps dont les connaissances et les conseils m'ont permis de mener ce projet jusqu'à la fin. Merci aussi à Jennifer Paillassa et Isabelle Dalcher-Gosselin pour leur écoute et leur support de même que tous les autres membres du laboratoire du LEVF qui m'ont appuyée. Laurent, merci de m'avoir fourni la caféine nécessaire à la rédaction de ce mémoire.

Un énorme merci à Claire Boismenu, Audrey Roy, Julie-Pier Viau, Marc-Olivier Maalsnaes, Camille Perrot, Camille Cavecin, Gabrielle Brochu, Vicky Belley, Andréane Couture et Kristof Mercier pour leur aide sur le terrain et lors des mesures de traits. Ce projet n'aurait jamais vu la fin sans vous. Merci également à toute l'équipe de Bylot 2018 sans qui cette expérience n'aurait pas été la même, de même qu'à la communauté de Pond Inlet pour leur accueil.

Finalement, je voudrais remercier Vanessa pour son immense support, son écoute et ses encouragements ainsi que tous les autres membres de mon entourage qui m'ont appuyée et encouragée.

## RÉSUMÉ

Les plantes des communautés arctiques font présentement face à des changements environnementaux majeurs. Dans les régions arctiques, le réchauffement de l'atmosphère s'accompagne d'autres changements environnementaux incluant un enrichissement en nutriments, des changements hydrologiques ou encore une augmentation de la pression de broutement. Il a été démontré que ces changements environnementaux peuvent entraîner des changements importants dans les caractéristiques des communautés de plantes vasculaires, et ainsi contribuer à modifier le fonctionnement de l'écosystème arctique. Néanmoins, on en sait encore très peu sur l'effet des changements environnementaux sur les communautés fonctionnelles de bryophytes, particulièrement en Arctique, où les bryophytes sont pourtant une composante majeure des communautés végétales due à leur grande abondance et biodiversité ainsi qu'à leur effet important sur le fonctionnement de la toundra.

Le projet de recherche vise donc à comprendre la réponse fonctionnelle des communautés de bryophytes de milieux arctiques aux changements hydrologiques, à l'augmentation des apports en nutriment et à la pression de broutement. Pour ce faire, 62 communautés de bryophytes de milieux arctiques ont été étudiées à travers deux dispositifs d'expérimentation; un dispositif expérimental composé de différentes communautés géomorphologiques et un dispositif expérimental de communautés de polygones humides fertilisés en N et en P depuis 15 ans. Onze traits fonctionnels ont été mesurés sur les espèces dominantes de chacune des communautés afin d'établir la réponse fonctionnelle stratégique des communautés et la part de la variation intraspécifique, du changement d'abondance et du renouvellement d'espèce dans leur réponse.

Les résultats montrent que le P total du sol et la pression de broutement étaient les facteurs environnementaux faisant le plus varier les traits des communautés. Le volume d'eau à capacité au champ (*water holding capacity*) et la surface de pousse (*shoot area*) étaient les principaux traits répondant aux facteurs environnementaux. Le principal mécanisme de réponse des communautés dans le dispositif expérimental géomorphologique était le renouvellement d'espèces alors qu'il s'agissait de la variation intraspécifique dans le dispositif expérimental en zone humide enrichi en NP. Nous concluons que la réponse spatiale et temporelle des communautés aux changements environnementaux peut être menée par des mécanismes différents. Ces résultats soulignent l'importance d'étudier les traits fonctionnels des bryophytes afin d'intégrer la variation intraspécifique dans la réponse des communautés aux changements environnementaux.

**Mots-clés :** Arctique, Bryophytes, Changements globaux, Traits fonctionnels, Fertilisation, Hydrologie, Broutement, Variation intraspécifique, Changement d'abondance, Renouvellement d'espèce, Réponse des communautés.

## TABLE DES MATIÈRES

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>ii</b>
<b>RÉSUMÉ.....</b>	<b>iii</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX.....</b>	<b>vi</b>
<b>LISTE DES FIGURES .....</b>	<b>vii</b>
<b>LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES .....</b>	<b>ix</b>
<b>CHAPITRE I</b>	
<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
1.1 Impacts des changements globaux sur les communautés végétales de milieu arctique .....	1
1.1.1 Changements hydrologiques.....	2
1.1.2 Apports en nutriments.....	3
1.1.3 Modification de la pression de broutement.....	6
1.2 Importance des bryophytes dans les communautés végétales de milieu arctique .....	7
1.3 Mécanismes de réponses des communautés végétales aux changements environnementaux .....	8
1.4 Approche fonctionnelle en écologie végétale.....	9
1.4.1 Approche fonctionnelle chez les bryophytes.....	12
1.4.1.1 Spectre de l'économie foliaire .....	12
1.4.1.2 Spectre de l'économie de l'eau.....	13
1.4.2 De l'individu à la communauté.....	16
1.5 Objectif de l'étude .....	18
1.6 Description du site d'étude .....	19
<b>CHAPITRE II</b>	
<b>INTRA-SPECIFIC VARIABILITY PREDOMINANTLY DRIVES BRYOPHYTE COMMUNITY RESPONSE TO RECENT ENVIRONMENTAL CHANGES IN THE HIGH ARCTIC (BYLOT ISLAND, NUNAVUT) .....</b>	<b>25</b>
Abstract .....	26
Introduction.....	27

Materials and methods .....	30
Study site .....	30
Two complementary designs .....	31
Environmental factors.....	32
Vegetation sampling and species abundance.....	33
Trait measurement .....	33
Community weighted mean and response mechanism.....	35
Data analyses .....	36
Results.....	38
Principal dimensions of bryophyte species niche and environment.....	38
Community portrait of the two designs .....	39
Community response to environmental factors .....	40
Relative importance of intraspecific variability, species abundance and turnover.....	41
Discussion .....	41
Species niche .....	42
Community response to environmental factors .....	42
Relative importance of intraspecific variability, species abundance and turnover.....	44
Conclusion .....	46
Acknowledgements.....	46
Authors' contributions .....	47
References.....	48
Supplementary figure.....	65
<b>CHAPITRE III</b>	
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>66</b>
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>68</b>

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
CHAPITRE I		
1.1	Description des parcelles échantillonnées à travers les deux dispositifs expérimentaux et leurs traitements .....	20
CHAPITRE II		
1	Abbreviations and units of all plant traits and environmental variables measured in 62 bryophyte communities in the Qarlikturvik valley of Bylot Island in Nunavut .....	54
2	Presentation of the 28 bryophyte species measured in the 62 bryophyte communities investigated in the Qarlikturvik valley of Bylot Island (Nunavut) .....	55
3	Statistics of generalized mixed regression models that analyzed the relationship between five bryophyte community traits and four environmental factors in two experimental designs.....	56
4	Statistics of generalized mixed regression models that analyzed in two experimental designs the role of three community mechanisms (species turnover, species abundance and intraspecific variability) on the relationship between five bryophyte community traits and four environmental factors.....	57

## LISTE DES FIGURES

Figure		Page
CHAPITRE I		
1.1	Spectre global de la forme et de la fonction des plantes vasculaires .....	11
1.2	Effet de la réponse de la végétation au gradient environnemental sur la dynamique du trait communautaire .....	18
1.3	Position des 34 parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation géomorphologique .....	21
1.4	Photos des parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation géomorphologique selon le type de végétation dominante.....	22
1.5	Position des 36 parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en NP .....	23
1.6	Schéma illustrant un bloc de fertilisation à cinq traitements .....	23
1.7	Photos des parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en NP selon le type de traitement.....	24
CHAPITRE II		
1	Principal component analysis (PCA) representing the covariations among the eleven functional traits chosen to analyze the assembling of 28 species within 62 tundra bryophytes communities in two experimental designs.....	58
2	Principal component analysis (PCA) representing the covariations among six environmental factors structuring 62 bryophytes communities in two experimental designs.....	59
3	Non-parametric multidimensional scaling ordination representing similarity in bryophyte species composition (species biomass) between treatment in the geomorphological and the NP enriched-wet design .....	60
4	Regression coefficient plots summarizing the relationships between five bryophyte community traits and four environmental factors in two experimental designs.....	61



5	Regression coefficient plots summarizing the relationships between five bryophyte community traits and four environmental factors considering three community assembling mechanisms along two experimental design .....	62
6	Response of WHC, SA, $P_{mass}$ , $N_{mass}$ and D13C of tundra bryophyte communities to $P_{tot}$ across the 34 geomorphological design plots .....	63
7	Response of WHC, SA, $P_{mass}$ , $N_{mass}$ and D13C of tundra bryophyte communities to $P_{tot}$ across the 36 NP enriched-wet design plots.....	64

## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

CO <sub>2</sub>	Carbon dioxide
CWM	Community weighted mean
C <sub>mass</sub>	Carbon per mass
DP	Drained polygon
D <sup>13</sup> C	Discrimination against <sup>13</sup> C
H	Height
H <sub>f</sub>	Functional height
H <sub>g</sub>	Green Height
LA	Leaf area
LMA	Leaf mass per area
MG	Mesic grassland
MP	Mesic polygon
N	Nitrogen
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Ammonium
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Nitrate
N <sub>mass</sub>	Nitrogen content per unit mass
N <sub>min</sub>	Soil mineral nitrogen
N <sub>tot</sub>	Soil total nitrogen
N <sub>2</sub>	Dinitrogen
P	Phosphorus
PC	Principal component
PCA	Principal component analysis
P <sub>bray</sub>	Soil available phosphorus

$P_{\text{mass}}$	Phosphorus content per unit mass
$P_{\text{tot}}$	Soil total phosphorus
$\text{pH}_{\text{sh}}$	Shoot pH
$\text{pH}_{\text{soil}}$	Soil pH
SA	Shoot area
SDMC	Shoot dry matter content
SM	Seed mass
SMA	Shoot mass per area
SSA	Specific shoot area
SSD	Stem specific density
SWC	Soil water content
WHC	Water holding capacity
WOP	Wet organic polygon
WRC	Water retention capacity
WSP	Wet silty polygon

# CHAPITRE I

## INTRODUCTION

### **1.1 Impacts des changements globaux sur les communautés végétales de milieu arctique**

Les milieux humides et mésiques végétalisés des toundras arctiques sont des écosystèmes importants de notre planète. Ils fournissent notamment des aires d'alimentation avec des plantes de grande qualité nutritionnelle pour plusieurs herbivores (Manseau & Gauthier, 1993; Hughes *et al.*, 1994), de même que des aires de nidification et de reproduction critiques pour plusieurs espèces d'oiseaux (Hughes *et al.*, 1994; Lepage *et al.*, 1998). Les milieux végétalisés des toundras arctiques constituent également un réservoir de carbone important grâce au carbone organique stocké dans leur pergélisol (Schuur *et al.*, 2008). C'est pourquoi ils sont des éléments importants à considérer dans les modèles de prédictions des effets des changements environnementaux.

En effet, la planète fait actuellement face à d'importants changements climatiques dont le plus grand impact se déroule à proximité des pôles. Dans les régions arctiques, l'augmentation de la température moyenne annuelle de l'air a été estimée à 2,7 °C entre 1971 et 2017 (Box *et al.*, 2019). L'augmentation des températures moyennes est sans doute l'un des changements environnementaux les plus documentés en Arctique (Serreze *et al.*, 2000; Walsh, 2014; Cohen *et al.*, 2014; Huang *et al.*, 2017; Box *et al.*, 2019; Graff *et al.*, 2019). Plusieurs études ont déjà démontré les effets de la hausse de température sur la dynamique des communautés végétales arctiques (Lang *et al.*, 2012; Van der Kolk *et al.*, 2016; Bjorkman *et al.*, 2018) et les processus écosystémiques (Cornelissen *et al.*, 2007a; Schuur *et al.*, 2008; Koven *et al.*, 2011). Toutefois, au-delà de la température, d'autres facteurs écologiques peuvent modifier considérablement la réponse des communautés végétales de toundra arctique et leur fonctionnement. Parmi ces changements, on constate notamment des changements hydrologiques, une augmentation

des apports en nutriments et une modification de la pression de broutement par les herbivores.

### 1.1.1 Changements hydrologiques

Les changements hydrologiques sont majeurs en Arctique en raison notamment de la dégradation du pergélisol, de l'augmentation de la pluviométrie, du gonflement des rivières et de l'augmentation des événements météorologiques et hydrologiques extrêmes (Nilsson *et al.*, 2015; Box *et al.*, 2019). On constate déjà à plusieurs endroits une dégradation du pergélisol pouvant mener à la création de ravinement ou encore à une transition accélérée de structures de polygones humides à centre bas vers des polygones mésiques à centre élevé. Ces changements entraînent ensuite un effet de drainage susceptible d'affecter l'hydrologie des communautés végétales qui s'y trouve (Liljedahl *et al.*, 2012, 2016; Perreault *et al.*, 2016).

Dans une zone affectée par le ravinement, une étude a pu observer une transition de la végétation de communautés humides à mésiques en une décennie, entraînant un renouvellement d'espèces et un changement important d'abondance des espèces. Chez les mousses, ce renouvellement était marqué par le remplacement des espèces de *Drepanocladus*, dominantes dans les milieux humides, par des espèces d'*Aulacomnium*, dominantes dans les milieux mésiques (Perreault *et al.*, 2016). De plus, le gradient d'humidité, combiné au gradient de température, apparaît comme un facteur déterminant des stratégies adoptées par les communautés végétales vasculaires. Dans un contexte de réchauffement climatique, les communautés végétales vasculaires tendent à évoluer vers des stratégies d'acquisition des ressources dans des sites de toundra humide. À l'inverse, les communautés végétales évoluent plutôt vers des stratégies plus conservatrices à mesure que l'humidité devient plus contraignante (Bjorkman *et al.*, 2018). Dans cette dernière étude, il a été montré que la réponse à la température des communautés ne peut être comprise que si on intègre l'humidité du sol.

Peu d'études similaires existent toutefois en Arctique pour comprendre les stratégies des communautés de bryophytes en relation avec la disponibilité hydrique. Néanmoins, certaines études montrent l'importance de la disponibilité en eau dans le maintien de certaines fonctions chez les mousses, telles que l'activité photosynthétique (Dilks & Proctor, 1979; Uchida *et al.*, 2002) et la fixation de l'azote atmosphérique (Zielke *et al.*, 2005). D'ailleurs, la fixation de l'azote atmosphérique chez les mousses, grâce à leur association avec des cyanobactéries, apparaît comme étant davantage affectée par le contenu en eau des mousses que la température lorsqu'un seuil minimum de contenu en eau n'est pas atteint. Dans des situations où la disponibilité en eau n'est plus limitante, la température influence alors davantage le taux de fixation de l'azote atmosphérique dans l'association mousse-cyanobactérie (Zielke *et al.*, 2005; Gundale *et al.*, 2012). Ainsi, l'effet des changements hydrologiques apparaît comme un élément important à considérer chez les communautés de bryophytes pour comprendre leur réponse aux changements environnementaux.

### 1.1.2 Apports en nutriments

En raison de la pollution atmosphérique occasionnée par les activités anthropiques, il est également possible de constater une augmentation des apports en nutriments en Arctique. Une partie de ces apports en nutriments provient des dépositions azotées associées aux activités humaines provenant des régions plus au Sud ou encore au transport maritime en Arctique (Hole *et al.*, 2009; Kühnel *et al.*, 2011; Hember, 2018; Gong *et al.*, 2018). Dans un contexte où le transport maritime tend à augmenter dans certaines régions de l'Arctique, les apports en nutriment associés aux dépositions azotées sont susceptibles d'augmenter également (Gong *et al.*, 2018). Les dépositions azotées en Arctique se font sous forme de  $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NO}_3^-$  et se situent généralement entre  $< 0.1$  à  $1 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  (Choudhary *et al.*, 2016). La contribution du transport maritime en 2010 était estimée entre  $0.005$  à  $0.02 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . Une projection réalisée pour 2030, selon un scénario où aucune mesure de réduction n'est prise dans les prochaines années (*Business-as-usual*), estime que les dépositions le long de la côte de la baie de Baffin pourraient augmenter jusqu'à 50 % dû à l'augmentation du transport maritime (Gong *et al.*, 2018). Dans le cas

des dépositions en phosphore en Arctique, il existe peu de documentation comparativement aux dépositions azotées. Néanmoins il apparaît probable que les dépositions en phosphore se situent autour de  $0.001 \text{ g P m}^{-2}$  durant la saison de croissance selon Gordon *et al.* (2001).

En plus des dépositions en nutriments générées par la pollution atmosphérique, un apport en nutriment pour les plantes est également possible avec l'augmentation des températures moyennes en Arctique. Le réchauffement du sol que cela occasionne peut contribuer à augmenter la quantité de matière organique décomposable, libérée par la dégradation du pergélisol, ou encore augmenter la minéralisation des nutriments, favorisé par une plus grande activité microbienne. Ces changements peuvent ainsi potentiellement entraîner une augmentation des nutriments disponibles pour les plantes (Schmidt *et al.*, 1999; Keuper *et al.*, 2012; Finger *et al.*, 2016; Salmon *et al.*, 2018). Par exemple, un réchauffement du sol de  $0.5 \text{ °C}$  et  $11 \text{ °C}$  pourrait contribuer à dégrader le pergélisol et à libérer jusqu'à  $0.03$  et  $0.13 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  respectivement. La projection estime qu'au cours de la 10<sup>e</sup> année de dégradation du pergélisol, l'azote disponible pourrait passer à  $0.3$  et  $1.3 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , toujours pour un réchauffement du sol de  $0.5 \text{ °C}$  et  $11 \text{ °C}$  respectivement (Keuper *et al.*, 2012).

Compte tenu du fait que les milieux arctiques sont généralement fortement limités en nutriments, tels que l'azote et le phosphore, l'augmentation des apports en nutriments peut avoir des effets importants sur les communautés végétales et leurs fonctions (Shaver & Chapin, 1980; Gordon *et al.*, 2001; Dormann & Woodin, 2002; Street *et al.*, 2015). Il a été démontré qu'une augmentation des apports en nutriments, particulièrement lorsque l'N et le P sont combinés, peut mener à une augmentation de la profondeur du tapis de bryophytes (Street *et al.*, 2018), de même qu'une augmentation de leur couvert (Gordon *et al.*, 2001) et de leur abondance (Street *et al.*, 2015). De plus, les bryophytes apparaissent comme une composante majeure dans la séquestration des nutriments à court terme en raison de leur grande efficacité de séquestration des nutriments. Elles agissent ainsi comme une barrière naturelle qui contraint l'accès des plantes vasculaires aux nutriments jusqu'à leur saturation (Gordon *et al.*, 2001; Pouliot *et al.*, 2009; Street *et al.*,

2015; Choudhary *et al.*, 2016). Toutefois, il est également observé qu'à trop grande concentration, les apports en nutriments peuvent s'avérer nocifs pour les bryophytes qui peuvent montrer une perte de croissance et de couvert, de même qu'une diminution de la richesse en espèce (Chapin & Shaver, 1985; Pearce *et al.*, 2003; Bubier *et al.*, 2007; Duprè *et al.*, 2010).

En Arctique, la charge critique d'azote à partir de laquelle il est possible de voir des changements dans la structure et le fonctionnement des communautés de bryophytes est estimée à moins de  $1 \text{ g N m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . L'azote et le phosphore étant souvent co-limitants en Arctique, la charge critique d'azote est également susceptible d'être plus faible là où la disponibilité du phosphore est plus grande (Gordon *et al.*, 2001). De plus, la réponse des bryophytes à la fertilisation apparaît comme étant contrastée selon les espèces, suggérant que l'utilisation d'un seul groupe fonctionnel pour d'écrire la réponse des bryophytes ne permettrait pas de bien comprendre l'effet des apports en nutriments sur la communauté (Gordon *et al.*, 2001).

Dans des situations où le tapis de bryophytes apparaît saturé ou lorsque les bryophytes ne contraignent pas l'accès aux nutriments, les plantes vasculaires montrent généralement une augmentation de leur croissance et de leur productivité primaire aérienne (Mack *et al.*, 2004; Pouliot *et al.*, 2009). Cette augmentation de la surface foliaire en plus de l'accumulation de litière peut alors créer un effet d'ombrage pour les bryophytes et favoriser les plantes vasculaires. Une étude réalisée dans une tourbière de l'Ontario a montré qu'un faible ajout de fertilisant a d'abord contribué à augmenter le couvert de *Polytrichum*, alors qu'un ajout de fertilisant plus important a entraîné une disparition complète des mousses. Les plantes vasculaires quant à elles ont montré une augmentation de leur indice de surface foliaire avec l'augmentation des apports en nutriments (Bubier *et al.*, 2007). De façon similaire, une méta-analyse effectuée à partir de différents sites provenant d'écosystèmes arctiques et subarctiques montre que lors d'expérimentation de fertilisation de longue durée une augmentation de la biomasse de plantes vasculaires est observable alors que l'on constate une diminution de la biomasse des mousses et lichens. La diminution de la biomasse des mousses et lichens étant



également attribuée à l'effet d'ombrage et à l'accumulation de litière des plantes vasculaires (Van Wijk *et al.*, 2004). L'augmentation des apports en nutriments en Arctique est donc un élément essentiel à considérer pour comprendre la réponse des communautés végétales aux changements environnementaux.

### 1.1.3 Modification de la pression de broutement

Les communautés de toundra arctiques sont souvent soumises à des pressions de broutement d'espèces à grande migration comme le caribou (Bernes *et al.*, 2015) et l'oie des neiges (Hughes *et al.*, 1994). Les changements globaux peuvent contribuer à modifier les trajectoires migratoires ou encore l'abondance de ces populations. Ceci peut alors entraîner une diminution ou une augmentation de la pression de broutement exercée sur les communautés végétales de toundra arctique.

