



HAL
open science

Mécanismes de variation des traits fonctionnels dans les prairies des Alpes

Fabrice Grassein

► **To cite this version:**

Fabrice Grassein. Mécanismes de variation des traits fonctionnels dans les prairies des Alpes. Ecologie, Environnement. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2009. Français. NNT: . tel-00560097

HAL Id: tel-00560097

<https://theses.hal.science/tel-00560097>

Submitted on 27 Jan 2011

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

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

Université Joseph Fourier – Grenoble 1
Ecole Doctorale Chimie et Sciences du Vivant

THESE

Pour l'obtention du titre de

Docteur en Biologie

Mention Biodiversité-Ecologie-Environnement

Mécanismes de variation des traits fonctionnels dans les prairies des Alpes.

Par **Fabrice Grassein**

Soutenue le 23 octobre 2009



Membres du jury :

Marie Laure Navas – Professeur, ENSAM, Montpellier – Rapporteur

Laurent Hazard – Chargé de recherche, INRA, Toulouse – Rapporteur

Philippe Cozic – Directeur de recherche, CEMAGREF, Grenoble – Examineur

Bill Shipley – Professeur, Université de Sherbrooke (Qc), Canada – Examineur

Sandra Lavorel – Directeur de recherche, CNRS, Grenoble – Directrice de thèse

Irène Till – Directeur de recherche, CNRS, Grenoble – Directrice de thèse

Thèse réalisé au sein du **Laboratoire d'Ecologie Alpine¹** et de la **Station Alpine Joseph Fourier²**

1 : UMR UJF-CNRS 5553 BP53 Université Joseph Fourier 38041 Grenoble Cedex 9

2 : UMS UJF-CNRS 2925 BP53 Université Joseph Fourier 38041 Grenoble Cedex 9

Ce manuscrit déposé à l'école doctorale Chimie et Sciences du vivant de l'université de Grenoble (Université Joseph Fourier) se présente sous la forme d'une thèse sur articles. Il comporte une introduction en français du contexte général et des méthodes employées, trois chapitres regroupant les articles en anglais et une présentation succincte des objectifs et résultats obtenus, et enfin une discussion sous la forme de synthèse des résultats obtenus.

Mon allocation de recherche pour trois ans a été financée par le Cluster de recherche Rhône-Alpes Environnement. Ma quatrième année a été financée grâce à un poste d'attaché temporaire à l'enseignement et à la recherche à l'UFR de Biologie de l'UJF. Le financement des expérimentations a été rendu possible grâce au soutien financier du Cluster de recherche Rhône-Alpes Environnement ainsi que par le biais du projet ANR-05-BDIV-009-01 QDIV auquel le Laboratoire d'Ecologie Alpine participait. Ce travail a été réalisé au sein du Laboratoire d'Ecologie Alpine de l'université de Grenoble ainsi que sur les zones expérimentales de la Station Alpine Joseph Fourier à Grenoble et au Col du Lautaret (Hautes Alpes).

Mis en place et soutenu par
Rhône-Alpes Région



En premier lieu, je tiens à remercier mes directrices de thèse préférées. Ce travail de thèse se veut un pont entre écologie et évolution ? Il se résume surtout par des allers retours conceptuels entre les visions de ces deux personnes. Toujours enrichissantes, ces discussions se sont toujours terminées sur une vision commune, malgré des façons de dire les choses (ou de ne pas les dire) différentes. Merci pour votre disponibilité, votre patience, et votre enthousiasme pour toute nouvelle idée. En effet, bien que Sandra ait été bien entraînée avec Nico, vous avez toujours été accueillantes pour des explications boiteuses sur des théories fumeuses avec des données squelettiques. Merci pour tout.

Je tiens à remercier les membres du jury, Philippe Cozic et Bill Shipley qui ont accepté d'évaluer ce travail, ainsi que Marie-Laure Navas et Laurent Hazard qui ont relevé le défi d'être rapporteurs de ce manuscrit touffu dans des délais relativement brefs tout en produisant un rapport de bon conseil.

Un grand merci aussi à la région Rhône Alpes qui a financé ces travaux ainsi que le travailleur que je suis. Merci aussi aux usagers des terrains que j'ai utilisés (famille Vial à Allevard et agriculteurs du Lautaret et du Galibier).