Le cas de l'augmentation de la population de Grande Oie des neiges (*Chen caerulescens atlantica*) en est un bon exemple. En effet, la Grande Oie des neiges connaît une importante augmentation de sa population depuis le milieu des années 1960 dont l'une des principales causes est l'augmentation des cultures de maïs dans son habitat du Sud. Cette augmentation de la production de maïs dans sa zone d'hivernage a permis à la Grande Oie des neiges d'acquérir une source d'alimentation importante permettant d'augmenter son taux de survie hivernale et la croissance de sa population (Gauthier *et al.*, 2005). À la fin de leur période d'hivernage dans leur habitat du Sud, les oies quittent en direction de l'Arctique canadien, dont l'île Bylot au Nunavut, qui représente l'une de leurs principales aires de nidification (Reed *et al.*, 2002). Là-bas, elles s'alimentent des communautés de plantes vasculaires de toundra arctiques qui possèdent une grande qualité nutritive. Toutefois, ces milieux possèdent une faible productivité primaire nette totale en comparaison des régions plus au sud, ce qui les rend sensibles à la forte pression de broutement (Manseau & Gauthier, 1993).

Le broutement contribue notamment à modifier les propriétés des communautés vasculaires, tel que leur composition, leur biomasse aérienne et l'accumulation de litière,

susceptibles d'affecter les communautés de bryophytes en retour (Gauthier *et al.*, 1995, 1996, 2004). De plus, lors de la recherche de rhizome de graminoides (*grubbing*), les oies perforent généralement le tapis de bryophytes et le retournent pour atteindre les rhizomes plus en profondeur, ce qui peut entraîner une perturbation importante pour le tapis de bryophytes. Le broutement peut ainsi avoir un impact considérable sur la production, la composition et la profondeur verticale du tapis de bryophytes (Jasmin *et al.*, 2008; Gornall *et al.*, 2009). Comprendre l'effet du broutement sur les communautés de bryophytes arctiques apparaît donc comme un élément essentiel à considérer pour étudier l'impact des changements environnementaux globaux.

## **1.2 Importance des bryophytes dans les communautés végétales de milieu arctique**

La majorité des études portant sur l'effet des changements environnementaux se concentre sur la réponse des plantes vasculaires et peu d'informations sont disponibles sur la réponse des bryophytes, particulièrement en Arctique. Pourtant, les bryophytes sont des composantes majeures des communautés végétales arctiques. Elles sont omniprésentes et deviennent généralement plus abondantes que les plantes vasculaires avec l'augmentation de la latitude. Elles représentent donc dans plusieurs cas l'une des composantes dominantes de certains écosystèmes arctiques (Tuba *et al.*, 2011).

Les bryophytes peuvent avoir des répercussions majeures sur les plantes vasculaires en contrôlant la température, l'humidité et les nutriments disponibles (Gornall *et al.*, 2007, 2009, 2011; Pouliot *et al.*, 2009; Soudzilovskaia *et al.*, 2011). Elles exercent ainsi une influence importante dans le cycle des nutriments, de l'eau et du carbone et sont un élément clef dans la compréhension des processus écosystémiques (Cornelissen *et al.*, 2007b). Par exemple, les traits des bryophytes reliés à l'eau, aux nutriments et à la tolérance thermique peuvent influencer des processus écosystémiques tels que la productivité primaire nette, la décomposition et les flux d'énergie du sol (Turetsky *et al.*, 2012). Les bryophytes jouent également un rôle clef dans plusieurs processus à long terme tels que l'accumulation de matière organique, la formation de la microtopographie ainsi que la stabilité du pergélisol (Turetsky *et al.*, 2012). Les bryophytes sont donc des

éléments importants à prendre en considération dans l'étude des communautés végétales arctiques.

Par contre, même lorsque les bryophytes sont considérées dans les études, elles sont dans la plupart des cas réduites à un seul groupe fonctionnel qui ne permet pas de bien comprendre leur réponse à l'environnement (Cornelissen *et al.*, 2007b; Turetsky *et al.*, 2012). Plusieurs études ont déjà souligné l'importance d'approfondir l'étude des bryophytes comme plus qu'un seul groupe fonctionnel dû aux propriétés contrastées de certaines espèces, notamment en ce qui a trait à leurs réponses aux nutriments (Gordon *e al.*, 2001), à leur économie d'eau (Elumeeva *et al.*, 2011), à leurs taux de décomposition (Lang *et al.*, 2009), ou encore à leurs effets sur les plantes vasculaires (Lett *et al.*, 2017). Les futures études sur la dynamique des communautés gagneraient donc à traiter les bryophytes comme plus qu'un seul groupe végétal fonctionnel afin de mieux comprendre leur réponse aux changements environnementaux.

### **1.3 Mécanismes de réponses des communautés végétales aux changements environnementaux**

Les communautés végétales peuvent répondre aux changements environnementaux grâce à trois différents mécanismes; la variation intraspécifique, le changement d'abondance des espèces et le renouvellement d'espèces. La variation intraspécifique englobe la variabilité génotypique des espèces et leur plasticité phénotypique. La plasticité phénotypique est définie comme la capacité d'un individu à modifier son phénotype (impactant sa physiologie, sa phénologie, ou son comportement, par exemple) en réponse à des changements de conditions environnementales. Ce mécanisme peut ainsi permettre une réponse relativement rapide des communautés suite à un changement environnemental (Sultan, 2000; Matesanz *et al.*, 2010; Kelly *et al.*, 2012; Gratani, 2014). Le changement d'abondance en espèces correspond au passage de certaines espèces, à l'origine dominantes, à peu abondante et vice versa. Ainsi, la composition en espèce reste la même et seule l'abondance des espèces présentes est modifiée. Finalement, le renouvellement d'espèces est défini comme un changement dans la composition en

espèce d'une communauté avec la disparition d'espèces et l'apparition de nouvelles. Chacun de ces trois mécanismes implique des dimensions spatio-temporelles différentes, et alors que les variations interspécifiques sont bien documentées en écologie végétale, la documentation sur les variations intraspécifiques reste faible, surtout chez les bryophytes. L'importance relative de ces trois mécanismes dans la réponse des communautés de mousses aux contraintes environnementales, particulièrement le rôle de la variation intraspécifique, reste donc à approfondir.

#### **1.4 Approche fonctionnelle en écologie végétale**

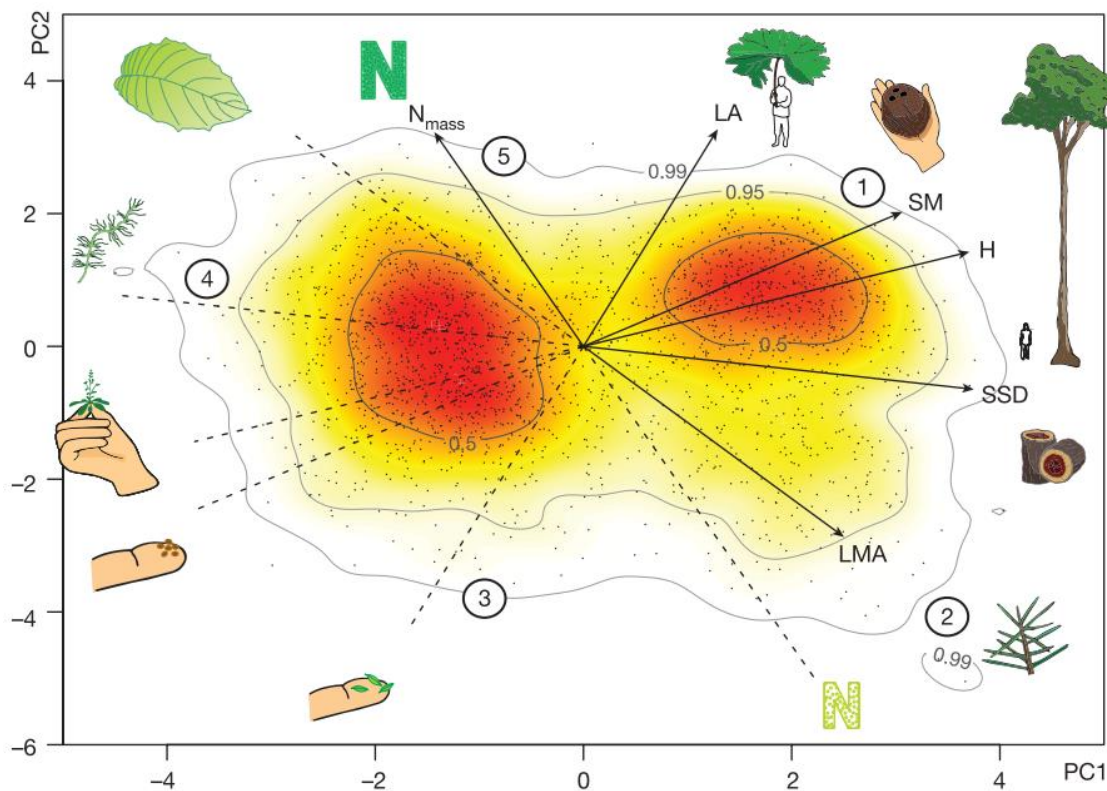
Lorsque vient le moment de comprendre comment la structure et la composition des communautés répondent aux variations environnementales et affectent les processus écosystémiques, plusieurs difficultés sont rencontrées. Parmi celles-ci, on constate le besoin d'utiliser une approche quantitative pour caractériser la communauté, sa réponse et son effet. Ce besoin est indispensable à la généralisation des résultats et à leurs utilisations dans des modèles de végétation (Violle *et al.*, 2014) afin d'estimer, par exemple, comment les communautés végétales de la toundra arctique se modifieront suivant la dynamique des changements globaux. Dans les approches classiques d'étude des communautés, la réponse de la végétation est caractérisée par une approche taxonomique qui est difficilement exportable dans des situations autres que celles où l'étude a été réalisée, car le réservoir d'espèces ne sera pas nécessairement le même. Pour faire face à ce problème, l'approche des traits fonctionnels a été proposée afin de décrire les espèces d'un point de vue fonctionnel plutôt que taxonomique (Violle *et al.*, 2007).

Pour ce faire, le concept de type fonctionnel de plante propose de regrouper les espèces selon des réponses communes à l'environnement et/ou des effets communs sur les processus écosystémiques (Lavorel & Garnier, 2002; Cornelissen *et al.*, 2003). Cette classification fonctionnelle repose sur l'étude des caractéristiques des plantes (tel que la hauteur de plant ou la surface foliaire par exemple) ayant un fort pouvoir de prédiction des réponses importantes des écosystèmes aux changements environnementaux

et/ou ayant un impact important sur les processus des écosystèmes (Cornelissen *et al.*, 2003). Ces caractéristiques chez les plantes sont communément appelées traits fonctionnels. De façon plus précise, les traits fonctionnels sont des caractéristiques (morphologiques, physiologiques, phénologiques) qui représentent les stratégies écologiques utilisées par les plantes pour survivre, grandir et se reproduire selon leur habitat (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016). Les traits fonctionnels sont donc des caractères quantitatifs, c'est-à-dire des caractères mesurables sur un individu, auxquels des valeurs numériques continues peuvent être attribuées (Garnier *et al.*, 2004).

Les traits fonctionnels à préconiser dépendent évidemment de la question posée. Il est possible de faire une distinction dans la littérature entre les traits pertinents à utiliser pour comprendre la réponse ou les effets sur l'écosystème. Les traits de réponses regroupent les espèces selon une réponse commune aux facteurs environnementaux tels que les ressources et les perturbations, alors que les traits d'effets regroupent les espèces selon leur effet commun sur les processus écosystémiques, tels que le cycle biogéochimique par exemple (Lavorel & Garnier, 2002).

Les traits fonctionnels (de réponse ou d'effet) s'organisent à l'échelle globale autour de certains axes de spécialisation majeurs. Ces axes définissent les stratégies que les espèces végétales utilisent pour partager les ressources en assimilats entre leurs tissus et *in fine* survivre, grandir et se reproduire (Figure 1.1). Un de ces axes bien définis constitue le spectre de l'économie foliaire (*leaf economic spectrum*) (Wright *et al.*, 2004). Dans la figure 1.1 par exemple, deux axes de spécialisation des plantes vasculaires sont illustrés, le premier axe illustre le compromis d'investissement des ressources que les espèces ont à faire dans la plante entière et leurs différentes parties. Le second axe illustre les compromis relatifs au spectre de l'économie foliaire. La valeur des traits relatifs à chacun des axes permet ainsi de situer les espèces le long de ces axes de spécialisation pour mieux comprendre leurs stratégies d'adaptation.



**Figure 1.1 Spectre global de la forme et de la fonction des plantes vasculaires.**

Projection des espèces de plantes vasculaires globales (points) sur le plan défini par les axes de composantes principales PC1 et PC2. La première dimension majeure dans ce plan reflète la taille des plantes entières et de leurs parties; la deuxième représente le spectre économique des feuilles. Les flèches en trait plein indiquent la direction et la pondération des vecteurs représentant six traits fonctionnels déterminants dans l'étude des stratégies des espèces végétales : Teneur en N par unité de masse de feuille ( $N_{mass}$ ), surface foliaire (LA), masse de diaspores (SM), hauteur de plant adulte (H), Densité spécifique de la tige (SSD) et masse foliaire par surface (LMA). Tirée de Díaz *et al.*, 2016.

Plus précisément, le spectre économique foliaire permet de décrire les relations entre les concentrations d'éléments nutritifs, les taux métaboliques, les caractéristiques morphologiques et la longévité des feuilles (Wright *et al.*, 2004). Il traduit un compromis entre les processus en phase liquide (associés à un taux de photosynthèse et une croissance élevée) et une allocation pour la structuration des tissus (acquisition rapide vs conservation des ressources) et un compromis évolutif entre les taux de photosynthèse des feuilles, les coûts de construction et la longévité des feuilles (Shipley *et al.*, 2006). Les traits fonctionnels qui y sont souvent associés sont la masse foliaire par surface (LMA), le taux

d'assimilation photosynthétique, la concentration en azote foliaire, la concentration en phosphore foliaire, le taux de respiration sombre et la durée de vie foliaire (Wright *et al.*, 2004). Par exemple, les espèces à croissance rapide avec de faibles valeurs de LMA et de LL ainsi que des concentrations élevées en N et P foliaire seront considérées comme des espèces avec une stratégie de capture rapide des ressources ayant un renouvellement rapide des organes et ainsi une mauvaise conservation interne des ressources. Les espèces présentant les traits inverses seront plutôt associées à une stratégie de conservation des ressources grâce à la plus grande longévité des organes et un plus grand temps de séjour moyen des nutriments (Lavorel & Garnier, 2002; Wright *et al.*, 2004).

#### **1.4.1 Approche fonctionnelle chez les bryophytes**

##### ***1.4.1.1 Spectre de l'économie foliaire***

Bien que la majorité des études portent sur les plantes vasculaires, l'utilisation des traits fonctionnels peut également être appliquée chez les bryophytes (Deane-Coe & Stanton, 2017). Parmi les traits bien étudiés chez les bryophytes se trouvent les traits associés à la chimie des tissus tels que la concentration en nutriments, le pH et les métabolites secondaires (Cornelissen *et al.*, 2007b). De plus, il a été démontré que les compromis sur les traits fondamentaux largement étudiés dans le spectre de l'économie foliaire chez les plantes vasculaires existent également chez les bryophytes (Waite & Sack, 2010; Wang *et al.*, 2017). Les traits les plus souvent rapportés pour illustrer le compromis associé au spectre de l'économie foliaire chez les bryophytes sont la masse de pousses par surface (SMA), le taux d'assimilation photosynthétique et la concentration en azote et en phosphore des pousses ( $N_{\text{mass}}$  et  $P_{\text{mass}}$ ). La majeure différence chez les bryophytes repose sur l'utilisation de la pousse entière (gamétophyte) dans l'évaluation de la surface foliaire plutôt que les « feuilles » uniquement (Wang *et al.*, 2017). Pour les plantes vasculaires, la surface foliaire est obtenue en mesurant la surface projetée des feuilles de la plante. Dans le cas des bryophytes, il est beaucoup plus difficile d'obtenir une surface convenable à partir de ce que l'on nomme communément les « feuilles ». De plus, l'activité photosynthétique des bryophytes a souvent lieu sur la plante entière et n'est pas restreinte aux « feuilles ». La surface de pousse (tige et feuilles) est donc

reconnue comme une unité fonctionnelle appropriée chez les bryophytes et déjà utilisée dans plusieurs études (Rice & Cornelissen, 2014).

#### ***1.4.1.2 Spectre de l'économie de l'eau***

Les bryophytes se différencient également des plantes vasculaires du fait qu'elles sont poïkilohydriques, c'est-à-dire que leur état d'hydratation est contrôlé par l'environnement et n'est pas contrôlé de façon interne. En effet, les bryophytes ne possèdent pas de trachéides ou de vaisseaux sophistiqués comme les plantes vasculaires. Cette absence de système sophistiqué de conduite trachéide limite ou ralentit le mouvement de l'eau à l'intérieur de la plante, en plus du manque de racines qui rend l'obtention de l'eau via le substrat difficile, voire impossible (Glime, 2017). De plus, les bryophytes ont une grande tolérance à la dessiccation et peuvent retrouver leur capacité photosynthétique une fois réhydratées, ce qui en font des organismes résistant aux variations de leur contenu en eau (Proctor, 1990). De ce fait, leurs activités métaboliques sont fortement dépendantes de la disponibilité en eau, et il apparait essentiel de considérer les stratégies de rétention d'eau propre aux bryophytes. Parmi les traits qui leur sont propres en relation avec les stratégies de conservation de l'eau se trouve le volume d'eau à capacité au champ (WHC, pour *water holding capacity*), qui correspond à la masse d'eau maximale pouvant être retenue par un individu par rapport à sa biomasse sèche. Un autre trait souvent étudié chez les bryophytes est leur capacité de rétention d'eau (WRC, pour *water retention capacity*), qui correspond au temps nécessaire pour que 50 % du contenu en eau soit perdu après réhydratation à pleine turgescence.

Ces deux traits sont déjà bien étudiés chez les bryophytes et semblent bien refléter un axe important qu'est le spectre de l'économie en eau (Elumeeva *et al.*, 2011; Michel *et al.*, 2012). Plus précisément, cet axe de spécialisation semble refléter un compromis entre la conservation de l'eau et l'acquisition des ressources en lumière et en CO<sub>2</sub>. Par exemple, une forte capacité de stockage de l'eau sera avantageuse afin de maintenir une activité photosynthétique chez l'individu. Toutefois, un fort niveau d'humidité (g d'eau/g de biomasse sèche) chez l'individu peut également mener à une restriction de



la photosynthèse en raison de la forte résistance de la diffusion du CO<sub>2</sub> en phase liquide. Il existe ainsi un niveau d'humidité optimal chez les espèces de bryophytes afin de maintenir une activité photosynthétique maximale. Lorsque le niveau d'humidité est inférieur au niveau optimal, les tissus sont déshydratés et la photosynthèse est réduite ou supprimée en raison du manque d'eau dans le protoplasme. À l'inverse, lorsque le niveau d'humidité est supérieur au niveau optimal, la photosynthèse sera réduite ou supprimée en raison de la limitation de diffusion du CO<sub>2</sub> dans les tissus (Nakatsubo *et al.*, 1989). Il a été démontré que le niveau d'humidité optimal n'est pas le même chez toutes les espèces et que de façon générale, le niveau d'humidité optimal est plus faible chez les espèces de milieux xériques que chez les espèces de milieux mésiques. Ceci peut s'expliquer par le fait que les espèces de milieux xériques ont une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau et sont mieux adaptées à l'utilisation de petites quantités d'eau (Nakatsubo *et al.*, 1989).

En plus du stockage de l'eau, la résistance face à la dessiccation est également importante et peut être estimée grâce à la capacité de rétention d'eau. À l'échelle de l'individu, le taux de dessiccation est fortement corrélé à la taille, ainsi les pousses robustes avec une masse sèche élevée auront tendance à perdre leur eau plus lentement (Elumeeva *et al.*, 2011). Toutefois, le taux de dessiccation est un trait qui apparaît comme étant fortement influencé par les propriétés de la colonie. Le taux de dessiccation des espèces composant la colonie et mesuré à l'échelle de l'individu ne reflète donc pas celui de la communauté (Elumeeva *et al.*, 2011; Michel *et al.*, 2012). Les principales causes de perte en eau chez les bryophytes sont la percolation causée par la gravité à travers le tapis de bryophytes, la perte capillaire vers les pousses voisines et l'évaporation qui est de loin la plus grande source de perte hydrique. Comme l'évaporation survient surtout à la surface du tapis de bryophytes, une grande importance doit être accordée à la structure de la colonie plutôt qu'à la seule morphologie des pousses pour bien comprendre les stratégies d'acquisition en eau (Elumeeva *et al.*, 2011). De plus il est constaté que contrairement aux plantes vasculaires, les bryophytes ne compétitionnent pas pour l'eau, mais la partagent. La plasticité des traits parmi les mélanges de bryophytes est donc une stratégie physique essentielle à considérer dans l'économie de l'eau des communautés (Michel *et al.*, 2012).

Ainsi, les différences dans les capacités de rétention d'eau des colonies de bryophytes sont déterminées dans une grande mesure par des caractéristiques au niveau de la canopée telles que la densité des pousses, la hauteur des pousses, l'enchevêtrement de rhizoïdes ou de paraphyllies sur la tige et la densité des branches. Ces caractéristiques peuvent représenter des traits révélateurs des compromis et stratégies d'adaptation propre aux bryophytes. D'ailleurs, il est connu que de nombreuses espèces ont une certaine plasticité dans l'ajustement de la densité des pousses, de l'intensité des ramifications et de bien d'autres caractéristiques en fonction des conditions environnementales (Elumeeva *et al.*, 2011).