Dans un deuxième temps, je me dois de remercier certaines personnes sans qui je ne serais pas là (mais plutôt en fac de math, à quinqueter, sport n°1 de la fac de Dijon). Christophe Deschamps, premier et deuxième maître de stage, sans qui rien de ceci ne se serait orienté comme cela, et pour son partage de l'amour de la nature. Cette orientation ONF m'a guidé vers Jean Claude Tandy et Bernard Pinel, deux personnes qui, en école de technicien, m'ont fait quitter ce métier pour un autre. Deux passionnés par la science et l'enseignement, responsables de la poursuite de mes études. Études qui m'ont conduit à Grenoble, et où les cours de Philippe Choler (un extraterrestre parmi les MCF) ont fini de clore mon avenir proche. Sans toutes ces personnes, jamais je n'aurais été aussi loin dans ces études et je serais sûrement garde à cheval dans un parc du Canada.

Philippe Choler a aussi été responsable de mon entrée au Leca avec mon troisième maître de stage, Fabien. Reste qu'en entrant au laboratoire, je ne savais pas que j'allais y rester si longtemps au final. Je tiens donc à remercier toutes les personnes qui sont passées plus ou moins longtemps, ainsi que mes différents collègues de bureau successifs. Bureau 308: Amandine, Carole, Myriam, Matthieu, Pierre, Sébastien, Saïd et Amid, Bureau 111 :

Pierro et Nico ("dis-moi blondin, qu'est ce que tu fais ?"), Cécile (qui m'a presque converti au thé et qui aura résisté au café), Flore, Florence, Abdé. Et pour finir, le célèbre Jacky, figure emblématique de la contrepèterie lecaïste, peut être aussi râleur que moi, qui a accepté de m'accueillir dans son antre pour rédiger ce manuscrit, et qui a supporté nonchalamment mes fringues en train de sécher.

Ce travail n'aurait pas été possible sans nombre de petites mains du LECA, ayant bravé le froid pour m'aider à planter, couper, mesurer, analyser, commander... Les différents stagiaires qui se sont succédés: Joëlle, Gaëlle, Cilia, Sofien, Brice, Florian qui ont essuyé mes débuts dans la gestion du personnel, et qui ont surtout été indispensables à la réalisation de toutes ces choses. Geneviève et Bruno, indispensables maillons de l'analyse chimique du labo qui ont consacré beaucoup de temps à mes analyses sans avoir la chance de profiter du terrain. Florence et Gwen, la dream-team "gestion" pour un thésard faisant ces OM et bons de commande à la dernière minute. Olivier pour le temps passé à réparer ces fichus pc, et pas que. Last but not least, MP, grande sœur du labo et du Lautaret, qui sait partager avec nous autant ses connaissances ornithologiques que ses passions (montagne, voyage, whisky...), gentille animatrice de choc du Lautaret aux slogans mythiques ("fétuque un jour, fétuque toujours", "Festuca vaincra", "Relax, take it easyyyyyyyyy"), un grand merci pour ta gentillesse.

Le Leca est une métapopulation. Il est constitué de différents groupes de recherches (thèmes ?) mais surtout de réseaux humains. Durant une thèse trop longue, on peut voir leur évolution. De ce fait, je dois remercier des anciens : Aurélie's, Rourou, Tuco (JMS), Seb, Nico, Pierro, Pf, Fred pour le bordel ambiant qu'ils ont créé pendant le début de ma thèse. Ces personnes sont parties, remplacées par d'autres thésards, mais cette ambiance de franche camaraderie est restée, résultat parfois de la sélection par les stages (Margo, Lucie, Bénédicte, Alice, Angélique, Marco, Asam, Guillaume, Mickael, Jonathan...). Merci à toute l'équipe TDE, qui a bien évolué, et qui va continuer à le faire dans les mois à venir, aux différents CR arrivé et Post Doc arrivé et partis : Wilfried, Seb, JC, Mat, Francesco qui ont partagé leur savoir et expérience. Ces différentes populations ont établi une occupation de l'espace selon un partage temporel. Du coup, cela aurait été beaucoup moins sympa de se lever si tôt le matin sans le thème café, merci à Sylvie (responsable plateforme cafet), Murielle (quand il y a tp), Stéphane (roi de la cafet), Jérôme (fou de la cafet, ou wikipédia la seconde suivante), Ozgur (gentil), Poupi (squatteur permanent) et Christian (qui n'a jamais bu avec nous, comment faisait il pour resister ?).

Merci à mes compagnons de jogging (Cécile, Wilfried, Stéphanie, David) pour m'avoir encouragé à me dégourdir les jambes entre midi et deux.