Toutefois, maximiser la rétention d'eau sur la base de ces traits est, rappelons-le, soumis à des compromis entre accès au CO<sub>2</sub> et pénétration de la lumière dans la canopée. Par exemple les espèces de grande taille, plus étalées et qui croissent dans un tapis plus ouvert et moins dense auront un avantage compétitif dans la capture de la lumière et du CO<sub>2</sub> puisque leur forme relâchée leur permettra d'avoir une plus grande surface photosynthétique et une meilleure pénétration du CO<sub>2</sub> à travers la canopée. À l'inverse, les espèces plus petites, moins étalées et qui croissent en petit tapis dense et compact auront une moins bonne capture de la lumière et une moins grande pénétration du CO<sub>2</sub> à travers la canopée, mais bénéficieront d'une meilleure conservation de l'eau (Proctor, 1990; Elumeeva *et al.*, 2011). Les communautés de milieux mésiques ou d'habitats exposés (ex. forte radiation et vitesse de vent) auront donc tendance à avoir une stratégie de conservation des ressources en maximisant la conservation de l'eau grâce à une colonie dense avec de petits individus qui permet d'avoir un tapis lisse avec une résistance élevée de la couche limite à la perte en eau. À l'inverse, les espèces de milieux humides ou d'habitats moins exposés auront tendance à avoir une stratégie d'acquisition des ressources avec une colonie de plus faible densité et des individus de plus grande taille (Proctor, 1990).

Bien que l'étude des traits fonctionnels à ce jour soit essentiellement dirigée sur les plantes vasculaires, ces axes apparaissent comme étant de bons guides dans l'orientation du choix des traits pour les bryophytes. Dans la littérature, il est également possible de

constater le peu d'études dirigé vers les plantes de milieux arctiques. Compte tenu du fait que les bryophytes contribuent souvent davantage à la biodiversité que les plantes vasculaires en milieux arctiques et jouent un rôle majeur dans les processus écologiques et les fonctions de l'écosystème (Tuba *et al.*, 2011), en apprendre davantage sur leur réponse et leur capacité à répondre aux changements environnementaux est un enjeu important.

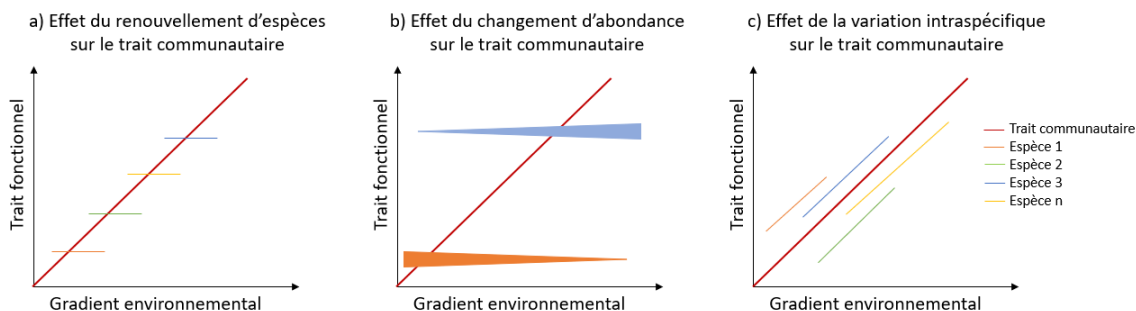
#### 1.4.2 De l'individu à la communauté

Bien que l'approche des traits fonctionnels consiste en une mesure réalisée à l'échelle de l'individu, celle-ci s'applique à l'échelle des communautés et revêt à cette échelle une grande importance lorsque vient le moment de comprendre comment se réalise leur dynamique. La diversité végétale est souvent évaluée selon la richesse en espèces négligeant la diversité fonctionnelle. On constate un consensus croissant quant au fait que les effets de la diversité sur les processus écosystémiques devraient être attribués aux traits fonctionnels des espèces individuelles et à leurs interactions, plutôt qu'au nombre d'espèces en soi (Díaz & Cabido, 2001; Suding *et al.*, 2008). Ainsi, l'étude des traits fonctionnels chez l'individu permet une meilleure compréhension de la diversité fonctionnelle de la communauté. La diversité fonctionnelle de la communauté à son tour apporte une meilleure compréhension des impacts possibles de la végétation sur les processus écosystémiques. En effet, il a été constaté que les taux et les amplitudes des processus écosystémiques étaient associés de manière plus cohérente à la composition fonctionnelle (présence de certains types ou caractéristiques fonctionnels de plantes) et à la richesse fonctionnelle (nombre de types fonctionnels de plantes différents) qu'à la richesse spécifique (Díaz & Cabido, 2001). Ainsi, les études en écologie fonctionnelle des communautés s'intéressent à la dynamique du trait communautaire (souvent intitulé CWM, pour *community weighted mean*) qui est calculé comme la somme des valeurs des traits des espèces composant la communauté pondérée par leur abondance relative (Violle *et al.*, 2014).

Le calcul du trait communautaire peut être successivement décomposé pour supprimer d'une part la variabilité intraspécifique (une espèce donnée a le même trait, quel que soit le milieu) et d'autre part, l'abondance des espèces (toutes les espèces ont la même abondance au sein d'une communauté donnée) (Bjorkman *et al.*, 2018). Ceci permet d'isoler l'effet relatif des trois mécanismes de réponse des communautés susceptibles d'affecter la dynamique du trait communautaire soit, le renouvellement d'espèces, le changement d'abondance des espèces et la variabilité intraspécifique.

Par exemple, un renouvellement d'espèces dans la communauté peut entraîner une modification du trait communautaire si les espèces immigrant dans la communauté ont des valeurs de trait différentes des espèces disparaissant de la communauté (Figure 1.2a). Un changement d'abondance des espèces peut également modifier la valeur du trait communautaire si les espèces qui augmentent en abondance ont des valeurs de trait différentes de celles des espèces qui diminuent en abondance (Figure 1.2b). On constatera que si des espèces qui apparaissent ou qui augmentent en abondance dans la communauté ont les mêmes valeurs de traits que celles qui disparaissent ou qui diminuent en abondance, le trait communautaire restera inchangé. On suppose alors que toutes ces espèces ont le même rôle écologique (redondance fonctionnelle) pour mettre en évidence la réponse de la végétation à l'environnement ou encore son effet sur l'écosystème. Finalement, pour une même composition et structuration de la communauté végétale, le trait communautaire peut encore être modifié si un changement physiologique ou ontogénique modifie la valeur du trait des espèces (Figure 1.2c). Les espèces peuvent elles-mêmes s'adapter à différentes variations environnementales par plasticité phénotypique (variation intraspécifique).

La modification du trait communautaire peut également être le résultat de combinaison entre ces trois mécanismes de réponse des communautés qui agissent dans des proportions différentes. Il est donc important d'évaluer si le changement de valeur du trait communautaire est expliqué par la variation intraspécifique, le changement d'abondance ou le changement d'espèces et dans quelle proportion chacun de ces mécanismes est responsable du changement dans les traits observés des communautés.



**Figure 1.2 Effet de la réponse de la végétation au gradient environnemental sur la dynamique du trait communautaire.**

1) a) Effet d'un renouvellement d'espèces, b) effet d'un changement d'abondance et c) effet d'une variation intraspécifique. L'abondance des espèces dans le graphique b) est représentée par l'épaisseur des lignes. Plus la ligne devient épaisse et plus l'abondance de l'espèce augmente alors que plus la ligne devient mince, plus l'abondance de l'espèce diminue.

## 1.5 Objectif de l'étude

À la lumière des informations fournies par la littérature, il m'apparaît important d'étudier la diversité fonctionnelle des bryophytes qui pour l'instant est assez méconnue malgré l'importance de sa couverture et de sa biomasse dans les systèmes arctiques. Il m'apparaît également important de mieux comprendre si diverses stratégies sont nécessaires pour répondre aux multiples changements de l'environnement dans un contexte de changement climatique. Enfin, très peu d'études se sont intéressées aux mécanismes de réponses communautaires des bryophytes, particulièrement en écosystèmes arctiques qui sont pourtant parmi les plus touchés par les changements environnementaux.

Dans ce contexte, mon objectif principal dans ce projet de recherche est d'établir comment les communautés de bryophytes de toundra arctique répondent à quatre facteurs environnementaux sensibles aux changements environnementaux, soit la disponibilité en eau, la disponibilité en N et en P, et la pression de broutement par la Grande Oie des neiges.

De façon plus précise, cette étude tentera de répondre à trois questions :

1. Quelles sont les dimensions stratégiques fonctionnelles des espèces de bryophytes de toundra arctique;
2. Comment les communautés de bryophytes répondent à nos quatre facteurs environnementaux;
3. Quelle est l'importance respective de la variabilité intraspécifique, de l'abondance et du renouvellement d'espèces dans la capacité des communautés à répondre aux changements environnementaux.

Nous répondrons à ces questions grâce à l'étude des communautés de bryophytes du site de recherche de l'île Bylot située en Haut-Arctique.

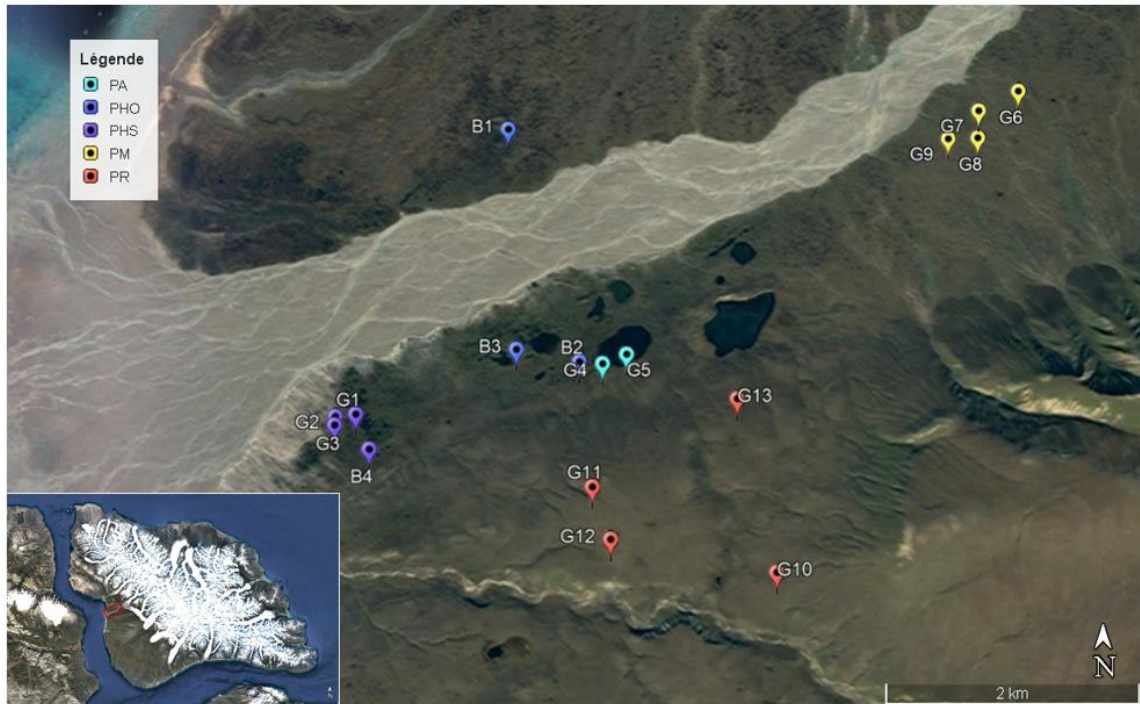
## **1.6 Description du site d'étude**

L'étude s'est déroulée dans la vallée de Qarlikturvik sur l'île Bylot au Nunavut, Canada (73°09'N, 79°57'W). Un total de 62 communautés, réparties à travers deux dispositifs d'expérimentations, ont été étudiées (Tableau 1.1). Les deux dispositifs d'expérimentations contenaient des parcelles organisées par paire. Cette paire de parcelles était constituée d'une parcelle protégée annuellement du broutement par les oies à l'aide d'un grillage métallique et d'une parcelle non protégée où les oies pouvaient brouter. Les parcelles broutées furent uniquement protégées du broutement durant l'année d'échantillonnage afin de permettre le prélèvement de la végétation.

**Tableau 1.1**  
**Description des parcelles échantillonnées à travers les**  
**deux dispositifs expérimentaux et leurs traitements**

Traitement	Description	Sites correspondants	Nb de parcelles par traitement	Nb de parcelles par dispositif expérimental
<b>Dispositif géomorphologique</b>				
PHO	Polygone humide organique	B1-B2-B3	6	
PHS	Polygone humide silteux	B4-G1-G2-G3	8	
PA	Polygone humide asséché	G4-G5	4	34
PM	Polygone mésique	G6-G7-G8-G9	8	
PR	Prairie mésique	G10-G11-G12-G13	8	
<b>Dispositif en zone humide enrichi en NP</b>				
1	Control	B1-B2-B3-B4	8	
2	1 g N/m <sup>2</sup>	E1-E2	4	
3	5 g N/m <sup>2</sup>	E3-E4-E5-E6	8	36
4	3 g P/m <sup>2</sup>	E7-E8-E9-E10	8	
5	5 g N/m <sup>2</sup> + 1 g P/m <sup>2</sup>	E11-E12-E13-E14	8	

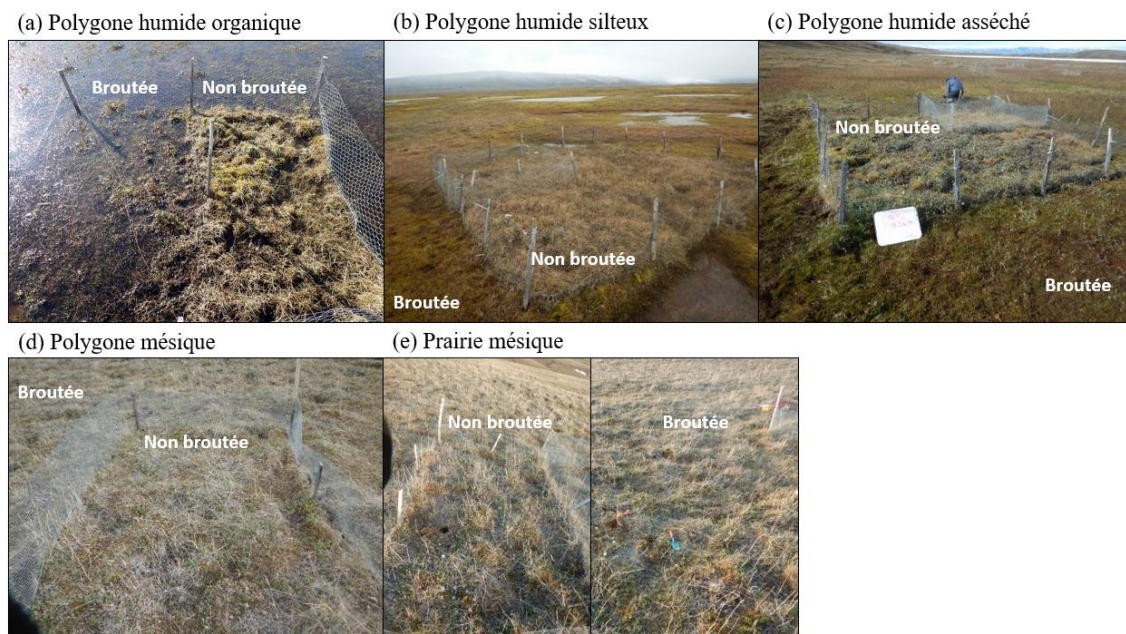
Le dispositif d'expérimentation géomorphologique a été mis en place en 2002 et était composé de dix-sept paires de parcelles de communautés possédant des différences géomorphologiques. Les parcelles étaient réparties à travers cinq types de végétation décrits comme dominants dans la vallée par Duclos *et al.* (2002). Ces cinq types de végétation étaient composés de polygones humides organiques (PHO), de polygones humides silteux (PHS), de polygones humides asséchés (PA), de polygones mésiques (PM) et de prairies mésiques (PR) (Figure 1.3 et Figure 1.4). Deux à quatre paires de parcelles ont été échantillonnées par types de végétation et étaient séparées d'au moins 100 m.



**Figure 1.3** Position des 34 parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation géomorphologique.

Chaque point représente une paire de parcelles du dispositif géomorphologique (broutée, non broutée). Les parcelles sont regroupées selon cinq types de végétation typique des polygones humides organiques (PHO), polygones humides silteux (PHS), polygones humides asséchés (PA), polygones mésiques (PM) et prairies mésiques (PR). Les points B1, B2, B3 et B4 représentent les parcelles communes au dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en NP.





**Figure 1.4** Photos des parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation géomorphologique selon le type de végétation dominante.

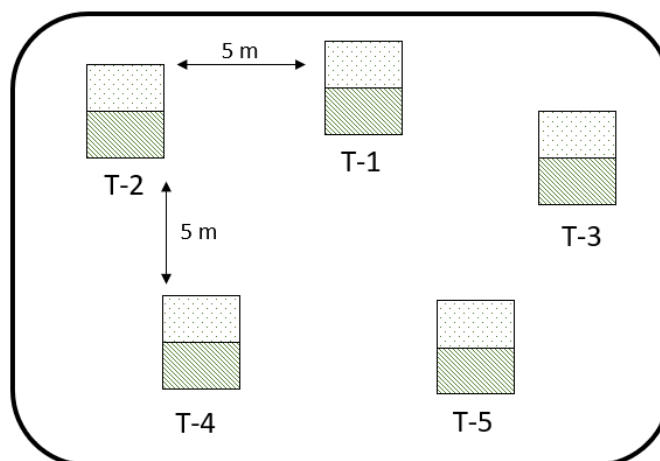
Les photos ont été prises entre 2017 et 2019 et le dispositif a été mis en place en 2002.

Le dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en azote et en phosphore a été mis en place en 2003 et était composé de dix-huit paires de parcelles de polygones humides organisées en quatre blocs de fertilisation (1 bloc en PHS et 3 en PHO). Cinq traitements de fertilisation ont été appliqués : 1. Contrôle (sans fertilisation, parcelles communes au dispositif géomorphologique), 2. N faible ( $1 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}$ ), 3. N modéré ( $5 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}$ ), 4. P modéré ( $3 \text{ gP}\cdot\text{m}^{-2}$ ), 5. N modéré et P faible ( $5 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}$  et  $1 \text{ gP}\cdot\text{m}^{-2}$ ) (Figure 1.5, Figure 1.6, Figure 1.7). Le traitement de faible apport en N n'a été étudié que dans deux blocs de fertilisation, en raison des contraintes relatives au terrain en milieu éloigné. Dans chaque bloc, les parcelles étaient éloignées d'au moins 5 m afin d'éviter une contamination croisée due à l'ajout de nutriments. La fertilisation a été faite tous les ans depuis 2003 et était appliquée en une dose vers la fin de juin lors de l'émergence des plantes vasculaires et dès que l'eau stagnante de la fonte des neiges printanière eut disparu.



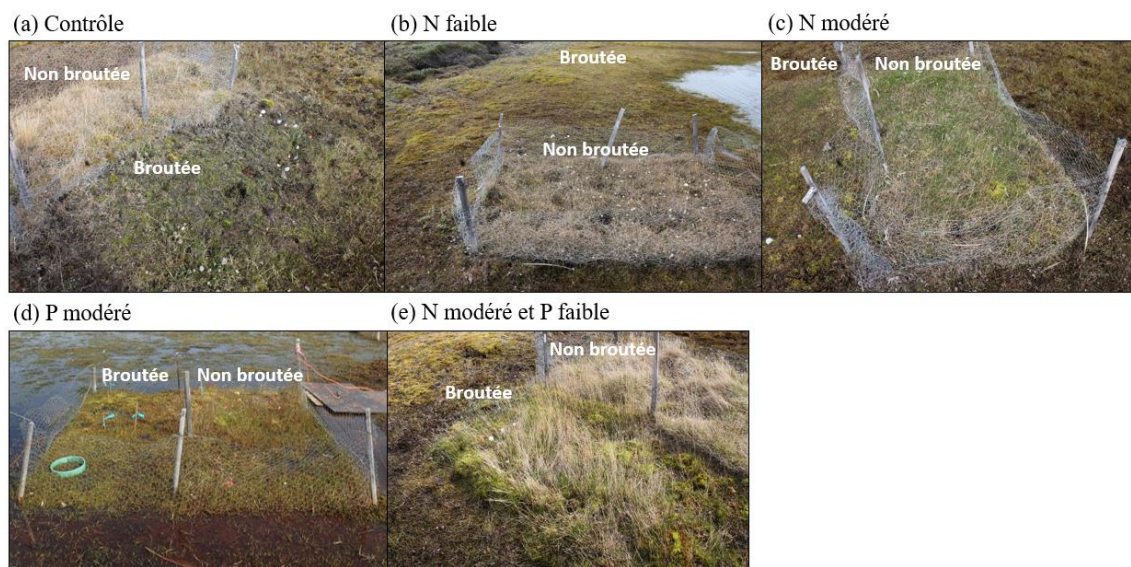
**Figure 1.5** Position des 36 parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en NP.

Chaque point représente une paire de parcelles (broutée, non broutée). Les parcelles sont regroupées en bloc comprenant cinq traitements. Quatre blocs ont été étudiés. Les points B1, B2, B3 et B4 représentent les parcelles communes au dispositif d'expérimentation géomorphologique (control, sans fertilisation).