La Station Alpine Joseph Fourier a bien évolué aussi en 4 ans, mais qu'aurais-je fait sans elle ? Pas d'expériences en conditions contrôlées (ou presque), ni dans les prairies du Lautaret. Véritable institution sur le col aussi bien qu'au labo, merci à vous pour toute l'aide ou le soutien que vous apportez aux thésards, surtout Serge, Richard et Roland (spécialiste de what is the plant or the movie), ainsi que les autres plus saisonniers (Philippe, Christophe, Stephane B (entomo acharné)).

Merci enfin aux amis pour m'avoir initié à d'autres horizons comme le BTP, le vin blanc alsacien (y en a du bon, c'est vrai), les calanques... (Coralie, Elise, Jérôme, Aurel...). Merci aussi à la famille Burylo pour m'avoir accueilli au bord de la mer, où j'ai découvert que si on voulait voir l'océan, il fallait regarder les horaires des marées d'abord.

Merci à ma famille pour m'avoir soutenu et encouragé tout en n'ayant jamais rien compris à ce que je regardais dans l'herbe (l'essentiel n'est pas là ;)) et surtout d'avoir cru en moi depuis mon choix de ne plus faire des études courtes finalement. Merci à Mélanie pour tout ce qu'elle a supporté, et surtout pour tout ce qu'elle m'a apporté (« j'ai toujours mon joli bouquet de fleurs à la maison » ML Navas copyright 2009).

| | |
|---|-----------|
| <i>Introduction générale</i> | 4 |
| I. Contexte et objectifs | 5 |
| II. Les facteurs environnementaux : | 8 |
| 1. Des filtres emboîtés | 8 |
| 2. La niche des espèces | 11 |
| 3. Les interactions biotiques : | 12 |
| 3.1 La compétition | 13 |
| 3.2 La facilitation | 14 |
| 3.3 Les interactions biotiques le long des gradients écologiques | 14 |
| III. La plante et son environnement | 16 |
| 1. La réponse des espèces à leur environnement | 16 |
| 1.1 Des variabilités spatiales et temporelles | 16 |
| 1.2 Différents mécanismes de réponse | 19 |
| 2. Décrire la réponse d'une espèce | 21 |
| 2.1 Valeur sélective des individus | 21 |
| 2.2 Les traits fonctionnels | 22 |
| 2.3 Des stratégies différentes | 24 |
| 3. Les traits fonctionnels, lien entre écologie et évolution | 27 |
| 3.1 Lien avec l'évolution. | 27 |
| 3.2 Les traits comme outil de l'écologie évolutive | 29 |
| IV. Problématique et organisation du document | 31 |
| V. Sites, Espèces et Méthodes | 34 |
| 1. Présentation des milieux étudiés: les prairies de montagne | 34 |
| 1.1 Les conditions environnementales | 34 |
| 1.2 Les espèces végétales : | 37 |
| 2. Les méthodes : | 41 |
| Les différentes expérimentations mises en place permettent d'observer la réponse des espèces selon deux problématiques. | 41 |
| 3. Les expériences : | 44 |
| <i>Chapitre 1 : Transplantations réciproques entre altitudes</i> | 48 |
| <i>Chapitre 1 : Transplantations réciproques le long d'un gradient altitudinal.</i> | 50 |
| <i>Chapitre 1: Article 1.</i> | 60 |
| <i>Chapitre 2 : Variabilité en réponse à un changement d'environnement biotique.</i> | 86 |
| | 87 |

| | |
|---|------------|
| <i>Chapitre 2 : Variabilité en réponse à un changement d'environnement biotique.</i> | 88 |
| <i>Chapitre 2: Article 2.</i> | 94 |
| <i>Results:</i> | 103 |
| <i>Discussion:</i> | 105 |
| <i>Chapitre 3 : Variabilité en réponse à des changements du niveau des ressources (eau, lumière, nutriments).</i> | 118 |
| | 119 |
| <i>Chapitre 3 : Réponse à des changements du niveau des ressources (eau, lumière, nutriments)</i> | 120 |
| <i>Chapitre 3: Article 3a.</i> | 126 |
| <i>Chapitre 3: Article 3b.</i> | 152 |
| <i>Conclusion générale</i> | 182 |
| VI. Conclusion | 184 |
| 1. Leading et trailing edge, ou la capacité des espèces à supporter des conditions environnementales modifiées et à répondre à de nouvelles conditions environnementales. | 186 |
| 2. Rôle des facteurs abiotiques ou l'importance de l'environnement en tant que source de variabilité intraspécifique. | 193 |
| 3. L'importance de la variabilité génétique en tant qu'origine de l'adaptation et de l'évolution des espèces. | 200 |
| 3.1 La variabilité génétique : variabilité des traits et interaction génotype x environnement | 200 |
| 3.2 Les interactions biotiques | 203 |
| 4. Implications de cette variabilité des traits fonctionnels ou les conséquences évolutives et écologiques de la variabilité. | 207 |
| 4.1 La structuration des espèces le long des gradients environnementaux. | 207 |
| 4.2 L'existence de généralistes et de spécialistes. | 210 |
| 4.3 Conservation vs acquisition des ressources | 214 |
| VII. Synthèse et perspectives | 216 |
| 1. La réponse des espèces à un changement global de leur environnement. | 216 |
| 2. Les traits fonctionnels : outil d'étude de la réponse des espèces | 217 |
| Références | 222 |

Introduction générale

Contexte, cadre conceptuel et méthodes de l'étude



I. Contexte et objectifs

Les changements globaux de l'environnement (ou GEC pour Global Environmental Changes) sont des modifications plus ou moins profondes des paramètres environnementaux à l'échelle de la planète et qui peuvent affecter la plupart des espèces animales et végétales, sur terre ou dans les océans. De tels changements sont à l'œuvre sur notre planète depuis le début de sa création, mais nous sommes actuellement dans une période de changements particulièrement rapides et fortement médiatisés. Cette médiatisation est due à l'importance des changements et surtout à la présence technologique de l'Homme, responsable en partie de ces changements et formidable moyen de témoignage. Ces GEC auront-ils la même reconnaissance future, et les mêmes conséquences terribles que la crise crétacée tertiaire ayant conduit à la disparition des dinosaures il y a 65 millions d'années ? Nul ne le sait. Mais leur rapidité et le fait que l'Homme puisse les voir dans le pas de temps d'une génération (fonte des glaciers et de la banquise, dérèglement climatique plus fréquent comme les tornades ou El Niño) en font une question sociétale majeure qui a conduit, entre autres, à plusieurs grandes conférences mondiales (Stockholm 1972, Rio 1992, Kyoto 1997 et Johannesburg 2002). Ces différents sommets internationaux marquent la prise de conscience par l'Homme de la vulnérabilité des écosystèmes et de la nécessité de conjuguer développement humain et respect de la nature, thème largement repris par les médias sous le terme de développement durable.

Cette prise en compte de l'influence de l'Homme sur son environnement est importante, car les activités anthropiques sont la principale menace actuelle sur la biodiversité, en particulier via le changement d'utilisation des terres et la fragmentation des habitats des espèces (Millenium Ecosystem Assesment, Sala et al. 2000). Toutefois, les changements climatiques, qui sont en partie d'origine anthropique, ont aussi une influence importante sur la biodiversité. L'une des fortes demandes de la part de la société est de connaître les conséquences et les risques pour la biodiversité liée à ces différents changements. Afin de répondre à cette problématique, différentes disciplines scientifiques sont conjuguées et doivent aussi évoluer conjointement: écologie, évolution, climatologie, économie.... Les recherches en écologie se sont efforcées de mieux comprendre les processus et les patrons de répartition des espèces en fonction des facteurs environnementaux, en

passant d'une approche plutôt descriptive (biogéographie, phytosociologie) à une approche plus mécanistique (écologie évolutive ou fonctionnelle).