**Figure 1.6** Schéma illustrant un bloc de fertilisation à cinq traitements.

Les rectangles picotés et hachurés représentent une paire de parcelles broutée et non broutée.



**Figure 1.7** Photos des parcelles d'échantillonnage du dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en NP selon le type de traitement. Les photos ont été prises entre 2017 et 2019 sur un dispositif de fertilisation ayant débuté en 2003.

## CHAPITRE II

### INTRA-SPECIFIC VARIABILITY PREDOMINANTLY DRIVES BRYOPHYTE COMMUNITY RESPONSE TO RECENT ENVIRONMENTAL CHANGES IN THE HIGH ARCTIC (BYLOT ISLAND, NUNAVUT)

Article en voie de soumission à la revue *Functional Ecology*.

Amélie Morneau<sup>1,2,3</sup>, Line Rochefort<sup>3,4</sup>, Lucas Deschamps<sup>1,2,3</sup>,  
Charles Gignac<sup>3,4</sup>, Isabelle Dalcher-Gosselin<sup>1,2,3</sup>, Esther Lévesque<sup>1,2,3</sup>,  
Juan-Carlos Villarreal-Aguilar<sup>3,4</sup>, Vincent Maire<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Département des Sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières,  
Trois-Rivières, QC, Canada;

<sup>2</sup>Chaire en Écologie Fonctionnelle Arctique, Centre d'études nordiques, Université du  
Québec à Trois-Rivières, Trois Rivières, QC, G9A 5H7, Canada;

<sup>3</sup>Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, Canada;

<sup>4</sup>Département de phytologie, Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC,  
G1V 0A6, Canada;

Correspondence : Amélie Morneau. E-mail: [amelie.morneault@uqtr.ca](mailto:amelie.morneault@uqtr.ca)

Author emails: [charles.gignac.5@ulaval.ca](mailto:charles.gignac.5@ulaval.ca), [vmair24@gmail.com](mailto:vmair24@gmail.com),  
[esther.levesque@uqtr.ca](mailto:esther.levesque@uqtr.ca), [line.rochefort@fsaa.ulaval.ca](mailto:line.rochefort@fsaa.ulaval.ca), [lucas.deschamps@uqtr.ca](mailto:lucas.deschamps@uqtr.ca),  
[Isabelle.Gosselin@uqtr.ca](mailto:Isabelle.Gosselin@uqtr.ca), [juan-carlos.villarreal-aguilar@bio.ulaval.ca](mailto:juan-carlos.villarreal-aguilar@bio.ulaval.ca)

**Keywords:** Arctic tundra, Bryophytes, Functional traits, Environmental change, Community assembling, Species turnover, Species abundance, Intraspecific variability, Fertilization, Grazing.

Manuscript length:

Abstract: 233; Introduction: 1173; Material & Methods: 2599; Results: 1061;  
Discussion: 1552; All: 8905 (including ref); References: 66; Figures: 7; Tables: 4.

**Abstract**

1. While bryophytes are a major component of arctic plant communities that strongly regulate tundra functioning, little is known on the ability of arctic bryophyte communities to respond to environmental changes.
2. This study aims to understand how 62 arctic tundra bryophyte communities respond to water and nutrient availability and geese herbivory across two designs, a natural geomorphological design, and a nutrients enriched-wet design (15 years of N and P fertilization).
3. Eleven functional traits were measured at the individual level on the dominant 28 bryophyte species to establish the community functional response to these environmental drivers and the respective role of the intraspecific variability, change in abundance and species turnover across the two designs.
4. Communities responded most to soil total P and grazing pressure and the main traits responding to the environmental factors were water holding capacity and shoot area.
5. The main community response mechanism in the geomorphological design was the species turnover, whereas it was the intraspecific variation that led the response in the NP enriched-wet design even after 15 years since the start of the experiment.
6. We conclude that spatial and temporal community responses to environmental change may not be driven by the same mechanism. Further, this highlights that using mean species trait value and space-for-time substitution might not capture the functional response of communities to environmental drivers in the future.



## Introduction

Arctic plant communities are currently facing major and rapid environmental changes, the most documented being the increase in average temperature (Box *et al.*, 2019; Graff *et al.*, 2019). Rising temperature along temporal and spatial gradients is drastically changing the characteristics of arctic communities, increasing plant height, leaf nitrogen content and specific leaf area of vascular species, which ultimately modifies arctic ecosystem functioning (Lang *et al.*, 2012; Van der Kolk *et al.*, 2016; Bjorkman *et al.*, 2018). So far, little is known on the effect of environmental changes on bryophyte communities, particularly in the Arctic. Even when bryophytes are included in some studies, most of the time they are reduced to one functional group that does not allow to fully understand the response of the bryophyte communities to the environment (Lett *et al.*, 2021). However, mosses are a major component of arctic plant communities due to their diversity, high abundance, and their significant effects on the tundra functioning (see Turetsky *et al.*, 2012 as a review). Particularly, mosses have a great influence on the cycling of water, nutrient retention, energy capture and carbon accumulation that make them an important element to understand the response of northern ecosystems to environmental changes (Turetsky *et al.*, 2012; Lett *et al.*, 2021).

Plant communities can respond to spatial and temporal environmental changes by three main mechanisms, i.e. either by the ability of each species to modify its physiology (intraspecific variability), the change in abundance of species already present within the community (species abundance), and the establishment and exclusion of species in the community (species turnover). Intraspecific variability includes both the phenotypic plasticity (the ability of an individual organism to modify its phenotype) and the selection of genetic differences between populations, which both allow communities to respond on a relatively short time scale to environmental changes (Matesanz *et al.*, 2010; Meilhac *et al.*, 2020). A change in species abundance, which may lead species from scarce to dominant rank within the community and inversely, is expected to occur on a relatively longer response time scale (month to years, Hollister *et al.*, 2005; Maire *et al.*, 2012). Finally, the establishment of new species and exclusion of present species is expected to respond on even longer scales (Cavender-Bares *et al.*, 2009) but may occur in a few years

in arctic vascular species following gully erosion (five years in Perreault *et al.*, 2016). The relative importance of these three mechanisms in the response of bryophyte communities to environmental changes, and particularly the role of phenotypic plasticity for bryophytes, remains little known in the arctic tundra. It is however crucial to better understand the way and ultimately the spatial and temporal scales at which the community response occurs.

An effective approach to improve our knowledge on this question is the use of the functional traits, defined as the morpho-physio-phenological characteristics that represent the ecological strategies used by plants to survive, grow, and reproduce according to their habitat (Violle *et al.*, 2007). Functional traits are measured at the individual level and can be integrated at the community level by obtaining an average value of the community trait (Pontes *et al.*, 2015). In this exercise, intraspecific variability, species abundance and turnover may be alternatively considered in the calculation in order to weigh their relative importance for the community to respond to the environment (Lajoie & Vellend, 2015). Such an approach revealed that species turnover was the predominant mechanism modulating the response of vascular plant communities of tundra along spatial temperature (Bjorkman *et al.*, 2018) and snow gradients (Happonen *et al.*, 2019). However, it is unclear if this predominance can vary across plant functional groups and temporal scales.

A major consequence of the warming in the Arctic is the major hydrological changes due to the degradation of permafrost, the increase in rainfall or the widening of rivers (Box *et al.*, 2019), leading to lower or higher water availability for plants (Nilsson *et al.*, 2015; Liljedahl *et al.*, 2016). Following thermo-erosion gullying processes, wet *Drepanocladus*-dominated communities turned into mesic *Aulacomnium*-dominated communities due to a complete species turnover (Perreault *et al.*, 2016). Furthermore, nitrogen (N) and phosphorus (P) supply to arctic plant communities, whose growth is considered N-P co-limited (Elser *et al.*, 2007), is globally increased due to N depositions associated with human activities (Hember, 2018; Gong *et al.*, 2018) and warming-induced soil nutrient net mineralization (Schmidt *et al.*, 1999; Keuper *et al.*, 2012). Within plant communities,

such N-P supplies have led to an increase in the cover and abundance of bryophytes, which act as the main component in the short-term sequestration due to their great efficiency of sequestration for airborne nutrients. However, after their saturation (and toxicity), bryophytes are slowly being competitively excluded by vascular plants that perform better at high nutrient supplies (Gordon *et al.*, 2001; Pouliot *et al.*, 2009). Finally, arctic tundra communities are often subject to grazing pressures from long-migrating species such as snow geese (Hughes *et al.*, 1994). Following modifications in the size or the migratory trajectory of the populations, goose herbivory can greatly influence bryophyte communities in terms of moss production, composition, and vertical depth (Jasmin *et al.*, 2008; Gornall *et al.*, 2009). Considering this, it appears necessary to study the indirect effects that accompany global changes, such as hydrological, nutrient and herbivory changes on bryophyte communities.

Our study aims to understand how 62 arctic tundra bryophyte communities, in the Qarlikturvik valley of Bylot Island in Nunavut, respond to four environmental factors sensitive to global changes, which are 1) soil water availability, 2-3) soil N and P availability, and 4) herbivory pressure. The variation in these four factors came from two - long-survey (> 15 years) – designs, (i) a geomorphological design where sites were chosen to represent the main vegetation types across the landscape heterogeneity (Duclos *et al.*, 2002), (ii) a N and P enriched design located within wet polygons. We characterised the communities by measuring at the individual level eleven functional traits that are linked with the acquisition of different essential resources (light, nutrient, water), establishing the functional niche of 28 bryophyte species. We tackled three questions: (i) What are the functional strategic dimensions of bryophyte species in the valley? (ii) How do bryophyte communities respond to our four environmental factors? and (iii) What is the respective importance of intraspecific variability, species abundance and turnover in the ability of communities to respond to environmental changes? Following these questions, we hypothesized that (i) As shown for vascular species (Diaz *et al.*, 2016), we expected bryophyte species to be organized along a plant size and leaf nutrient economics dimensions, as well as along bryophyte-specific independent niche dimensions, such as water retention that is key in bryophyte species (Dilks & Proctor, 1979); (ii) Bryophyte



communities will respond to each of the four environmental factors through different niche dimensions, but stronger to water availability, less to soil fertility and may not respond to herbivory pressure, which occurred on vascular species; (iii) Bryophyte communities will mainly respond through species turnover in the geomorphological design, although intraspecific variation will be dominant for structuring the recently NP enriched-wet communities.

## Materials and methods

### Study site

The study was conducted in the Qarlikturvik glacial valley of Bylot Island, Nunavut, Canada (73°09'N, 79°57'W). The average environmental conditions are as follows: altitude, 20 to 400 m; annual temperature, -14.4 °C; snow, ~ 8 months year<sup>-1</sup>; permanent permafrost; precipitation 77.5 mm during the growing season (Domine *et al.*, 2021). The Qarlikturvik Valley is located in the southwestern sector of the southern plain of the island and is crossed at its center by a river flowing from glaciers to the sea. The valley is about 18 km long and has a terrace about 5 km wide at the bottom and is bordered by plateaus up to 500 m in altitude (Godin & Fortier 2012). The terrace consists mainly of polygonal wetlands (wet organic polygons) while mesic tundra dominates in the hills bordering the valley (Gauthier *et al.*, 1995). Due to climatic degradation of ice wedges, some wet polygon sites are draining, and the plant communities are in the transition towards mesic polygons, which will be referred as drained polygons (Perreault *et al.*, 2016). The sites bordering the river are polygonal wetlands characterized by an accumulation of organic sediments and aeolian deposits made up of sand and silt for many years (Fortier & Allard, 2004), thereafter named wet silty polygons. The valley is also characterized by a large presence of the snow goose, which is the main herbivore of the valley and concentrated during brood-rearing in the wetland habitats for foraging on *Dupontia fisheri* and *Eriophorum scheuchzeri* that are with *Carex aquatilis* the dominant vascular species (Gauthier *et al.*, 1996). Its population has known a rapid increase from 100 000 individuals in 1970 to 1 million in 1999, an oscillation between 800 000 and

1 million individuals in 2000-2014 and a slight decrease up to 2018 with 780 000 individuals (Canadian Wildlife Service Waterfowl Committee, 2020).

### Two complementary designs

We studied 62 plots of 2 x 1 m, which were organised in two distinct designs, i.e. geomorphological and NP enriched-wet designs. While the geomorphological design did not show a major change in resource availability from year to year since the start of the survey in 2002, the second design modified N and P annual availability since 2003. In both designs, a pair-plot structure included one plot that was annually protected from grazing by metallic enclosure (chicken-wire fence) and one plot with no metallic enclosure, allowing geese grazing, except the year of the sampling where metallic enclosure has been placed before the arrival of the geese to allow vegetation sampling.

*Geomorphological design* – Seventeen pair-plots were established in the five vegetation types (two to four per type) that were determined as dominant in the vegetation survey of the Qarlikturvik valley by Duclos *et al.* (2002). The five chosen categories were wet organic polygons (WOP), wet silty polygons (WSP), drained polygons (DP), mesic polygons (MP) and mesic grasslands (MG). In each vegetation type, plots were spaced at approximately 100 m, which is sufficient to ensure adequate independence among the plots in tundra vegetation (Sundqvist *et al.*, 2011). Vegetation relevé measured in 2002, 2008, 2015 did not show a recent temporal dynamic, except for the plots categorised as drained polygons (Fig. S1). In this design, we expected that spatial environmental changes that resulted from geomorphological differences drove plant community assembling.

*NP enriched-wet design* – Eighteen pair-plots were organised within a randomized block design with three blocks established in wet organic polygons and one block in wet silty polygons. Five fertilization treatments were applied: 1. No fertilization (control), 2. Low N input ( $1 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ), 3. Moderate N input ( $5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ), 4. Moderate P input ( $3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ), 5. Moderate N input ( $5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ) combined with low P input ( $1 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ). The Low N input treatment was only studied in two blocks. The fertilization has been done every year since

2003 and was applied in one dose in late June at the emergence of vascular plants and as soon as standing water from spring snow-melt had receded. Ammonium nitrate ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) granules were dissolved in water and distributed homogeneously. Phosphate ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ ) was distributed uniformly over the plots in granule form. Controls and plots with only P fertilization received the same water quantity as the N fertilized plots. In each block, plots were at least 5 m apart to prevent cross-contamination of added nutrients (verified by Pouliot *et al.*, 2009). Pouliot, Rochefort & Gauthier (2009) showed that 5-yrs of fertilisation led to a significant turnover of vascular species (from *D. fisheri* – *E. scheuchzeri* – *C. aquatilis* dominated community in control plot to *Poa arctica* – *Hierochloe pauciflora* dominated community) and to an increase in N and P content of moss tissues. In contrast with the geomorphological design, we here expected that recent spatial environmental changes that resulted from the fertilisation treatments drove plant community assembling.

#### Environmental factors

In each plot, we measured soil water content and pH repeatedly from one to four times during 2017, 2018 and 2019 growing season (mid-June, end of August). Each of the punctual values was the average of four measurements within the plot using WET2-Sensor (Delta T-device) and pH field-probe (Hanna HI-12923 electrode) devices. The mean values of soil water content (SWC) and pH ( $\text{pH}_{\text{soil}}$ ) per plot were used in the analyses.

We sampled soil cores (10 x 10 x 20 cm) in each plot at the beginning of August 2019. Cores were air-dried, soil were sieved at 4 mm and concentration of nitrate, ammonium and orthophosphate were determined following a KCl 2M ( $\text{N}_{\text{min}}$ ) and Bray2 ( $\text{P}_{\text{bray}}$ ) extractions and spectrometry with a flow injection analysis and an inductively coupled plasma - optical emission spectrometer (Tucker, 2009; McMinn, 2019). Soil total (organic and inorganic) nitrogen ( $\text{N}_{\text{tot}}$ ) and phosphorus ( $\text{P}_{\text{tot}}$ ) were obtained for each plot following micro-Kjeldahl digestion and colorimetry analysis (NF X31 147, ISO1126:1995).

## Vegetation sampling and species abundance

We carried out vegetation sampling in each plot between mid-July and mid-August in 2018. We used a 80 x 80 cm quadrat, with an interior tied with ropes delimiting 100 cm<sup>2</sup> squares, and randomly sampled four of them. We sampled soil clods of 10 x 10 x 10 cm dimension using a bread knife. For each clod, a core (19.6 cm<sup>2</sup>) of a bryophytes community was taken. Every core of bryophytes were completely dried in the field and brought back in the laboratory for abundance and trait measurements.

For each of the 62 plots, three to four bryophyte cores were used for measuring the abundance and traits of bryophytes. Each core was cut horizontally at the bottom to exclude the part that was composed of soil and decomposed material to keep only the non-decomposed firmly-attached bryophytic layer. The shoots were sorted by species for each core, then dried at 60 °C during 48 h and weighed to obtain the abundance of each species in the plot. We calculated species abundance in the plot as follows:

$$Ab_i = \frac{\sum_j B_i}{\sum_j B_{tot}} \quad (\text{Eq. 1})$$

Where  $Ab_i$  was the relative abundance of the species  $i$  in the plot,  $B_i$  and  $B_{tot}$  were the biomass of the species  $i$  and of all bryophytes in the core  $j$ . Biomasses of the 3-4 cores were then summed up per plot.

## Trait measurement

Only dominant species (which together represent at least 80% of the summed up biomass per plot) were selected for trait measurement. Ten gametophytes (when possible) were randomly selected across the cores within a plot for the measurement of morphological traits. The rest of species biomass per plot were milled (Retsch MM400) to determine chemical traits.

Morphological traits were measured following rehydration of bryophyte tissues in nanopure water for at least 12 hours to reach full turgor as described in Elumeeva *et al.* (2011). The fresh biomass and the shoot area (SA) of the 10 individuals were immediately measured. For the shoot area, the whole shoots (green part and undecomposed brown part) were placed on a white surface and then covered with a plexiglass in order to flatten them. A photo was then taken and analyzed using R software to obtain the shoot area. On each shoot, we measured the green height ( $H_g$ ), and the functional height (green height plus undecomposed brown height,  $H_f$ ). Shoots were then dried at 60 °C during 48 h and weighed to obtain the water holding capacity of the shoot (WHC), the specific shoot area (SSA) and the shoot dry matter content (SDMC). We calculated WHC as the mass of the shoot at full turgor minus the dry mass of the shoot divided by the dry mass of the shoot. We calculated SSA as the one-sided area of the fresh shoots divided by the dry mass of the shoots and SDMC as the dry mass of the shoots divided by their water-saturated fresh mass.

The shoot powder was used to measure the contents of nitrogen ( $N_{mass}$ ), phosphorus ( $P_{mass}$ ), carbon ( $C_{mass}$ ), and  $^{13}C$  discrimination (D13C) in the shoot of each species in each plot. For the  $P_{mass}$ , the analyses were made with a Delta V Pro mass spectrometer (Isomass). The  $P_{mass}$ ,  $N_{mass}$ , and  $^{13}C$  isotopic composition was determined using an elemental analyzer coupled with an isotope ratio mass spectrometer (EA-IRMS, Agilent technology). D13C was calculated using  $^{13}C$  isotopic composition, the PeeDee Belemnite standard and the atmospheric isotopic composition (-8.5 ‰). Finally, the shoot pH ( $pH_{sh}$ ) was measured as described in Pérez-Harguindeguy *et al.* (2016) using the Accumet ® double junction semi-micro and micro pH electrode combined with an Mettler Toledo™ FE20 reader.

Traits were chosen to represent the main strategies that can be used by plant species to acquire and use light, nitrogen, phosphorus and water resources. As such, SA, SSA,  $H_g$  and  $H_f$  are expected to be related to light capture, WHC, SDMC,  $C_{mass}$  and D13C to water stress,  $N_{mass}$  to N stress, and finally  $P_{mass}$  to P stress (Roos *et al.*, 2019, Lett *et al.*, 2021).

Even if it does not belong to any clearly defined axis, the  $\text{pH}_{\text{sh}}$  has been chosen since it is regularly studied in bryophytes (Cornelissen *et al.*, 2007).

### Community weighted mean and response mechanism

We calculated a trait value per species per plot for each of the functional traits as follows:

$$Tc_p = \sum_{s=1}^{n_p} T_{sp} \cdot A_{sp} \quad (\text{Eq. 2})$$

Where,  $Tc_p$  is the community trait value of the plot  $p$ ,  $n_p$  the number of species in the plot  $p$ ,  $T_{sp}$  the trait value of the specie  $s$  in the plot  $p$ , and  $A_{sp}$  the abundance of the species  $s$  in the plot  $p$ . This calculation accounts for the ability of a community to respond to the environment using intraspecific variability (i.e. one value of trait per species and per plot), species abundance (i.e. one value of abundance per species and per plot) as well as species turnover considering the presence of different species pools from plot to plot.

The calculation of the community trait can be successively broken down to firstly remove the intraspecific variability (a given species has the same trait whatever the environment) and secondly, the species abundance (all species have the same abundance within a given community). Removing intraspecific variability, the value of specie  $s$  in plot  $p$  was replaced by  $\alpha_s$ , which is the average value of the trait of species  $s$  across all plots, according to the following equation:

$$Tc_p = \sum_{s=1}^{n_p} \alpha_s \cdot A_{sp} \quad (\text{Eq. 3})$$

Secondly, by excluding species abundance mechanism from Eq. 3, all species will be considered present in equal abundance and the mean trait value of the species will be reported on  $n_p$ , i.e., the number of species present in the plot  $p$  according to the equation:

$$Tc_p = \sum_{s=1}^{n_p} \alpha_s / n_p \quad (\text{Eq. 4})$$

In such case,  $Tc_p$  can vary from plot to plot through changing the species pool only.

Three community trait values per plot were considered: with the species turnover only (Eq. 4), with the species turnover and the abundance of species (Eq. 3), with the turnover, the abundance and the intraspecific variability of species (Eq. 2).

#### Data analyses

Our analytical framework considered two main steps. The first one selected the principal dimensions of the species functional niche (among eleven traits) and of the environment (among eight variables) across the two designs. The second step studied community traits – environmental factors relationships in the geomorphological and NP enriched-wet designs, separately considering their different spatial and temporal nature, which may contrast the mechanism through which communities respond to the environment. All the analyses were run under the software R-4.0.2 (R Core Team, 2022).

(i) *Principal dimensions of bryophyte species niche and Qarlikturvik valley environment* – Among the eleven traits measured, we selected the ones that better defined the main strategic and independent dimensions of species niche by using principal component analysis (PCA). Trait values were scaled, centered-reduced and analyzed by the function “*prcomp*” of the package “*vegan*”. For further analyses, we selected the traits that showed the strongest score on each PCA axis exceeding an eigenvalue of one.

With a similar PCA approach, we selected among the eight environmental variables the ones that better described the main and independent environmental factors that may

structure bryophyte communities. Grazing was added to the PCA-selected environmental variables in further analyses as a binary variable “Grazed” vs “Ungrazed”.

Such variable selection approach allowed tending for the highest independence and variance among the chosen explained and explicative variables in our regression models. As such, we did not observed critical inflation factor indices in our following analyses.

(ii) *Community portrait of the two designs* – Non-metric multidimensional scaling analyses were used with the function “*MetaMDS*” of the package ‘*vegan*’ in order to visualize the community differences that resulted from the categories used in the two designs (vegetation types in the geomorphological design and nutrient treatments in the NP enriched-wet design). Species abundance was used for the community data matrix and the scaling is defined using monotone regression and primary treatment of ties. This first analysis provided a first estimate of the impact of species turnover and abundance on the differences between bryophyte communities but did not permit study of the role of the intraspecific variability.

(iii) *Community response to environmental factors* – Community trait – environment relationships were studied using generalized linear mixed-effects models (function “*glmer*” of the package “*lme4*”). For both designs, the community weighted mean (Eq. 2) of all PCA-selected traits were regressed on the same model of fixed factors, which were the addition of the three PCA-selected environmental and the herbivory factors. The interaction between herbivory and soil water availability-related variable was added to the model considering that geese preferentially feed in wet-habitat (Gauthier et al., 1996). As random factors, we considered pair plots in both designs and the block additionally in NP enriched-wet design. Regression models considered Gaussian law distribution for trait value intervals between  $[-\infty, +\infty]$  and gamma law distribution for value intervals between  $]0, +\infty]$ . We used the standardized regression coefficients of these previous models as effect sizes (package “*jtools*”, function “*plot\_summs*”) to visualize the relative impacts of environmental factors on the different traits.



(iv) *Relative importance of intraspecific variability, species abundance and turnover* – Similarly to (iii), community trait – environment relationships were studied with the same explanatory model but considering successively the community weighted mean (as explained variable) according to Eq.2, Eq.3 and Eq.4. The standardized regression coefficients and associated standard errors of all trait models were estimated using the ‘standardize’ (z-scoring) function of the package ‘effectsize’ (version 0.6.0.1, Ben Shachar *et al.*, 2020) to express the responses of traits in terms of comparable standard deviation. Doing so, we summarized the effect size and compared the effect of the change in species turnover, species abundance and intraspecific variability on the response of the community trait. We used the function ‘viz\_forest’ of the package ‘metaviz’ (version 0.3.1, Schild & Voracek, 2015) using the random effect method for estimation. With the same function we summarized the most influential trait and environmental factor.

## Results

### Principal dimensions of bryophyte species niche and environment

The PCA carried out from the matrix comprising eleven functional traits and based on 226 measures, revealed that the first four axes had an eigenvalue greater than 1 (Fig. 1) and represented 74% of the total variation. The first axis accounted for 31.1% of the variation and opposed individuals with a high shoot dry matter content (SDMC) to those with high water holding capacity (WHC) and carbon per mass ( $C_{\text{mass}}$ ). The second axis is accounted for 24.1% of the variation and opposed individuals with high functional height ( $H_f$ ) and shoot area (SA) to individuals with opposite syndrome. The third and fourth axes were essentially driven by the phosphorus content per unit mass ( $P_{\text{mass}}$ ) and discrimination against  $^{13}\text{C}$  (D13C) and accounted for 9.4% and 8.9% of the variation, respectively. Nitrogen content per unit mass ( $N_{\text{mass}}$ ) and specific shoot area (SSA) were assumed as shaping an additional independent dimension which was not well captured by other PCA axes, considering the 45° angle of their PCA vectors with the first and the second PCA axes. The WHC, SA,  $P_{\text{mass}}$  and D13C, which represent the main traits of the axis of the

PCA, were kept for further analyses in addition to the  $N_{\text{mass}}$ , to represent the main dimensions of species niche.

The PCA carried out from the matrix comprising eight environmental variables describing the water and nutrient availability showed that the two first axes had an eigenvalue greater than 1 and represented 69% of the total variation (Fig. 2). Soil humidity, through  $\text{pH}_{\text{soil}}$  and soil water content represented the first PCA axis (45.5%) and nitrogen availability through  $N_{\text{min}}$  and  $N_{\text{tot}}$  represented the second axis (23.8%). Regarding phosphorus,  $P_{\text{tot}}$  was the most independent variable to the first two PCA axes compared with  $P_{\text{bray}}$  and likely represented an additional environmental dimension. As such, we kept for further analyses  $\text{pH}_{\text{soil}}$ ,  $N_{\text{min}}$  and  $P_{\text{tot}}$ , representing independent dimensions of the environment as well as the bioavailability in water, nitrogen and phosphorus resources to bryophyte communities. The range of values for  $\text{pH}_{\text{soil}}$ , and  $P_{\text{tot}}$  were similar in both designs, but differed in the distribution of their values (Table 1, Fig. 2). Only  $N_{\text{min}}$  range differed between the geomorphological and NP enriched-wet design.

#### Community portrait of the two designs

Overall, 28 species of bryophytes were identified (26 in the geomorphological design and 23 in the NP enriched-wet design, see Table 2). The three most abundant species in the geomorphological design were *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi* and *Tomentypnum nitens* whereas they were *Aulacomnium palustre*, *Scorpidium revolvens* and *Bryum pseudotriquetrum* in the NP enriched-wet design.

*Geomorphological design* – Across the vegetation types in the geomorphological design, the NMDS showed a distinct composition of species, with three distinguishable species groups (Fig. 3a). The first group was composed of species like *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum acutifolium*, and *Racomitrium lanuginosum*, and was associated with the mesic sites (mesic polygons and mesic grasslands). The second group was composed of species like *Aulacomnium palustre*, *Tomentypnum nitens* and *Pohlia nutans* and was associated with drained polygons. The third group was

composed of species like *Scorpidium revolvens*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Cinclidium latifolium*, and *Calliergon richardsonii* and was associated with wet polygons (organic and silty).

*NP enriched-wet design* – While no distinct communities were observable in relation to the fertilization treatments, high N and P fertilisation treatment differed slightly from other treatments (Fig. 3b), with a higher abundance of *Aulacomnium* species.

#### Community response to environmental factors

*Geomorphological design* – Multiple regression analyses showed that community-weighted means of traits were significantly impacted by environmental variables (Fig. 4a, Table 3). Each trait responded to at least one of the four environmental variables, while each environmental variable impacted at least one of the five traits. The WHC increased with  $\text{pH}_{\text{soil}}$  and  $\text{N}_{\text{min}}$  ( $p < 0.001$  and  $p < 0.01$ , respectively), whereas SA only increased with the absence of goose herbivory ( $p < 0.05$ ) and decreased with soil  $\text{P}_{\text{tot}}$  ( $p < 0.001$ ).  $\text{P}_{\text{mass}}$  and  $\text{N}_{\text{mass}}$  both increased with herbivory exclusion ( $p < 0.01$  and  $< 0.05$ , respectively).  $\text{P}_{\text{mass}}$  also increased with  $\text{pH}_{\text{soil}}$ , and  $\text{N}_{\text{mass}}$  with  $\text{P}_{\text{tot}}$  ( $p < 0.01$ ). D13C decreased with  $\text{pH}_{\text{soil}}$  ( $p < 0.05$ ). WHC was the most responsive trait (z-score  $z_c = 0.41$ , Fig. 5a) to all environmental variables, followed by SA ( $z_c = 0.19$ ). The most influential environmental variable was  $\text{P}_{\text{tot}}$  followed by  $\text{pH}_{\text{soil}}$  ( $z_c = 0.17$  and  $0.12$ , respectively, Fig. 5c).

*NP enriched-wet design* – All environmental variables but soil pH impacted trait community-weighted means (Fig. 4b, Table 3). As for the geomorphological design, SA increased with herbivory exclusion and decreased with  $\text{P}_{\text{tot}}$  and  $\text{N}_{\text{min}}$  ( $p < 0.01$ ).  $\text{N}_{\text{mass}}$  increased with soil  $\text{N}_{\text{min}}$  ( $p < 0.01$ ), while  $\text{P}_{\text{mass}}$  increased with soil  $\text{P}_{\text{tot}}$  and decreased with soil  $\text{N}_{\text{min}}$  and herbivory exclusion (all  $p < 0.05$ ). WHC and D13C did not respond to any environmental variables. As for the geomorphological design, WHC and SA ( $z_c = 0.24$  and  $0.25$ , respectively, Fig. 5b) were the most responsive traits, while goose herbivory was the most influential environmental variable followed by  $\text{P}_{\text{tot}}$  ( $z_c = 0.15$  and  $0.10$ , respectively, Fig. 5d).

## Relative importance of intraspecific variability, species abundance and turnover

*Geomorphological design* – While the direction of the response of community traits to  $P_{\text{tot}}$  was relatively similar regardless of the response mechanism, its amplitude varied according to the mechanisms and traits considered (Fig. 6, Table 4). For WHC,  $N_{\text{mass}}$  and D13C (Figs. 6a, d,e), the inclusion of species abundance and intraspecific variation led to higher amplitude in the response of trait to environment. For SA (Fig. 6b), the amplitude associated with the different mechanisms were similar and turnover only was enough to explain the community response. All traits and environmental variables combined, effect size of the community trait response mechanisms showed that the main response of the community across the geomorphological design was mainly by species turnover ( $z_c = 0.09$ , Fig. 5e). The inclusion of species abundance showed no effect ( $z_c = 0.09$ ) while the intraspecific variation added a little effect ( $z_c = 0.13$ ).

*NP enriched-wet design* – As for geomorphological design, community traits showed the same direction of the response to  $P_{\text{tot}}$  regardless of the response mechanisms considered, while amplitude varied (Fig. 7, Table 4). Inclusion of species abundance and intraspecific variation had a significant effect on the amplitude of the relation with WHC and D13C (Figs. 7a,e). All traits and environmental variables combined, the main response mechanism of the community was intraspecific variation (Fig. 5f). Inclusion of species abundance to species turnover ( $z_c = 0.06$ ) slightly increased the effect size compared to turnover only ( $z_c = 0.05$ ), but both showed low effect size compared with the three mechanisms together ( $z_c = 0.15$ ).

## Discussion

The functional assembly of communities was related with the environmental variation both along a spatial gradient with relative temporal stability and along a gradient resulting from relatively recent fertilisation. Changes in intraspecific variability, species abundance and turnover were three mechanisms involved in the community response but

their respective influence depended on the environmental gradient. In the NP enriched-wet design intraspecific variability was the main community response mechanism while species turnover mainly operated in the geomorphological design. To our knowledge, this is the first time that a study shows such importance of intraspecific variability for plant community assembling as well as the relative importance of mechanisms according to spatial and temporal gradient.

### Species niche

Through our two designs, bryophytes were organized around three economic dimensions associated with water (captured by WHC, SDMC and  $C_{\text{mass}}$ ), light (captured by SA and  $H_f$ ) and nutrient economy (captured by SSA,  $N_{\text{mass}}$  and  $P_{\text{mass}}$ ) strategies. These last two dimensions are also widely found in vascular species (Diaz *et al.*, 2016), which likely suggests that similar nutrient and light strategies operate across bryophytes and vascular plants. For instance, the nutrient economy strategy reflects a compromise between cheaply-constructed tissue (associated with a high rate of photosynthesis) and long-lifespan tissue (associated with high survival rate, Diaz *et al.*, 2016), which can occur both in bryophyte and vascular plants (Waite & Sack, 2010; Wang *et al.*, 2017). It is not surprising to see a dimension associated with water strategies in bryophytes given their poikilohydric nature. Their absence of sophisticated conducting vessels and stomata on the gametophyte makes them sensitive to their environment to maintain their photosynthetic activity and forces them to adopt water strategies different from those of vascular plants. Cell ornamentation, margin rolling and nerve extension are all highly-structured leaf morphologies that protect against water loss in water-limiting environment but limit their capacity to hold water at a given leaf biomass (Henriques *et al.*, 2017; Fernández-Martínez *et al.*, 2019), likely resulting in a trade-off between holding high amount of water and investing in structural biomass that preserve it. This trade-off contrasts high-WHC low-SDMC species such as *Rhizomnium punctatum* or *Calliergon richardsonii* occurring in wet environment to species such as *Dicranum acutifolium* and *Polytrichum sp.* typical in mesic environment (Table 2).

### Community response to environmental factors

In line with our hypothesis, we showed that community response to the environment was multifactorial. Contrary to our prediction placing water availability as the main factor for the assembling of bryophyte species, we found that soil phosphorus was the most influential factor to structure them. Its impact was consistent in both designs, including the geomorphological design where geomorphology led to long-standing differences in mean soil water content for plant communities. Since most species can easily absorb deposited N and fix N<sub>2</sub> with the help of cyanobacteria (Zielke *et al.*, 2005), moss communities are likely to respond to P increase, especially in rich organic matter polygons of our valley. In tundra ecosystems, the co-limitation in N and P resources of vegetation is prevalent (Jiang *et al.*, 2019) and this includes bryophytes, which show strong stimulation of their productivity, cover and depth in N addition treatment when P is supplied (Gordon *et al.*, 2001; Street *et al.*, 2015, 2018). As such, soil phosphorus need to be more consistently considered in future studies as a key environmental factor that is capable of modifying the functional community assemblages of arctic tundra.

Water availability, which covaried positively with soil pH (water being a source of cations), was still the second most influential factor in the geomorphological design, but had a weak effect on communities in the NP enriched-wet design. Such discrepancy occurred whereas the two designs showed similar variation in SWC. Long-standing geomorphological features of the geomorphological design led to strong species turnover between soil water content levels, which may be required to respond to soil water availability. Roos *et al.* (2019) observed that a shift from one cell-layer leaf species (e.g. *Pleurozium schreberi*) to thick lamellae leaf species (e.g. *Polytrichum spp*) allows moss communities to respond to an elevational-moisture gradient in southern Norway. Phylogeny strongly structured such change in leaf morphology along a water availability gradient (Fernández-Martínez *et al.*, 2019), which could mainly be reached by species turnover and less likely by intraspecific variability. As species turnover poorly occurred in our NP enriched-wet design, this may explain why soil water content show non-significant impact on bryophyte communities. Finally, goose herbivory was the most influential factor in the NP enriched-wet design, but had a weak effect on the geomorphological design. The former experienced high grazing pressure in all plots

compared to those of the geomorphological design, where grazing mainly occurred in wet polygons. Herbivory was carried directly out on vascular plants (no observation of grubbing) and as such might only have indirect but still strong impact on bryophyte communities, through the interaction with vascular plants. The latter had larger leaf area and denser population in NP enriched-wet environment (Nishizawa *et al.*, 2021) and caused greater litter buildup strongly restricting the access to light for bryophytes (Burbier *et al.*, 2007; Van Wijk *et al.*, 2004), a pattern that was not observed in the geomorphological design.

In both designs, bryophyte communities responded to these environmental factors using a modification of functional traits that belongs to multiple dimensions of species functional niche, as observed in many studies as well as for vascular species (Roos *et al.*, 2019; Nishizawa *et al.*, 2021). WHC and SA were the most responsive traits followed by  $N_{\text{mass}}$  and  $P_{\text{mass}}$ . The D13C almost did not respond. It is not surprising to see an important response of the WHC since it varies greatly between species (Elummeva *et al.*, 2011; Wang & Bader 2018). In comparison, SA in bryophytes can be influenced by shoot height as well as the number and length of branches, which show both inter and intraspecific variability in response to water availability and light (Van Der Hoeven *et al.*, 1998; Rincon & Grime 1989; Bergamini & Peintinger 2002). Such plastic behavior likely explained the strong increase of SA in enclosure plots in the NP enriched-wet design, where vascular plants can strongly pre-empt light at the expense of bryophytes. The response of N-P concentration were as expected since they are known to have a great inter and intraspecific variation (Gordon *et al.*, 2001; Street *et al.*, 2015).

#### Relative importance of intraspecific variability, species abundance and turnover

In line with our hypothesis, intraspecific variability of bryophyte species was an important mechanism at the community level to respond in both designs to environmental changes. This was particularly strong in the NP enriched-wet design, where community change was attributable to the effect of fertilization that has taken place over the past 15 years (Gignac *et al.*, 2022). Thus, intraspecific variability, which is an important

mechanism in responding to short-term environmental changes (Matesanz 2010; Maire *et al.*, 2013; Meihlac *et al.*, 2020), may be greater in NP enriched-wet design in order to respond rapidly to recent nutrient inputs. Indeed, very plastic traits such as SA,  $P_{\text{mass}}$  and  $N_{\text{mass}}$  associated with light and nutrient economy strategies (Bergamini & Peintinger 2002) were particularly involved. This underlines the importance of studying functional traits, which only allow detecting intraspecific variation when measured at the individual level. Using traditional vegetation relevé or mean value of species from international database (Bjorkman *et al.*, 2018) would not have allowed to detect the response of the community in the NP enriched-wet design.

Species turnover was the main response mechanism of the communities in the geomorphological design which is in accordance with the species group distinction observable in the NMDS. The group distinction was greatly associated with the hydrological regime of the type of vegetation, and so species turnover seems to be mainly related to hydrological variation across the geomorphological design. As underlined earlier, species turnover particularly modified WHC trait, which is related with phylogeny-structured morphology and to plant water economy strategy (Fernández-Martínez *et al.*, 2019). A change in moss species composition has already been observed in the same arctic ecosystem in response to a significant hydrological change (Perreault, 2016), demonstrating that the regional species pool is large and diverse enough to respond to the hydrological change. Species turnover was low in the NP enriched-wet design compared to the geomorphological design. The environmental changes may still be too recent, even after 15 years of fertilization, to see a species turnover. An alternative hypothesis could consider that regional species pool does not contain species sufficiently well adapted to cope with N-rich environment and/or competition with vascular species. Some studies seem to show a higher nutrient tolerance in some species (Gordon *et al.*, 2001; Bubier 2007), but in general bryophyte cover and species composition tend to decrease with high nutrient input whereas vascular plants, which perform better in this type of habitat, tend to increase (Pearce *et al.*, 2003; Van Wijk *et al.*, 2004).



Surprisingly, change in species abundance had very little effect on community response for both designs. We would have expected to see a change in species abundance in the NP enriched-wet design since fertilization experiments in N and P in an Arctic heath have shown to change the abundance of bryophytes species after only eight years of fertilization (Gordon *et al.*, 2001). It would be interesting to use different parameters to quantify the relative abundance of species in communities, such as density rather than biomass, and see if this impacts the detection of change in species abundance.

## **Conclusion**

Our results demonstrate that community response mechanisms depend on the context of environmental change and highlight the importance of studying functional traits in bryophytes. The taxonomic approach failed to detect any response from communities to nutrient inputs (NP enriched-wet NMDS) while the functional approach detected a response by intraspecific variation, a mechanism that appears to be important in the response of bryophytic communities to environmental changes. For future analyses, it would be important to isolate the relative effect of the different environmental factors and the temporality of the change to better understand the response of communities to the different environmental disturbances.

## **Acknowledgements**

The authors are thankful to the Inuit community of Pond Inlet and to Parks Canada-Sirmilik National Park, and grateful to M. Mahy, C. Boismenu, A. Roy, G. Brochu, V. Belley, C. Cavecin, M.-O. Maalsnaes, J.-P. Viau, A. Couture, C. Perrot, and K. Mercier for their help with trait measurements and species identification of bryophytes. This study was supported by the Fonds de recherche du Québec-Nature et technologies (FRQNT-2018-PR-208107), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC, Discovery and Master fellowship programs), the Network of Centers of Excellence of Canada ArcticNet and the Northern Scientific Training Program (Indian and Northern Affairs Canada). Logistical support for fieldwork was provided by the Centre

d'études nordiques (CEN) and Polar Continental Shelf Program (Natural Resources Canada).

### **Authors' contributions**

A.M., V.M., E.L and L.R. conceived and designed the research. A.M., L.D., C.G. and I.D-G. collected the material. A.M. processed and supervised species trait analyses and species recognition. L.R. verified species recognition, while V.M. verified trait analyses. L.D. processed and supervised soil analyses. A.M. and V.M. led the writing of the manuscript, with contributions of all co-authors.