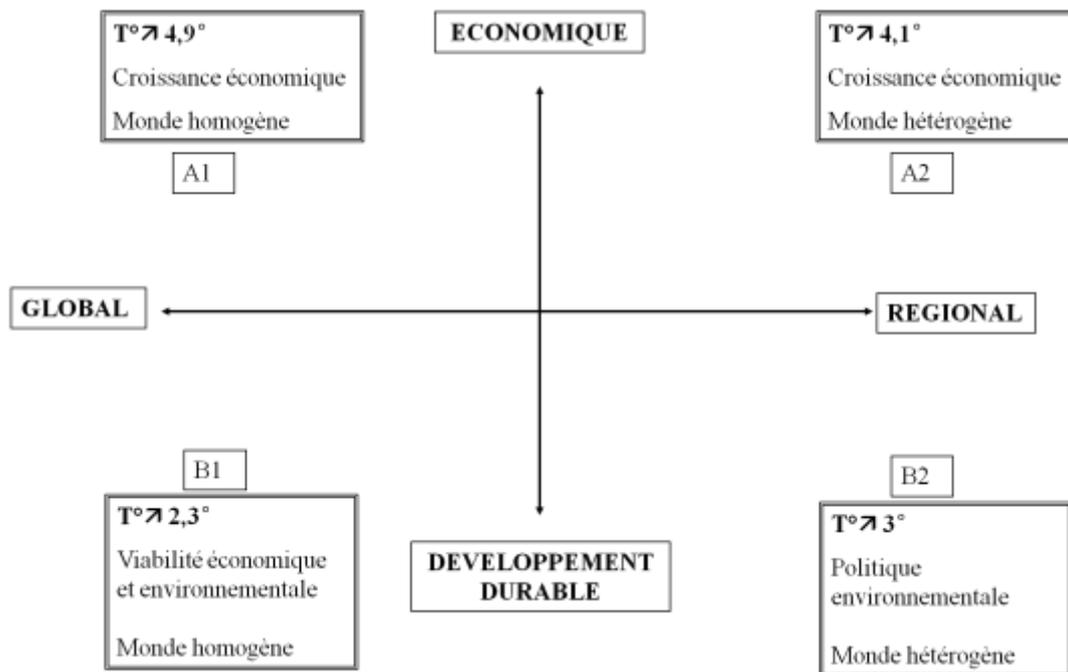


Figure 1: Projections hypothétiques des conséquences de différents scénarios économiques et politiques sur l'augmentation de la température moyenne annuelle. Ces scénarios sont basés sur l'échelle à laquelle sont prises les décisions politiques (global vs régional) et sur l'orientation de ces politiques vers un modèle économique libéral ou vers un modèle de développement durable. L'augmentation prédite de température est la moyenne de différents modèles de simulation, mais illustre l'influence des décisions politiques et économiques sur les changements globaux de l'environnement. Source IPCC.

Dans un premier temps, afin de pouvoir quantifier l'importance de ce phénomène, ce sont les modélisations des changements climatiques qui ont bénéficié de l'effort de recherche. Cet important travail a, entre autres choses, produit quatre scénarios climatiques correspondant à différentes variations de température. Ces scénarios sont basés sur différentes hypothèses économiques et politiques (Figure 1) mais reflètent de manière trop simpliste la multitude de paramètres intervenant dans les mécanismes de régulation du climat, ce qui conduit à une grande incertitude finale des résultats. Toutefois, ces modèles sont des éléments indispensables pour prédire les conséquences des GEC à l'échelle des espèces. En effet, après avoir évalué les exigences environnementales des espèces (sol, température, eau ...), ces modèles permettent de prédire, selon les différents scénarios, les lieux qui leur seront potentiellement favorables ou défavorables dans le futur. Cependant, de nombreux efforts restent à fournir pour dépasser la sortie binaire présence/absence des espèces dans ces

modèles. Cela implique de mieux connaître la capacité des espèces à répondre (acclimatation et adaptation) à des changements environnementaux.

Pour parvenir à une meilleure connaissance de cette réponse, il nous apparaît nécessaire de répondre à deux questions :

-1) quelle est la capacité des espèces à répondre à un changement environnemental qu'il soit climatique ou lié à un facteur de ressource du milieu ?

2) quels sont les mécanismes mis en place par différentes espèces pour faire face à ces changements environnementaux ?

Dans ce but, nous avons mis en place différentes expérimentations qui ont conjugué des concepts d'écologie et d'évolution afin de faire le lien entre réponse des espèces à leur environnement et avenir de ces espèces. Cette démarche a été centrée sur le milieu alpin au sens large, avec pour modèle des espèces végétales dominantes des milieux herbacés. Il convient donc de présenter les différents concepts utilisés et les réponses pertinentes que peuvent apporter leur utilisation à notre compréhension du fonctionnement de la dynamique des espèces et des communautés végétales.

II. Les facteurs environnementaux :

Les facteurs environnementaux regroupent l'ensemble des paramètres physico-chimiques qui expliquent la répartition des espèces. En fonction des processus et de l'échelle où ils s'appliquent, on peut distinguer trois filtres permettant d'identifier les différents mécanismes responsables de la structuration des communautés (Figure 2).

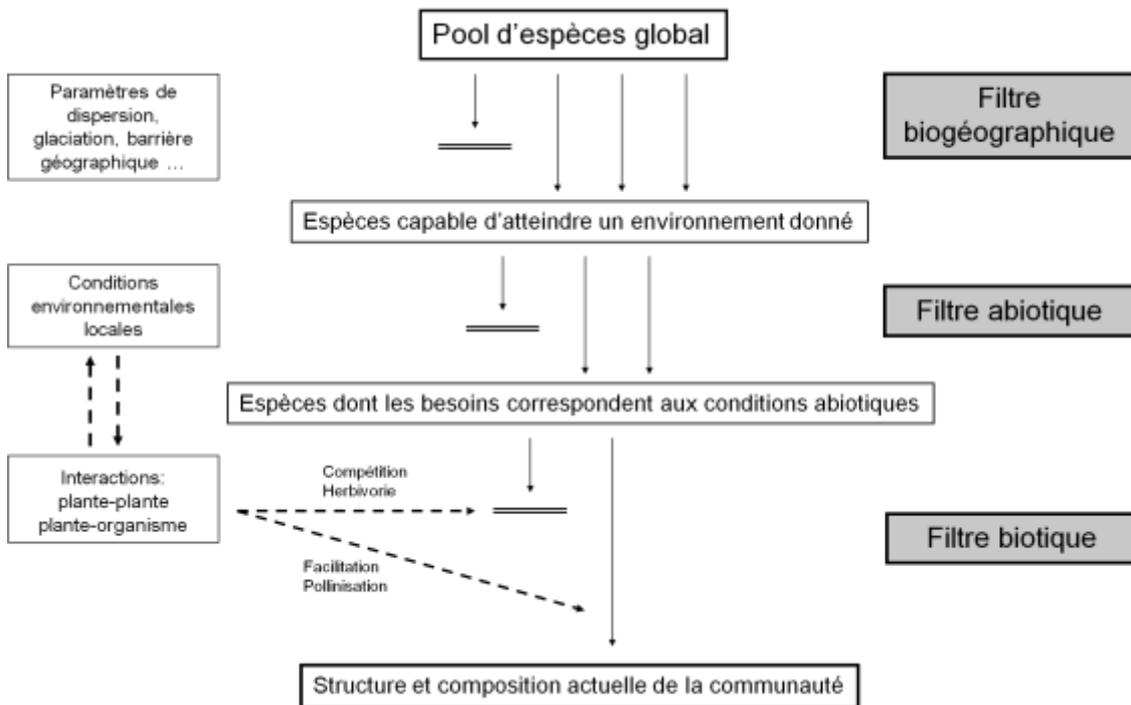


Figure 2 : Facteurs et processus déterminant la composition et la structure des communautés végétales (d'après Lortie et al. 2004). Trois filtres sont disposés selon l'échelle à laquelle ils s'appliquent. Ces trois filtres incorporent différents processus/ facteurs dont quelques uns sont indiqués à gauche.

1. Des filtres emboîtés

Le premier filtre à considérer est un filtre biogéographique ou historique. Appliqué à l'échelle de la planète, des continents ou des grands biomes, ce filtre détermine l'évolution des faunes et des flores à des échelles régionales, créant ainsi des réservoirs globaux ou régionaux d'espèces. Les mécanismes déterminant ce filtre sont liés à la capacité des espèces à disséminer sur de grandes distances, faisant en sorte que des espèces différentes mais avec les mêmes exigences environnementales occupent des milieux similaires dans des lieux géographiques différents (notion de vicariance). On peut citer par exemple des espèces de Lys entre Pyrénées et Alpes (*Lilium pyrenaicum* vs *Lilium martagonum*) ou, à plus large échelle, les genres *Fagus* dans l'hémisphère nord et *Nothofagus* dans l'hémisphère sud. Les facteurs

historiques sont aussi à considérer. Ainsi, les glaciations peuvent expliquer la présence d'espèces arctico-alpines dans des zones dites « refuges » des Alpes alors que celles-ci se rencontrent normalement dans des zones plus polaires. Des trois filtres successifs, ce premier filtre est celui où les mécanismes sont les plus stochastiques tandis que les deux filtres suivants sont plus déterministes (Lortie et al. 2004).

Le filtre abiotique regroupe l'ensemble des facteurs simples ou complexes décrivant les caractéristiques physico-chimiques de l'environnement local d'une communauté végétale. On peut distinguer trois grands types de facteurs abiotiques (Austin 1976, Austin et Smith 1989) :

- les facteurs complexes décomposables en plusieurs facteurs directs,
- les facteurs directs qui vont modifier l'acquisition des ressources par les organismes,
- les facteurs de ressources qui correspondent aux éléments nécessaires à la plante et qui permettent de définir la niche des espèces.