## References

- Ben-Shachar M, Lüdtke D, Makowski D. 2020.** effectsize: Estimation of effect size indices and standardized parameters. *Journal of Open Source Software* **5**(56): 2815.
- Bergamini A, Peintinger M. 2002.** Effects of light and nitrogen on morphological plasticity of the moss *Calliergonella cuspidata*. *Oikos* **96**(2): 355-363.
- Bernes C, Bråthen KA, Forbes BC, Speed JD, Moen J. 2015.** What are the impacts of reindeer/caribou (*Rangifer tarandus* L.) on arctic and alpine vegetation? A systematic review. *Environmental Evidence* **4**(1): 1-26.
- Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Normand S, R uger N, Beck PSA, Blach-Overgaard A, Blok D, Cornelissen JHC, Forbes BC, et al. 2018.** Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* **562**(7725): 57-62.
- Box JE, Colgan WT, Christensen TR, Schmidt NM, Lund M, Parmentier F-JW, Brown R, Bhatt US, Euskirchen ES, Romanovsky VE, et al. 2019.** Key indicators of Arctic climate change: 1971–2017. *Environmental Research Letters* **14**(4): 045010.
- Bubier JL, Moore TR, Bledzki LA. 2007.** Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology* **13**(6): 1168-1186.
- Canadian Wildlife Service Waterfowl Committee. 2020.** Population Status of Migratory Game Birds in Canada. November 2019. CWS Migratory Birds Regulatory Report Number 52. [publications.gc.ca/pub?id=9.883189&sl=1](https://publications.gc.ca/pub?id=9.883189&sl=1).
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SK. 2009.** The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* **12**(7): 693-715.
- Cornelissen JH, Van Bodegom PM, Aerts R, Callaghan TV, Van Logtestijn RS, Alatalo J, Chapin FS, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, et al. 2007.** Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology letters* **10**(7): 619-627.
- D az S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, et al. 2016.** The global spectrum of plant form and function. *Nature* **529**(7585):167-171.
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1979.** Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytologist* **82**(1): 97-114.
- Domine F, Lackner G, Sarrazin D, Poirier M, Belke-Brea M. 2021.** Meteorological, snow and soil data (2013–2019) from a herb tundra permafrost site at Bylot Island, Canadian high Arctic, for driving and testing snow and land surface models. *Earth System Science Data* **13**(9): 4331-4348.

**Duclos I. 2002.** Milieux mésiques et secs de l'île Bylot, Nunavut (Canada): caractérisation et utilisation par la Grande Oie des neiges.

**Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE. 2007.** Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **10**(12): 1135-1142.

**Elumeeva TG, Soudzilovskaia NA, During HJ, Cornelissen JH. 2011.** The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science* **22**(1): 152-164.

**Fernández-Martínez M, Berloso F, Corbera J, Garcia-Porta J, Sayol F, Preece C, Sabater F. 2019.** Towards a moss sclerophylly continuum: Evolutionary history, water chemistry and climate control traits of hygrophytic mosses. *Functional Ecology* **33**(12): 2273-2289.

**Fortier D, Allard M. 2004.** Late Holocene syngenetic ice-wedge polygons development, Bylot Island, Canadian Arctic Archipelago. *Canadian Journal of Earth Sciences* **41**(18): 997-1012.

**Gauthier G, Hughes RJ, Reed A, Beaulieu J, Rochefort L. 1995.** Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site (Bylot Island, NWT, Canada). *The Journal of Ecology* 653-664.

**Gauthier G, Rochefort L, Reed A. 1996.** The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*.

**Gignac G, Rochefort L, Gauthier G, Lévesque E, Maire V, Deschamps L, Pouliot R, Marchand-Roy M. 2022.** Global warming is more likely than nitrogen deposition to promote a transition from moss-dominated to graminoid-dominated tundra in the High-Arctic. *Atmosphere* Under review.

**Godin E, Fortier D. 2012.** Geomorphology of a thermo-erosion gully, Bylot Island, Nunavut, Canada (CR Burn, Ed.). *Canadian Journal of Earth Sciences* **49**(8): 979-986.

**Gong W, Beagley SR, Cousineau S, Sassi M, Munoz-Alpizar R, Ménard S, Racine J, Zhang J, Chen J, Morrison H, et al. 2018.** Assessing the impact of shipping emissions on air pollution in the Canadian Arctic and northern regions: current and future modelled scenarios. *Atmospheric Chemistry and Physics* **18**(22): 16653-16687.

**Gordon C, Wynn JM, Woodin SJ. 2001.** Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist* **149**(3): 461-471.

**Gornall JL, Woodin SJ, Jónsdóttir IS, Van der Wal R. 2009.** Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. *Oecologia* **161**(4): 747-758.

**Graff LS, Iversen T, Bethke I, Debernard JB, Seland Ø, Bentsen M, Kirkevåg A, Li C, Olivie DJL. 2019.** Arctic amplification under global warming of 1.5 and 2 °C in NorESM1-Happi. *Earth System Dynamics* **10**(3): 569-598.

**Happonen K, Aalto J, Kemppinen J, Niittynen P, Virkkala AM, Luoto M. 2019.** Snow is an important control of plant community functional composition in oroarctic tundra. *Oecologia* **191**(3): 601-608.

**Hember RA. 2018.** Spatially and temporally continuous estimates of annual total nitrogen deposition over North America, 1860–2013. *Data in Brief* **17**: 134-140.

**Henriques DSG, Rigal F, Borges PA, Ah-Peng C, Gabriel R. 2017.** Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. *Plant Ecology and Diversity* **10**(2-3): 127-137.

**Hollister RD, Webber PJ, Tweedie CE. 2005.** The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology* **11**(4): 525-536.

**Hughes RJ, Gauthier G, Reed A. 1994.** Summer habitat use and behaviour of Greater Snow Geese *Anser caerulescens*. *Wildfowl* **45**(45): 49-64.

**Jasmin JN, Rochefort L, Gauthier G. 2008.** Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biology* **31**(9): 1043–1049.

**Jiang J, Wang YP, Yang YH, Yu MX, Wang C, Yan JH. 2019.** Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type. *Plant and Soil* **440**(1): 523-537.

**Keuper F, Van Bodegom PM, Dorrepaal E, Weedon JT, Van Hal J, Van Logtestijn RSP, Aerts R. 2012.** A frozen feast: Thawing permafrost increases plant-available nitrogen in subarctic peatlands. *Global Change Biology* **18**(6): 1998-2007.

**Lajoie G, Vellend M. 2015.** Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait–environment matching. *Ecology* **96**(11): 2912-2922.

**Lang SI, Cornelissen JHC, Shaver GR, Ahrens M, Callaghan T V, Molau U, Ter Braak CJF, Hölzer A, Aerts R. 2012.** Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global Change Biology* **18**(3): 1096-1107.

**Lett S, Jónsdóttir IS, Becker-Scarpitta A, Christiansen CT, During H, Ekelund F, Henry GHR, Lang SL, Michelsen A, Rousk K, et al. 2021.** Can bryophyte groups increase functional resolution in tundra ecosystems? *Arctic Science* <https://doi.org/10.1139/as-2020-0057>

**Liljedahl AK, Boike J, Daanen RP, Fedorov AN, Frost G V, Grosse G, Hinzman LD, Iijma Y, Jorgenson JC, Matveyeva N, et al. 2016.** Pan-Arctic ice-wedge degradation in

warming permafrost and its influence on tundra hydrology. *Nature Geoscience* **9**(4): 312-318.

**Maire V, Gross N, Börger L, Proulx R, Wirth C, Pontes LDS, Soussana J-F, Louault F. 2012.** Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* **196**(2): 497-509.

**Maire V, Soussana JF, Gross N, Bachelet B, Pagès L, Martin R, Reinhold T, Wirth, Hill CD. 2013.** Plasticity of plant form and function sustains productivity and dominance along environment and competition gradients. A modeling experiment with GEMINI. *Ecological Modelling* **254**:80-91.

**Matesanz S, Gianoli E, Valladares F. 2010.** Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1206**(1): 35-55.

**McMinn C. 2019.** Ammonia (Salicylate) in 2M KCl Soil extracts. Quikchem Method 12-107-06-2-A. Zellweger Analytic, inc. Lachat Instruments Division. Milwaukee, WI.

**Meilhac J, Deschamps L, Maire V, Flajoulot S, Litrico I. 2020.** Both selection and plasticity drive niche differentiation in experimental grasslands. *Nature Plants* **6**(1):28-33.

**Nilsson C, Polvi LE, Lind L. 2015.** Extreme events in streams and rivers in arctic and subarctic regions in an uncertain future. *Freshwater Biology* **60**(1): 2535–2546.

**Nishizawa K, Deschamps L, Maire V, Bêty J, Lévesque E, Kitagawa R, Masumoto S, Gosselin I, Morneau A, Rochefort L, Gauthier G, Tanabe Y, Uchida M, Mori AS. 2021.** Long-term consequences of goose exclusion on nutrient cycles and plant communities in the High-Arctic. *Polar Science* **27**: 10063.

**Pearce ISK, Woodin SJ, Van der Wal R. 2003.** Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist* **160**(1): 145-155.

**Pérez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MSS, Cornwell WKK, Craine JMM, Gurvich DEE, et al. 2016.** Corrigendum to: new handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **64**(8): 715-716.

**Perreault N, Lévesque E, Fortier D, Lamarque LJ. 2016.** Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences* **13**(4): 1237-1253.

**Pontes L da S, Maire V, Schelberg J, Louault F. 2015.** Grass strategies and grassland community responses to environmental drivers: a review. *Agronomy for Sustainable Development* **35**(4):1297-1318.

**Pouliot R, Rochefort L, Gauthier G. 2009.** Moss carpets constrain the fertilizing effects

of herbivores on graminoid plants in arctic polygon fens. *Botany* **87**(12): 1209-1222.

**Rincon E, Grime JP. 1989.** Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology. *The Journal of Ecology* 439-446.

**Roos RE, Van Zuijlen K, Birkemoe T, Klanderud K, Lang SI, Bokhorst S, Wardle DA, Asplund J. 2019.** Contrasting drivers of community-level trait variation for vascular plants, lichens and bryophytes across an elevational gradient. *Functional Ecology* **33**(12): 2430-2446.

**Schild AH & Voracek M. 2015.** Finding your way out of the forest without a trail of bread crumbs: Development and evaluation of two novel displays of forest plots. *Research Synthesis Methods* **6**(1): 74-86.

**Schmidt IK, Jonasson S, Michelsen A. 1999.** Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. *Applied Soil Ecology* **11**(2-3): 147-160.

**Street LE, Burns NR, Woodin SJ. 2015.** Slow recovery of High Arctic heath communities from nitrogen enrichment. *New Phytologist* **206**(2): 682-695.

**Street LE, Mielke N, Woodin SJ. 2018.** Phosphorus availability determines the response of tundra ecosystem carbon stocks to nitrogen enrichment. *Ecosystems* **21**(6): 1155-1167.

**Sundqvist MK, Giesler R, Graae BJ, Wallander H, Fogelberg E, Wardle DA. 2011.** Interactive effects of vegetation type and elevation on aboveground and belowground properties in a subarctic tundra. *Oikos* **120**(1): 128-142.

**Tucker S. 2009.** Nitrate in 2M KCl Soil Extracts. Quikchem Method 12-107-04-1-B. Zellweger Analytic, inc. Lachat Instruments Division. Milwaukee, WI.

**Turetsky MR, Bond-Lamberty B, Euskirchen E, Talbot J, Frohling S, McGuire AD, Tuittila ES. 2012.** The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist* **196**(1): 49-67.

**Van der Hoeven EC, Korporaal M, Van Gestel E. 1998.** Effects of simulated shade on growth, morphology and competitive interactions in two pleurocarpous mosses. *Journal of Bryology* **20**(2): 301-310.

**Van der Kolk H-J, Heijmans MMPD, Van Huissteden J, Pullens JWM, Berendse F. 2016.** Potential Arctic tundra vegetation shifts in response to changing temperature, precipitation and permafrost thaw. *Biogeosciences* **13**(22): 6229-6245.

**Van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR, Williams M, Callaghan TV, Chapin III FS, Cornelissen JHC, Gough L, et al. 2004.** Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology* **10**(1): 105-123.

**Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**(5): 882-892.

**Waite M, Sack L. 2010.** How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New phytologist* **185**(1): 156-172.

**Wang Z, Liu X, Bader MY, Feng D, Bao W. 2017.** The ‘plant economic spectrum’ in bryophytes, a comparative study in subalpine forest. *American Journal of Botany* **104**(2): 261-270.

**Wang Z, Bader MY. 2018.** Associations between shoot-level water relations and photosynthetic responses to water and light in 12 moss species. *AoB Plants* **10**(3): ply034.

**Zielke M, Solheim B, Spjelkavik, S, Olsen RA. 2005.** Nitrogen fixation in the high arctic: role of vegetation and environmental conditions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **37**(3): 372-378.



**Table 1** Abbreviations and units of all plant traits and environmental variables measured in 62 bryophyte communities in the Qarlikturvik valley of Bylot Island in Nunavut. Their minimum and maximum values are presented for the two explored designs.

Description	Symbol	Units	Geomorphological design	NP Enriched-wet design
<b>Traits</b>				
Functional height	H <sub>f</sub>	cm	1.18 - 5.67	0.95 - 6.42
Green Height	H <sub>g</sub>	cm	0.02 - 2.88	0.02 - 1.95
<sup>13</sup> C discrimination	D <sup>13</sup> C	‰	14.9 - 22.9	14.9 - 22.7
Carbon per mass	C <sub>mass</sub>	%	12.3 - 41.2	8.9 - 37.4
Nitrogen per mass	N <sub>mass</sub>	%	0.32 - 1.97	0.32 - 1.21
Phosphorus per mass	P <sub>mass</sub>	%	0.03 - 0.41	0.02 - 0.18
Shoot dry matter content	SDMC	g·g <sup>-1</sup>	0.05 - 0.24	0.07 - 0.35
Shoot area	SA	cm <sup>2</sup>	0.07 - 2.86	0.12 - 5.15
Specific shoot area	SSA	cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup>	43.6 - 375.3	43.6 - 330.6
Shoot pH	pH <sub>sh</sub>	0-14	4.74 - 7.85	4.38 - 7.52
Water holding capacity	WHC	g·g <sup>-1</sup>	3.2 - 20.8	1.92 - 14.38
<b>Edaphic variables</b>				
Soil mineral nitrogen	N <sub>min</sub>	ppm	9.56 - 18.89	7.43 - 18.89
Soil total nitrogen	N <sub>tot</sub>	%	0.01 - 1.05	0.01 - 0.92
Mean soil pH	pH <sub>soil</sub>	0-14	5.06 - 7.10	4.7 - 6.7
Soil available phosphorus	P <sub>bray</sub>	ppm	6.1 - 47.6	7.7 - 47.6
Soil total phosphorus	P <sub>tot</sub>	ppm	774 - 1312	648 - 1243
Soil water content	SWC	%	0.07 - 0.88	0.25 - 0.78

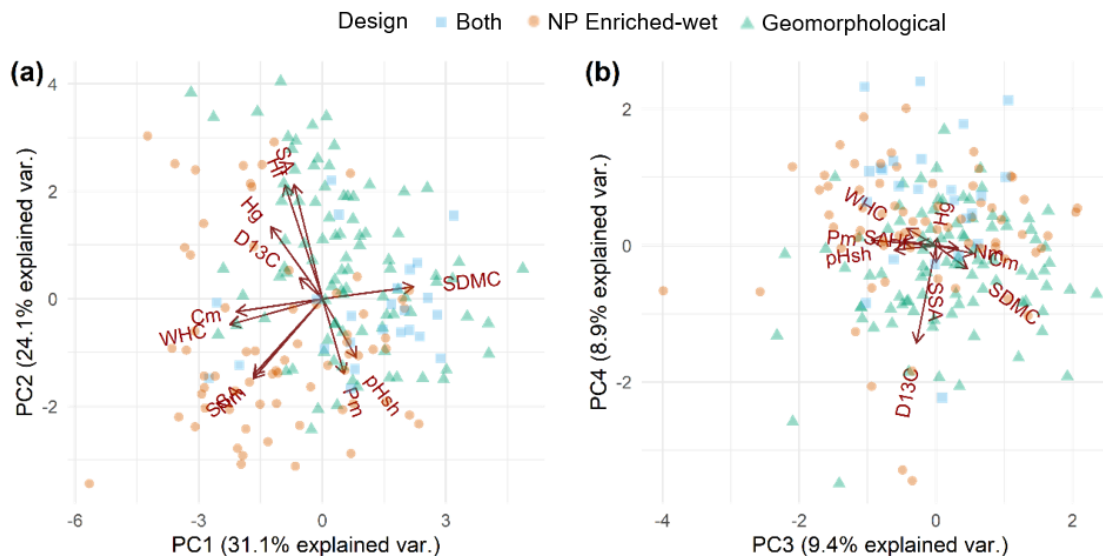
**Table 2** Presentation of the 28 bryophyte species measured in the 62 bryophyte communities investigated in the Qarlikturvik valley of Bylot Island (Nunavut). We report the abbreviation, the species presence in the two explored designs (B: both; E: NP enriched-wet; G: geomorphological), the minimum and maximum species relative abundance values across the 62 communities, the mean and standard deviation (when traits were measured on several individuals per species) of the five traits (among the 11 ones) selected by a principal component analytic approach (Fig. 1). When we did not have enough biomass material for trait measurement, species traits were not determined (n.d.).

Species	Abbr.	Design	Abund. (g·g <sup>-1</sup> )	WHC (g <sub>w</sub> ·g <sub>DM</sub> <sup>-1</sup> )	SA (cm <sup>2</sup> )	Pmass (%)	Nmass (%)	D13C (‰)
<i>Aulacomnium palustre</i>	Aul.pal	B	0.06-0.90	7.6 ±2.3	1.52 ±0.72	0.080 ±0.043	0.72 ±0.23	18.4 ±1.1
<i>Aulacomnium turgidum</i>	Aul.tur	B	0.06-0.74	7.1 ±2.7	1.28 ±0.47	0.054 ±0.030	0.64 ±0.19	18.1 ±0.7
<i>Brachythecium albicans</i>	Bra.alb	B	0.09-0.57	12.3 ±3.3	0.82 ±0.19	0.069 ±0.026	0.83 ±0.31	18.7 ±1.2
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	Bry.pse	B	0.04-0.96	4.9 ±1.9	0.24 ±0.10	0.118 ±0.055	0.90 ±0.3	18.1 ±0.7
<i>Bryum sp.</i>	Bry.sp	E	0.04-0.04	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Calliergon richardsonii</i>	Cal.ric	B	0.07-0.37	10.3 ±3.8	0.61 ±0.24	0.114 ±0.105	0.93 ±0.29	19.0 ±1.4
<i>Cinclidium latifolium</i>	Cin.lat	B	0.06-0.39	7.1 ±3.3	0.38 ±0.15	0.092 ±0.023	0.70 ±0.28	17.9 ±0.5
<i>Dicranum acutifolium</i>	Dic.acu	G	0.10-0.43	5.3 ±1.1	0.71 ±0.24	0.046 ±0.017	0.57 ±0.1	18.0 ±0.6
<i>Distichium sp.</i>	Dis.sp	B	0.07-0.14	3.6 ±1.9	0.19 ±0.03	0.063 ±0.007	0.44 ±0.16	17.4 ±3.6
<i>Drepanocladus arcticus</i>	Dre.arc	B	0.05-0.40	6.4 ±3	0.40 ±0.10	0.104 ±0.034	0.85 ±0.43	19.1 ±1.9
<i>Hepatique sp.</i>	-	B	0.12-0.31	7.1 ±2.9	0.29 ±0.07	0.055 ±0.016	0.66 ±0.14	19.2 ±0.7
<i>Leptodictyum riparium</i>	Lep.rip	E	0.12-0.12	15.6	0.56	0.120	1.16	17.7
<i>Meesia triquetra</i>	Mee.tri	B	0.06-0.25	10.5 ±4.6	0.56 ±0.18	0.084 ±0.032	0.91 ±0.29	17.6 ±1.6
<i>Philonotis tomentella</i>	Phi.tom	B	0.03-0.65	4.3 ±1.7	0.35 ±0.11	0.093 ±0.027	0.70 ±0.27	18.8 ±0.8
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	Pla.ell	B	0.09-0.21	13.1 ±11	0.47 ±0.01	0.068 ±0.039	1.53 ±0.63	18.1 ±0.6
<i>Pleurozium schreberi</i>	Ple.sch	G	0.10-0.69	7.7 ±2	2.67 ±0.91	0.050 ±0.011	0.59 ±0.08	19.5 ±0.7
<i>Pohlia nutans</i>	Poh. nut	B	0.08-0.68	6.8 ±2.1	0.22 ±0.11	0.089 ±0.054	1.06 ±0.15	18.2 ±1.1
<i>Pohlia sp.</i>	Poh.sp	B	0.02-0.09	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Polytrichum sp.</i>	Pol.sp	B	0.10-0.46	4.5 ±1.9	0.51 ±0.20	0.051 ±0.021	0.79 ±0.32	19.4 ±0.7
<i>Racomitrium canescens</i>	Rac.can	G	0.01-0.10	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	Rac.lan	G	0.04-0.09	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Rhizomnium gracile</i>	Rhi.gra	B	0.14-0.14	7.2 ±0.5	0.25 ±0.03	0.282 ±0.080	1.09 ±0.35	19.7 ±0.3
<i>Rhizomnium punctatum</i>	Rhi.pun	B	0.06-0.55	11.5 ±6.4	0.52 ±0.28	0.121 ±0.025	1.26 ±0.42	18.8 ±1.3
<i>Scorpidium cossonii</i>	Sco.cos	B	0.07-0.29	8.8 ±2.3	0.43 ±0.22	0.111 ±0.079	0.88 ±0.31	19.2 ±1.4
<i>Scorpidium revolvens</i>	Sco.rev	B	0.08-0.82	9.2 ±3.9	0.57 ±0.26	0.094 ±0.028	0.77 ±0.31	18.7 ±1.8
<i>Scorpidium scorpioides</i>	Sco.sco	G	0.13-0.13	14.2	0.68	0.084	0.56	22.2
<i>Sphagnum sp.</i>	Sph.sp	B	0.28-0.28	9.0	1.89	0.068	0.58	20.5
<i>Tomentypnum nitens</i>	Tom.nit	B	0.07-0.91	7.0 ±2.5	2.11 ±0.90	0.066 ±0.028	0.50 ±0.17	19.1 ±1.2