Pour illustrer cela, on peut prendre comme exemple un gradient complexe comme l'altitude et le décomposer en plusieurs facteurs directs tels que la température, l'exposition au vent ou le niveau d'ensoleillement qui influent directement sur la ressource en eau d'un milieu. Des températures trop faibles transforment par exemple l'eau sous sa forme solide et la rendent par conséquent inaccessible pour les plantes.

Le filtre biotique correspond aux interactions entre les différents organismes composant la communauté, et comprennent les interactions plante-plante (compétition/facilitation) ainsi que les interactions plantes-organismes au sens large (prédation, parasitisme, pollinisation, mycorhizes...). Ce filtre est décrit comme fortement déterministe (Lortie et al. 2004, McGill et al. 2006) mais il faut garder à l'esprit que la dynamique locale des communautés inclut des phénomènes de dispersion, recrutement et extinction qui peuvent s'expliquer par des mécanismes plus aléatoires (Hubell 2001, 2005).

Ces interactions peuvent modifier les conditions abiotiques d'un milieu, et il existe donc des interactions entre ce filtre et le précédent. Ce filtre biotique va donc modifier aussi la niche potentielle des espèces pour former ce que l'on appelle la niche réalisée.

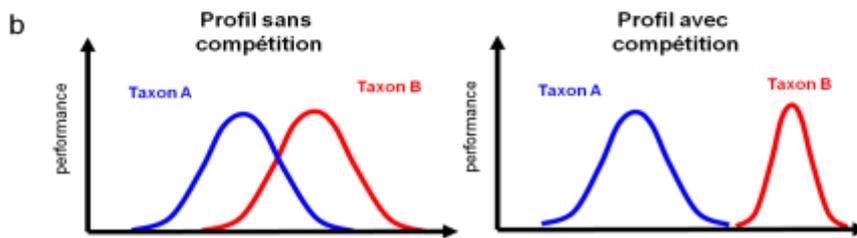
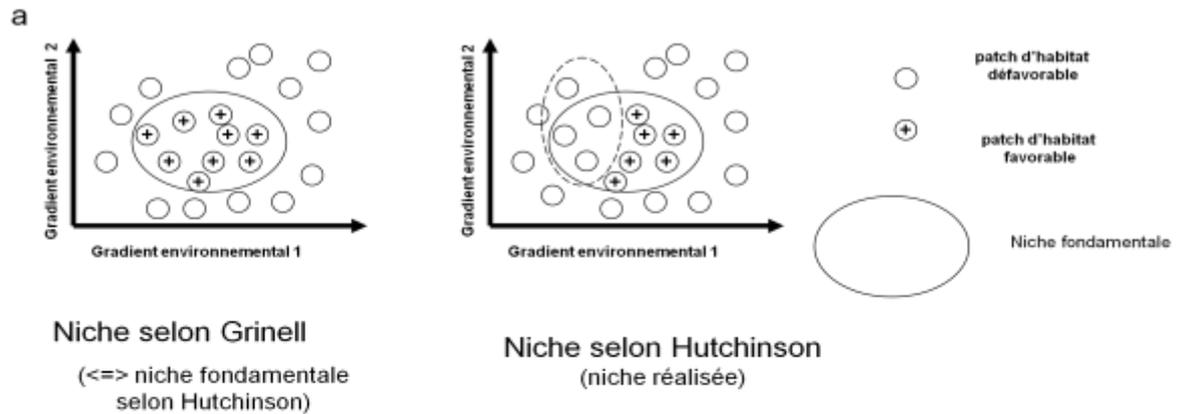


Figure 3: a: Selon Grinnell, la niche d'une espèce se caractérise par l'ensemble des lieux d'occurrence où les conditions lui sont favorables, l'espèce n'étant pas présente dans les lieux où les conditions ne lui sont pas favorables. L'occupation de tous les lieux favorables par une espèce (correspondance entre la distribution géographique et la niche) suppose l'absence de limitation dans les capacités de reproduction et de dispersion de l'espèce. Au sens de Hutchinson (1957), la niche fondamentale d'une espèce est un hyper volume à n dimensions dont chaque point correspond à un ensemble de conditions environnementales permettant à une espèce d'exister indéfiniment. De ce point de vue, la niche est une caractéristique de l'espèce et correspond à ses exigences environnementales, plutôt que la caractérisation des milieux pouvant supporter l'espèce (définition de Elton 1927, Grinnell 1917). Selon Hutchinson, l'espèce peut ne pas occuper la totalité des lieux potentiellement favorables du fait de la présence d'un meilleur compétiteur dans ces lieux (en pointillé), la niche réalisée (à droite), correspond ainsi à la niche effectivement occupé par l'espèce.