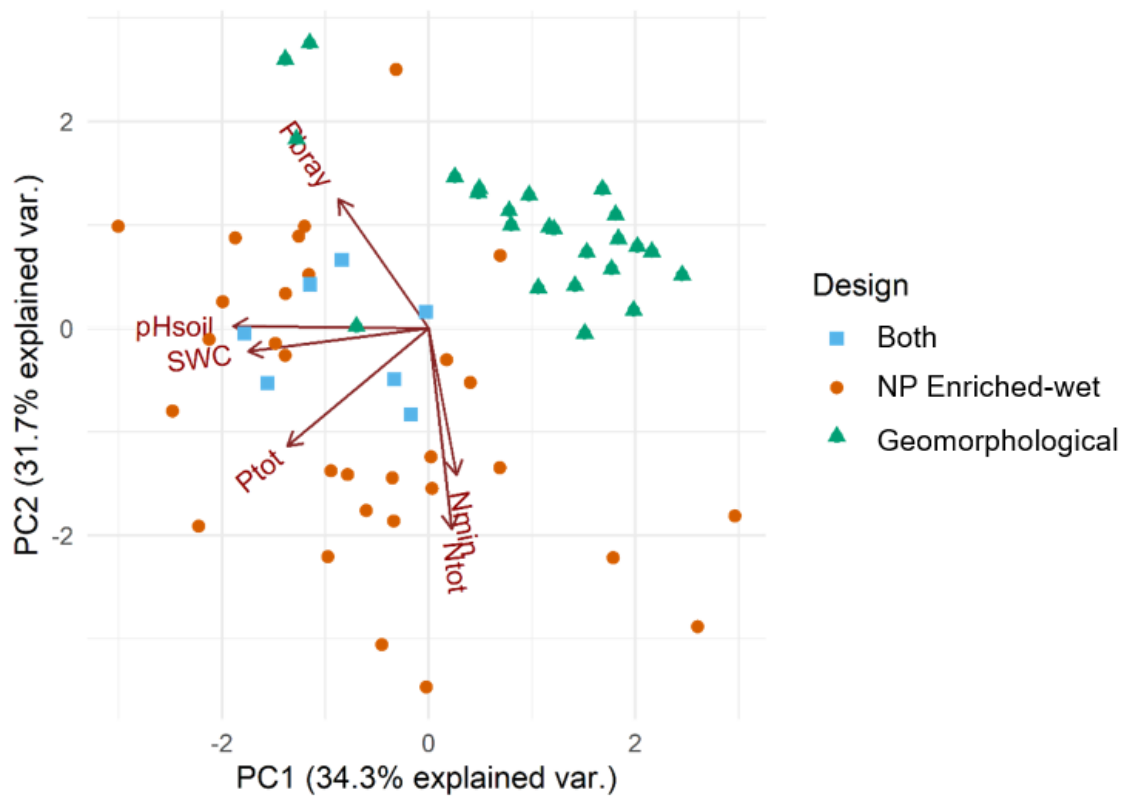


**Table 4** Statistics of generalized mixed regression models that analyzed in two experimental designs the role of three community mechanisms (species turnover, species abundance and intraspecific variability) on the relationship between five bryophyte community traits and four environmental factors (see Table 1). Here, we only show the conditional statistics associated with soil total phosphorus while the three other environmental factors were accounted in the model (see Fig. 5 for all factors). To analyze the respective role of three community mechanisms, community weighted-mean of traits were calculated considering the unique role of species turnover, the joint role of species turnover and abundance or the full role of species turnover, species abundance and intraspecific variability (See Eq. 4 for details).

Traits	Turnover			Turn + Abundance			Turn + Ab + Plasticity		
	Estimate	Std. Err.	<i>p</i> -value	Estimate	Std. Err.	<i>p</i> -value	Estimate	Std. Err.	<i>p</i> -value
<b>Geomorphological design</b>									
WHC	2.40	0.97	<b>0.014</b>	1.21	1.06	0.257	2.78	1.44	<b>0.050</b>
SA	-2.25	0.44	<b>&lt; 0.001</b>	-2.36	0.47	<b>&lt; 0.001</b>	-2.40	0.48	<b>&lt; 0.001</b>
Pmass	0.74	0.10	<b>&lt; 0.001</b>	0.89	0.11	<b>&lt; 0.001</b>	0.60	0.34	<b>0.070</b>
Nmass	0.70	0.11	<b>&lt; 0.001</b>	0.82	0.10	<b>&lt; 0.001</b>	0.49	0.19	<b>0.010</b>
D13C	0.10	0.27	0.708	0.23	0.34	0.503	0.80	1.15	0.480
<b>NP Enriched-wet design</b>									
WHC	-1.63	1.37	0.235	-2.07	1.47	0.160	-2.46	2.53	0.330
SA	-1.01	0.49	<b>0.039</b>	-1.49	0.41	<b>&lt; 0.001</b>	-1.93	0.34	<b>&lt; 0.001</b>
Pmass	0.14	0.24	0.544	0.23	0.24	0.329	0.63	0.29	<b>0.030</b>
Nmass	0.12	0.13	0.362	0.08	0.14	0.545	0.16	0.14	0.240
D13C	-0.12	0.23	0.599	-0.11	0.24	0.645	-0.22	0.91	0.810



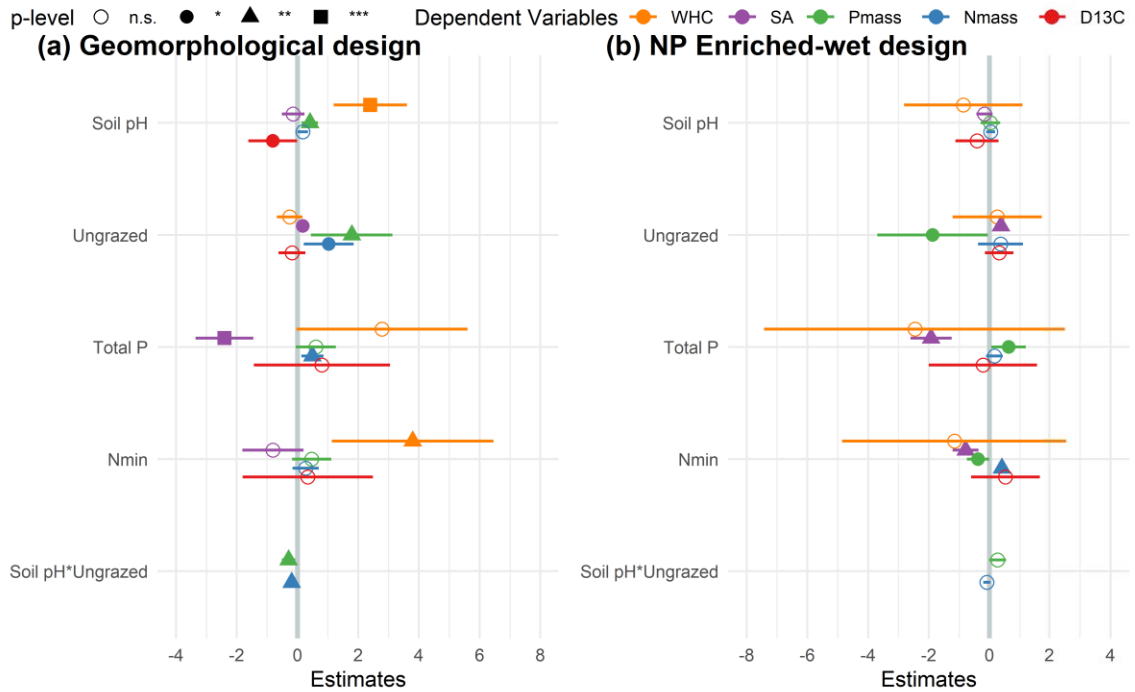
**Fig. 1** Principal component analysis (PCA) representing the covariations among the eleven functional traits chosen to analyze the assembling of 28 species within 62 tundra bryophyte communities in two experimental designs (a. PCA dimensions 1 and 2, b. PCA dimension 3 and 4). Each point represents the mean trait values measured on several individuals per species and per plot. The arrows indicate the direction and the weighting of the vectors representing the traits considered. The geomorphological design included 34 plots that were chosen among the main vegetation types occurring across the landscape heterogeneity of the Qarlikturvik valley, while the NP enriched-wet design included 36 plots among four blocks experimenting nitrogen-phosphorus fertilisation treatments. Eight plots belong to both designs (wet polygons in geomorphological design and control plots in NP enriched-wet design). Traits abbreviations are listed in Table 1.



**Fig. 2** Principal component analysis (PCA) representing the covariations among six environmental factors structuring 62 bryophytes communities in two experimental designs (see explanation in the caption of Fig. 1). Each point represents the mean environmental values per plot. The arrows indicate the direction and the weighting of the vectors representing the environmental factors considered. Abbreviations are listed in Table 1.

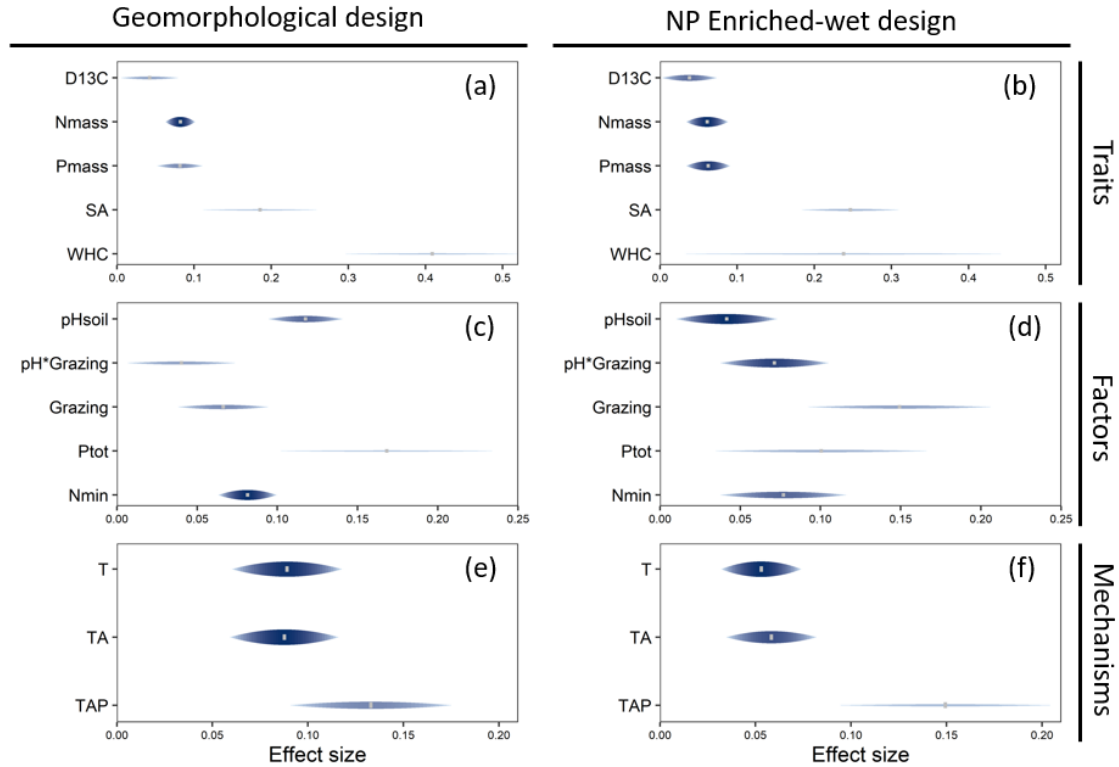


**Fig. 3** Non-parametric multidimensional scaling ordination representing similarity in bryophyte species composition (species biomass) between treatment in (a) the geomorphological design (WOP = Wet organic polygon, WSP = Wet silty polygon, DP = Drained polygon, MP = mesic polygon, MG = Mesic grassland) and (b) the NP enriched-wet design (1. No fertilization (control), 2. Low N input ( $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 3. Moderate N input ( $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 4. Moderate P input ( $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 5. Moderate N input ( $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ) combined with low P input ( $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ )). Circles represent grazed plots and triangles ungrazed plots. Normal data ellipses were used to analyze the differences between treatments in both designs. Species abbreviations are listed in Table 2.

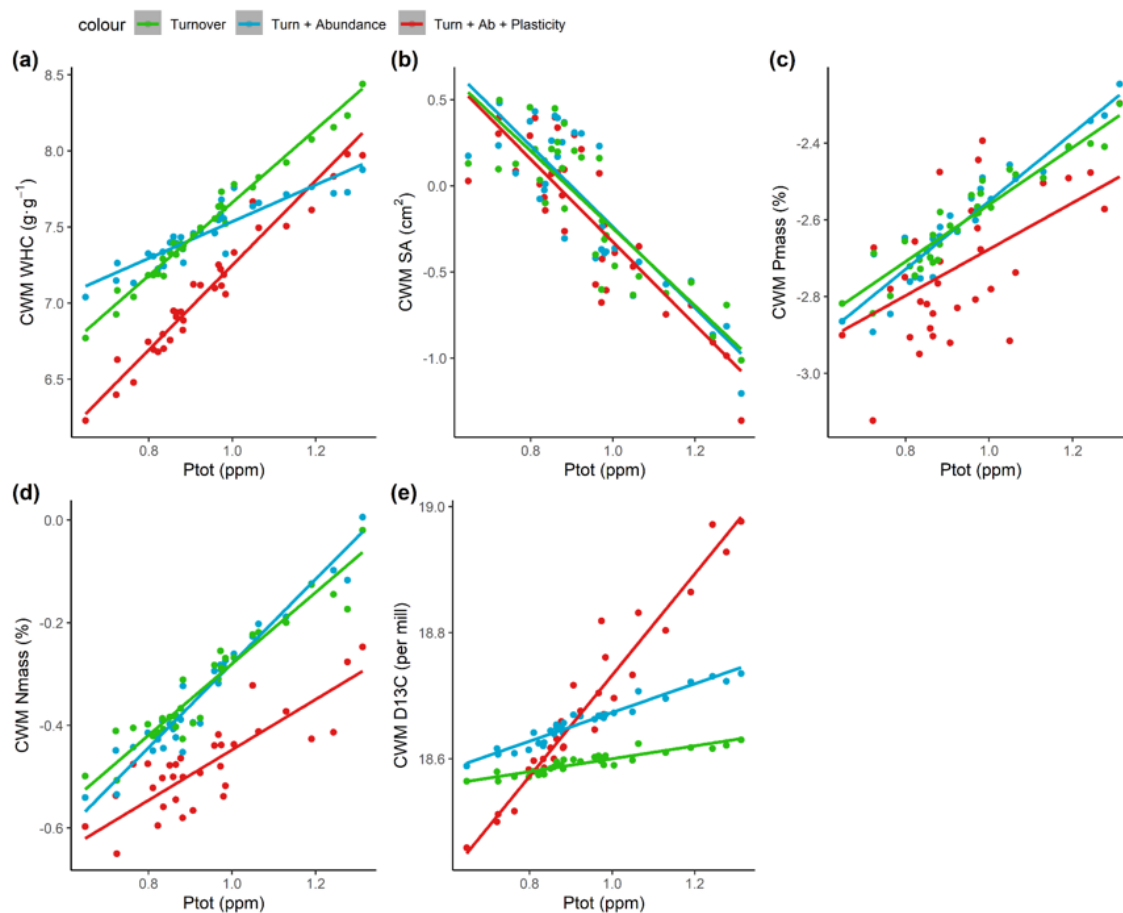


**Fig. 4** Regression coefficient plots summarizing the relationships between five bryophyte community traits and four environmental factors in two experimental designs. Community traits included the full trait variability coming from species turnover, species abundance and intraspecific variability. The geomorphological design (34 plots) represented a spatial natural geomorphological gradient with relative temporal stability, while the NP enriched-wet design (36 plots) represented a recent fertilisation gradient. For each design, one model per community PCA-selected trait (Fig. 1) was regressed on the same model of four PCA-selected environmental factors (Fig. 2). We considered pair plots as random factors in both designs and gamma law for trait distribution family. We used the package “*jtools*”, function “*plot\_summs*” to summarize the standardized regression coefficients as effect sizes of our five models per design and visualize the relative impacts of environmental factors on the different traits. Abbreviations are listed in Table 1.

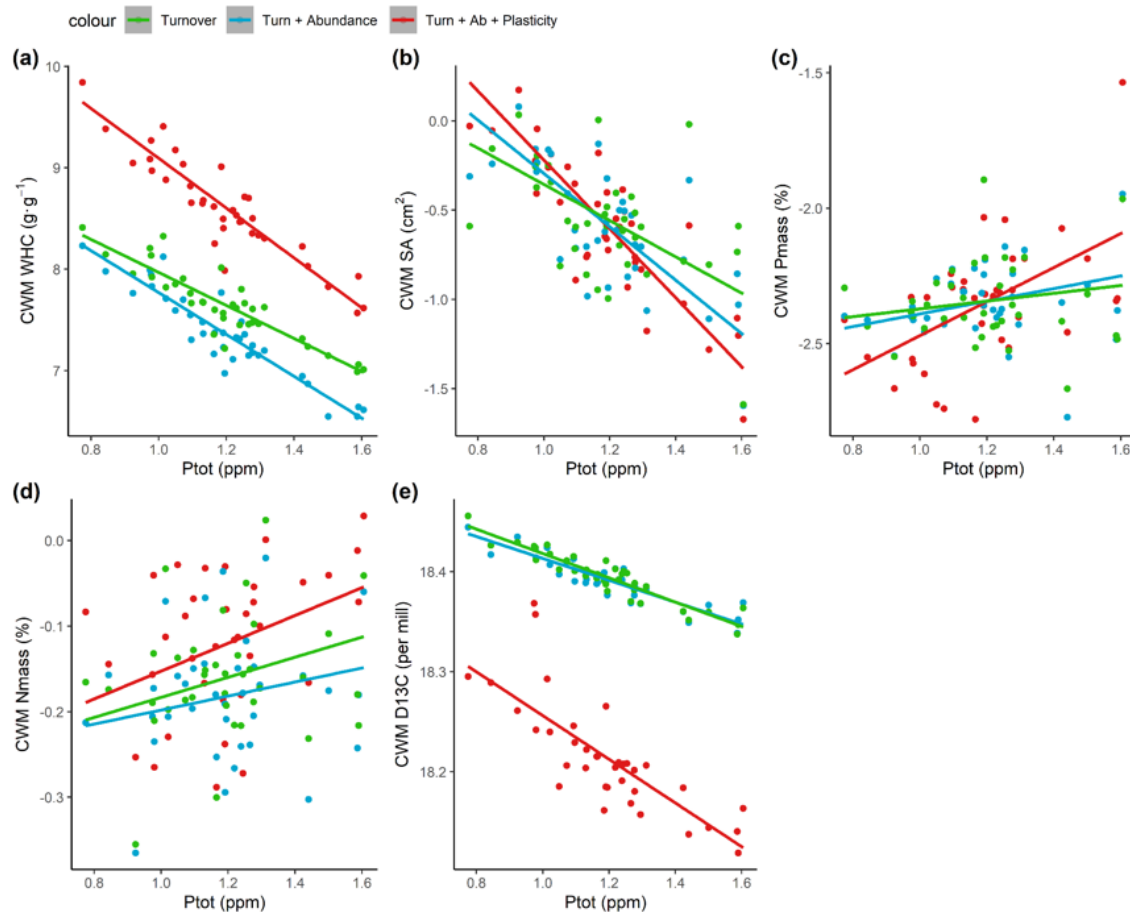




**Fig. 5** Regression coefficient plots summarizing the relationships between five bryophyte community traits (panels a,b) and four environmental factors (panels c,d) considering three community assembling mechanisms (panels e,f) along two experimental designs (panels a,c,e vs panels b,d,f). For each design and each scenario of community assembling mechanism, we analyzed one model per community PCA-selected trait (Fig. 1) regressing on four PCA-selected environmental factors (Fig. 2). The three community mechanisms considered as community weighted-mean of trait, alternatively (i) the unique role of species turnover (T), (ii) the joint role of species turnover and abundance (TA), (iii) the full role of species turnover, species abundance and intraspecific variability (TAP) (See Eq. 4 for details). The geomorphological design (34 plots) represented a spatial natural geomorphological gradient with relative temporal stability, while the NP enriched-wet design (36 plots) represented a recent fertilisation gradient. We standardized (z-scoring) and took the absolute value of the 120 coefficients coming from the 30 generalized mixed regression models by using the standardize function of the package ‘effectsize’. We used the function ‘viz\_forest’ of the package ‘metaviz’ to visualize the relative importance of traits, environmental factors and community assembling mechanisms along our two designs. Abbreviations are listed in Table 1.

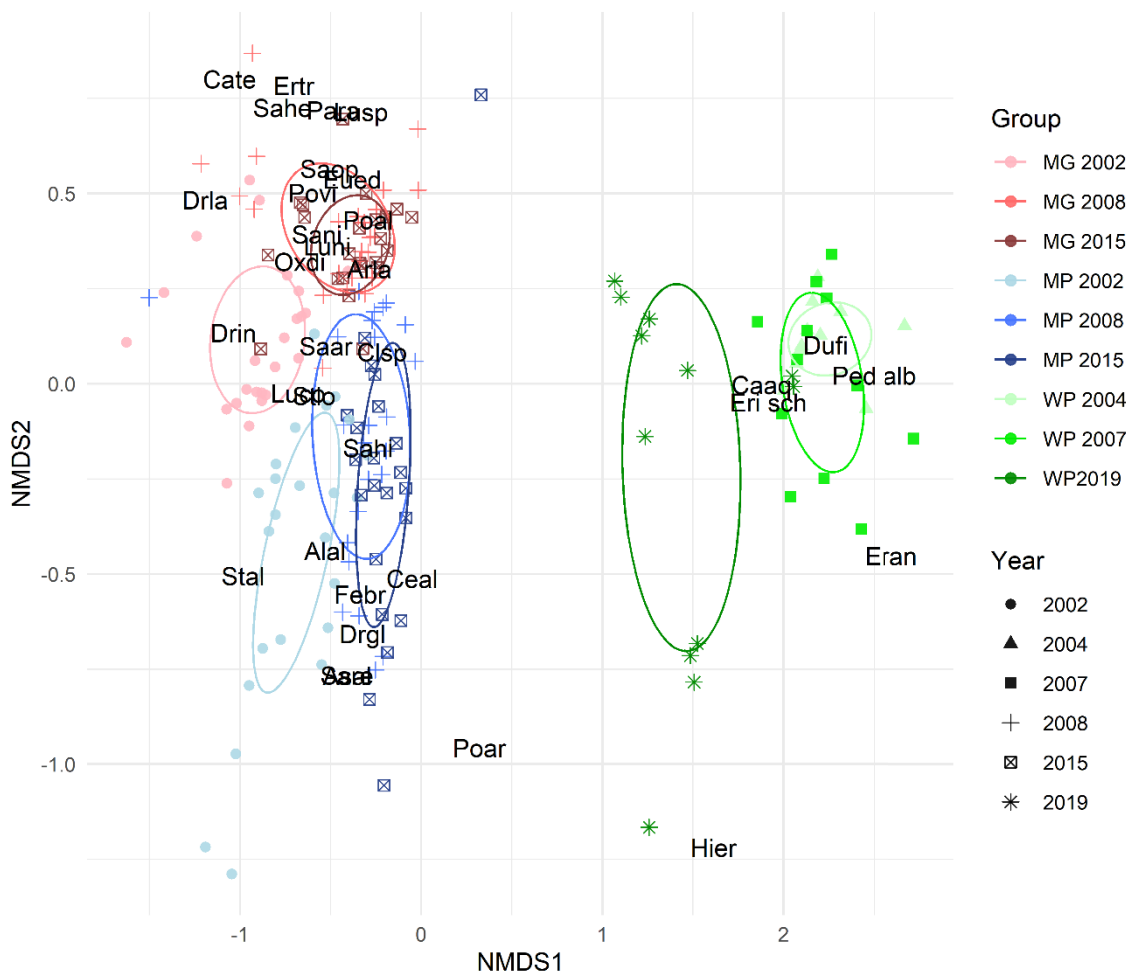


**Fig. 6** Response of (a) WHC, (b) SA, (c) P<sub>mass</sub>, (d) N<sub>mass</sub> and (e) D13C of tundra bryophyte communities to  $P_{tot}$  across the 34 geomorphological design plots. The three regression lines represent the dynamics of the trait of the community calculated according to the consideration of their different response mechanisms; change in species composition (green), change in species composition and abundance (blue), change in species composition, abundance and plasticity (red). Abbreviations are listed in Table 1.



**Fig. 7** Response of (a) WHC, (b) SA, (c)  $P_{mass}$ , (d)  $N_{mass}$  and (e) D13C of tundra bryophyte communities to  $P_{tot}$  across the 36 NP enriched-wet design plots. The three regression lines represent the dynamics of the trait of the community calculated according to the consideration of their different response mechanisms; change in species composition (green), change in species composition and abundance (blue), change in species composition, abundance and plasticity (red). Abbreviations are listed in Table 1.

## Supplementary figure



**Fig. S1** Non-parametric multidimensional scaling ordination representing similarity in bryophyte species composition in the plots between years since the implementation of the geomorphological design in 2002. Three vegetation relevé have been done in the mesic grassland (MG) and the mesic polygons (MP) in 2002, 2008 and 2015. Three vegetation relevé have been done in 2004, 2007 and 2019 in the wet polygons.

## CHAPITRE III

### CONCLUSION

Les écosystèmes arctiques sont parmi les plus touchés par les changements environnementaux récents et la réponse des bryophytes à ces changements, qui sont omniprésentes dans ces écosystèmes, voire dominantes, est encore peu étudiée. Cette étude est l'une des premières à s'intéresser à la réponse fonctionnelle et aux mécanismes de réponse des communautés de bryophytes du Haut-Arctique.

L'étude montre une réponse fonctionnelle des communautés liée à la variation environnementale à la fois le long d'un gradient spatial avec une variation temporelle relativement stable et le long d'un gradient résultant d'une fertilisation relativement récente. Nos résultats montrent une réponse importante des communautés au phosphore total du sol et à l'effet indirect de la pression de broutement par la Grande Oie des neiges. Parmi les traits étudiés, le WHC et la SA apparaissent comme des traits majeurs dans la réponse des communautés aux changements environnementaux. L'étude révèle également que les mécanismes de réponse des communautés de bryophytes dépendent du contexte du changement environnemental. La variation intraspécifique, le changement d'abondance et le renouvellement d'espèces étaient tous des mécanismes impliqués dans la réponse des communautés des deux dispositifs d'expérimentation, toutefois, le renouvellement d'espèces était le mécanisme de réponse dominant dans le dispositif d'expérimentation géomorphologique, alors qu'il s'agissait de la variation intraspécifique dans le dispositif d'expérimentation en zone humide enrichi en NP. L'échec de l'approche taxonomique pour détecter la réponse des communautés aux apports en nutriments dans notre étude souligne l'importance d'étudier les traits fonctionnels des bryophytes afin de détecter la variation intraspécifique, qui apparaît comme un mécanisme de réponse important chez les bryophytes.

Dans notre étude, les deux dispositifs d'expérimentation ne permettaient pas de bien isoler l'effet relatif des différents facteurs environnementaux de celui de la temporalité du changement. Pour de prochaines études, il serait important d'isoler l'effet relatif des facteurs environnementaux et de la temporalité du changement pour mieux comprendre la réponse des communautés aux différentes perturbations environnementales.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bernes C, Bråthen KA, Forbes BC, Speed JD, Moen J. 2015.** What are the impacts of reindeer/caribou (*Rangifer tarandus* L.) on arctic and alpine vegetation? A systematic review. *Environmental Evidence* **4**: 1-26.
- Bjorkman AD, Myers-Smith IH, Elmendorf SC, Normand S, R uger N, Beck PSA, Blach-Overgaard A, Blok D, Cornelissen JHC, Forbes BC, et al. 2018.** Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature* **562**: 57–62.
- Box JE, Colgan WT, Christensen TR, Schmidt NM, Lund M, Parmentier F-JW, Brown R, Bhatt US, Euskirchen ES, Romanovsky VE, et al. 2019.** Key indicators of Arctic climate change: 1971–2017. *Environmental Research Letters* **14**: 045010.
- Bubier JL, Moore TR, Bledzki LA. 2007.** Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology* **13**: 1168–1186.
- Chapin III FS, Shaver GR. 1985.** Individualistic Growth Response of Tundra Plant Species to Environmental Manipulations in the Field. *Ecology* **66**: 564–576.
- Choudhary S, Blaud A, Osborn AM, Press MC, Phoenix GK. 2016.** Nitrogen accumulation and partitioning in a High Arctic tundra ecosystem from extreme atmospheric N deposition events. *Science of the Total Environment* **554**: 303–310.
- Cohen J, Screen JA, Furtado JC, Barlow M, Whittleston D, Coumou D, Francis J, Dethloff K, Entekhabi D, Overland J, et al. 2014.** Recent Arctic amplification and extreme mid-latitude weather. *Nature Geoscience* **7**: 627–637.
- Cornelissen JHC, van Bodegom PM, Aerts R, Callaghan T V., van Logtestijn RSP, Alatalo J, Stuart Chapin F, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, et al. 2007a.** Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters* **10**: 619–627.
- Cornelissen JHC, Lang SI, Soudzilovskaia NA, During HJ. 2007b.** Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany* **99**: 987–1001.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, Van Der Heijden MGA, et al. 2003.** Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335–380.

- Deane-Coe KK, Stanton D. 2017.** Functional ecology of cryptogams: scaling from bryophyte, lichen, and soil crust traits to ecosystem processes. *New Phytologist* **213**: 993–995.
- Dilks TJK, Proctor MCF. 1979.** Photosynthesis, Respiration and Water Content in Bryophytes. *New Phytologist* **82**: 97–114.
- Díaz S, Cabido M. 2001.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 646–655.
- Dormann CF, Woodin SJ. 2002.** Climate change in the Arctic: Using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* **16**: 4–17.
- Duprè C, Stevens CJ, Ranke T, Bleeker A, Pepler-Lisbach C, Gowing DJG, Dise NB, Dorland E, Bobbink R, Diekmann M. 2010.** Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: The contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology* **16**: 344–357.
- Elumeeva TG, Soudzilovskaia NA, During HJ, Cornelissen JHC. 2011.** The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science* **22**: 152–164.
- Finger RA, Turetsky MR, Kielland K, Ruess RW, Mack MC, Euskirchen ES. 2016.** Effects of permafrost thaw on nitrogen availability and plant–soil interactions in a boreal Alaskan lowland. *Journal of Ecology* **104**: 1542–1554.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M-L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellman A, et al. 2004.** Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties during secondary succession. *Ecology* **85**: 2630–2637.
- Gauthier G, Bêty J, Giroux J, Rochefort L. 2004.** Trophic Interactions in a High Arctic Snow Goose Colony. *Integrative and Comparative Biology* **44**: 119–129.
- Gauthier G, Giroux J-F, Reed A, Bechet A, Belanger L. 2005.** Interactions between land use, habitat use, and population increase in greater snow geese: what are the consequences for natural wetlands? *Global Change Biology* **11**: 856–868.
- Gauthier G, Hughes RJ, Reed A, Beaulieu J, Rochefort L. 1995.** Effect of Grazing by Greater Snow Geese on the Production of Graminoids at an Arctic Site (Bylot Island, NWT, Canada). *The Journal of Ecology* 653–664.



- Gauthier G, Rochefort L, Reed A. 1996.** The exploitation of wetland ecosystems by herbivores on Bylot Island. *Geoscience Canada*.
- Glime JM. 2017.** Chapter 7 - Water Relations. In: *Bryophyte Ecology Volume 1: Physiological Ecology*, 6.
- Gong W, Beagley SR, Cousineau S, Sassi M, Munoz-Alpizar R, Ménard S, Racine J, Zhang J, Chen J, Morrison H, et al. 2018.** Assessing the impact of shipping emissions on air pollution in the Canadian Arctic and northern regions: current and future modelled scenarios. *Atmospheric Chemistry and Physics* **18**: 16653–16687.
- Gordon C, Wynn JM, Woodin SJ. 2001.** Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability. *New Phytologist* **149**: 461–471.
- Gornall JL, Jónsdóttir IS, Woodin SJ, Van der Wal R. 2007.** Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia* **153**: 931–941.
- Gornall JL, Woodin SJ, Jónsdóttir IS, Van der Wal R. 2009.** Herbivore impacts to the moss layer determine tundra ecosystem response to grazing and warming. *Oecologia* **161**: 747–758.
- Gornall JL, Woodin SJ, Jónsdóttir IS, Van der Wal R. 2011.** Balancing positive and negative plant interactions: How mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* **166**: 769–782.
- Graff LS, Iversen T, Bethke I, Debernard JB, Seland Ø, Bentsen M, Kirkevåg A, Li C, Olivié DJL. 2019.** Arctic amplification under global warming of 1.5 and 2 °C in NorESM1-Happi. *Earth System Dynamics* **10**: 569–598.
- Gratani L. 2014.** Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany* **2014**.
- Gundale MJ, Wardle DA, Nilsson MC. 2012.** The effect of altered macroclimate on N-fixation by boreal feather mosses. *Biology Letters* **8**: 805–808.
- Hember RA. 2018.** Spatially and temporally continuous estimates of annual total nitrogen deposition over North America, 1860–2013. *Data in Brief* **17**: 134–140.
- Hole LR, Christensen JH, Ruoho-Airola T, Tørseth K, Ginzburg V, Glowacki P. 2009.** Past and future trends in concentrations of sulphur and nitrogen compounds in the Arctic. *Atmospheric Environment* **43**: 928–939.

- Huang J, Zhang X, Zhang Q, Lin Y, Hao M, Luo Y, Zhao Z, Yao Y, Chen X, Wang L, et al. 2017.** Recently amplified arctic warming has contributed to a continual global warming trend. *Nature Climate Change* **7**: 875–879.
- Hughes RJ, Reed A, Gauthier G. 1994.** Space and Habitat Use by Greater Snow Goose Broods on Bylot Island, Northwest Territories. *The Journal of Wildlife Management* **536**–545.
- Jasmin JN, Rochefort L, Gauthier G. 2008.** Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biology* **31**: 1043–1049.
- Kelly SA, Panhuis TM, Stoehr AM. 2012.** Phenotypic plasticity: Molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiology* **2**: 1417–1439.
- Keuper F, van Bodegom PM, Dorrepaal E, Weedon JT, van Hal J, van Logtestijn RSP, Aerts R. 2012.** A frozen feast: Thawing permafrost increases plant-available nitrogen in subarctic peatlands. *Global Change Biology* **18**: 1998–2007.
- Koven CD, Ringeval B, Friedlingstein P, Ciais P, Cadule P, Khvorostyanov D, Krinner G, Tarnocai C. 2011.** Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**: 14769–14774.
- Kühnel R, Roberts TJ, Björkman MP, Isaksson E, Aas W, Holmén K, Ström J. 2011.** 20-Year Climatology of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> Wet Deposition at Ny-Ålesund, Svalbard. *Advances in Meteorology* **2011**.
- Lang SI, Cornelissen JHC, Klahn T, Van Logtestijn RSP, Broekman R, Schweikert W, Aerts R. 2009.** An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *Journal of Ecology* **97**: 886–900.
- Lang SI, Cornelissen JHC, Shaver GR, Ahrens M, Callaghan T V., Molau U, Ter Braak CJF, Hölzer A, Aerts R. 2012.** Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global Change Biology* **18**: 1096–1107.
- Lavorel S, Garnier E. 2002.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545–556.
- Lepage D, Nettleship DN, Reed A. 1998.** Birds of Bylot Island and Adjacent Baffin Island, Northwest Territories, Canada, 1979 to 1997. *Arctic* **125**–141.

- Lett S, Nilsson M-C, Wardle DA, Dorrepaal E. 2017.** Bryophyte traits explain climate-warming effects on tree seedling establishment. *Journal of Ecology* **105**: 496–506.
- Liljedahl AK, Boike J, Daanen RP, Fedorov AN, Frost G V., Grosse G, Hinzman LD, Iijma Y, Jorgenson JC, Matveyeva N, et al. 2016.** Pan-Arctic ice-wedge degradation in warming permafrost and its influence on tundra hydrology. *Nature Geoscience* **9**: 312–318.
- Liljedahl AK, Hinzman LD, Schulla J. 2012.** Ice-Wedge Polygon Type Controls Low-Gradient Watershed-Scale Hydrology. *Proceedings of the Tenth International Conference on Permafrost* **1**: 231–236. The Northern Publisher: Salekhard, Russia.
- Mack MC, Schuur EAG, Bret-Harte MS, Shaver GR, Chapin FS. 2004.** Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduce by long-term nutrient fertilization. *Nature* **431**: 440–443.
- Manseau M, Gauthier G. 1993.** Interactions Between Greater Snow Geese and Their Rearing Habitat. *Ecology* **74**: 2045–2055.
- Matesanz S, Gianoli E, Valladares F. 2010.** Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1206**: 35–55.
- Michel P, Lee WG, During HJ, Cornelissen JHC. 2012.** Species traits and their non-additive interactions control the water economy of bryophyte cushions. *Journal of Ecology* **100**: 222–231.
- Nakatsubo T, Takamine Y, Ino Y. 1989.** Response patterns of net photosynthesis to moisture of mosses in xeric habitats. *The Botanical Magazine= Shokubutsu-gakuzasshi* **102**: 63–73.
- Nilsson C, Polvi LE, Lind L. 2015.** Extreme events in streams and rivers in arctic and subarctic regions in an uncertain future. *Freshwater Biology* **60**: 2535–2546.
- Pearce ISK, Woodin SJ, Van Der Wal R. 2003.** Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition. *New Phytologist* **160**: 145–155.

- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MSS, Cornwell WKK, Craine JMM, Gurvich DEE, et al. 2016.** Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **64**: 715-716.
- Perreault N, Lévesque E, Fortier D, Lamarque LJ. 2016.** Thermo-erosion gullies boost the transition from wet to mesic tundra vegetation. *Biogeosciences* **13**: 1237–1253.
- Pouliot R, Rochefort L, Gauthier G. 2009.** Moss carpets constrain the fertilizing effects of herbivores on graminoid plants in arctic polygon fens. *Botany* **87**: 1209–1222.
- Proctor MCF. 1990.** The physiological basis of bryophyte production. *Botanical Journal of the Linnean Society* **104**: 61–77.
- Reed A, Hughes RJ, Boyd H. 2002.** Patterns of distribution and abundance of Greater Snow Geese on Bylot Island, Nunavut, Canada 1983-1998. *Wildfowl* **53**: 53–65.
- Rice SK, Cornelissen JHC. 2014.** Best Practices for Measuring Photosynthesis at Multiple Scales. In: *Photosynthesis and Respiration. Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants*. Springer, Dordrecht 79–93.
- Salmon VG, Schädel C, Bracho R, Pegoraro E, Celis G, Mauritz M, Mack MC, Schuur EAG. 2018.** Adding Depth to Our Understanding of Nitrogen Dynamics in Permafrost Soils. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* **123**: 2497–2512.
- Schmidt IK, Jonasson S, Michelsen A. 1999.** Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. *Applied Soil Ecology* **11**: 147–160.
- Schuur EAG, Bockheim J, Canadell JG, Euskirchen E, Christopher B, Goryachkin S V, Hagemann S, Kuhry P, Lafleur PM, Lee H, et al. 2008.** Vulnerability of Permafrost Carbon to Climate Change : Implications for the Global Carbon Cycle. *BioScience* **58**: 701–714.
- Serreze MC, Walsh JE, Chapin III FS, Osterkamp T, Dyrurgerov M, Romanovsky V, Oechel WC, Mosrison J, Zhang T, Barry RG. 2000.** Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. *Climate Change* **46**: 159–207.
- Shaver GR, Chapin FS. 1980.** Response to Fertilization by Various Plant Growth Forms in an Alaskan Tundra : Nutrient Accumulation and Growth. *Ecology* **61**: 662–675.

- Shipley B, Lechowicz MJ, Wright I, Reich PB. 2006.** Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* **87**: 535–541.
- Soudzilovskaia NA, Graae BJ, Douma JC, Grau O, Milbau A, Shevtsova A, Wolters L, Cornelissen JHC. 2011.** How do bryophytes govern generative recruitment of vascular plants? *New Phytologist* **190**: 1019–1031.
- Street LE, Burns NR, Woodin SJ. 2015.** Slow recovery of High Arctic heath communities from nitrogen enrichment. *New Phytologist* **206**: 682–695.
- Street LE, Mielke N, Woodin SJ. 2018.** Phosphorus Availability Determines the Response of Tundra Ecosystem Carbon Stocks to Nitrogen Enrichment. *Ecosystems* **21**: 1155–1167.
- Suding KN, Lavorel S, Chapin FS, Cornelissen JHC, Diaz S, Garnier E, Goldberg D, Hooper DU, Jackson ST, Navas M-L. 2008.** Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* **14**: 1125–1140.
- Sultan SE. 2000.** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**: 537–542.
- Tuba Z, Slack NG, Stark LR (Eds.). 2011.** Effects of climate change on tundra bryophytes. *Bryophyte ecology and climate change*, p.211-236. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Turetsky MR, Bond-Lamberty B, Euskirchen E, Talbot J, Frohling S, McGuire AD, Tuittila ES. 2012.** The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist* **196**: 49–67.
- Uchida M, Muraoka H, Nakatsubo T, Bekku Y, Ueno T, Kanda H, Koizumi H. 2002.** Net Photosynthesis, Respiration, and Production of the Moss *Sanionia uncinata* on a Glacier Foreland in the High Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **34**: 287–292.
- Van der Kolk H-J, Heijmans MMPD, van Huissteden J, Pullens JWM, Berendse F. 2016.** Potential Arctic tundra vegetation shifts in response to changing temperature, precipitation and permafrost thaw. *Biogeosciences* **13**: 6229–6245.
- Van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR, Williams M, Callaghan T V., Chapin FS, Cornelissen JHC, Gough L, Hobbie SE, Jonasson S, et al. 2004.** Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: Generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology* **10**: 105–123.

- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007.** Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882–892.
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J. 2014.** The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**: 13690–13696.
- Waite M, Sack L. 2010.** How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytologist* **185**: 156–172.
- Walsh JE. 2014.** Intensified warming of the Arctic: Causes and impacts on middle latitudes. *Global and Planetary Change* **117**: 52–63.
- Wang Z, Liu X, Bader MY, Feng D, Bao W. 2017.** The ‘plant economic spectrum’ in bryophytes, a comparative study in subalpine forest. *American Journal of Botany* **104**: 261–270.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornellssen JHC, Diemer M, et al. 2004.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–827.
- Zielke M, Solheim B, Spjelkavik S, Olsen RA. 2005.** Nitrogen fixation in the high arctic: Role of vegetation and environmental conditions. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **37**: 372–378.