L'importance des interactions biotiques et des limites de dispersion/reproduction des espèces dans la définition moderne de la niche est discutée dans Pulliam 2000, dont les Figures ci-dessus sont extraites.

b: représentation simplifiée de la niche fondamentale de deux taxons ayant une partie de leur niche similaire (profil sans compétition), et de la niche réalisée de ces deux taxons montrant que les interactions biotiques ont mené à la diminution de la niche réalisée du taxon B du fait de la présence du taxon A (profil avec compétition).

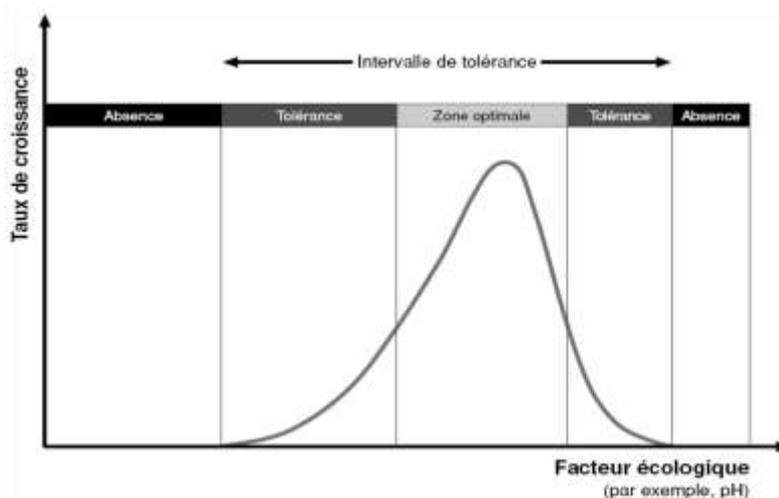


Figure 4 : Illustration des notions d'optimum et de tolérance permettant de caractériser plus finement la performance d'une espèce.

2. *La niche des espèces*

La niche (Figure 3) peut être définie comme un ensemble de ressources nécessaires à la croissance et à la reproduction d'une espèce. La niche est donc propre à chaque espèce (Hutchinson 1957). Cette représentation écologique de la répartition des espèces se trouve déconnectée de la répartition géographique des espèces puisqu'une espèce n'est pas caractérisée par ses lieux d'occurrence mais par les caractéristiques des milieux où elle est présente. Dans cet espace multifactoriel caractérisant les besoins de la plante, il existe toutefois des facteurs limitants, qui, par leur présence ou leur absence, vont expliquer la performance et/ou la présence d'une espèce. Cette notion de facteur limitant a aussi été accompagnée de concepts permettant de caractériser l'affinité des espèces vis-à-vis des facteurs environnementaux. On peut ainsi définir des niveaux de tolérance et des niveaux optimaux pour chaque espèce vis-à-vis d'un facteur au delà de la simple distinction présence / absence (Figure 4). Ces comportements pouvant différer entre les espèces, on peut expliquer ainsi comment plusieurs espèces peuvent se « partager » un même milieu en ayant des exigences différentes.

Comme vu précédemment, les exigences des espèces vis-à-vis des différentes ressources et conditions abiotiques de l'environnement définissent la niche potentielle des espèces. A l'aide de simulations, il est possible de prédire les lieux où les conditions sont potentiellement favorables à la présence de l'espèce. Toutefois l'ensemble des lieux favorables du point de vue abiotique n'est pas forcément occupé par l'espèce, d'une part à cause de facteurs plus ou moins déterministes limitant la capacité des espèces à se disperser et à coloniser ces milieux (barrières géographiques, courants contraires...), et d'autre part du fait de la présence dans ce milieu d'autres plantes qui peuvent empêcher/promouvoir la présence d'une autre espèce. Ces interactions sont regroupées sous le terme de relations biotiques dont les principales sont la compétition et la facilitation. Ces interactions modifient la niche potentielle d'une espèce en une niche réalisée tenant compte de ces interactions biotiques (Figure 5).

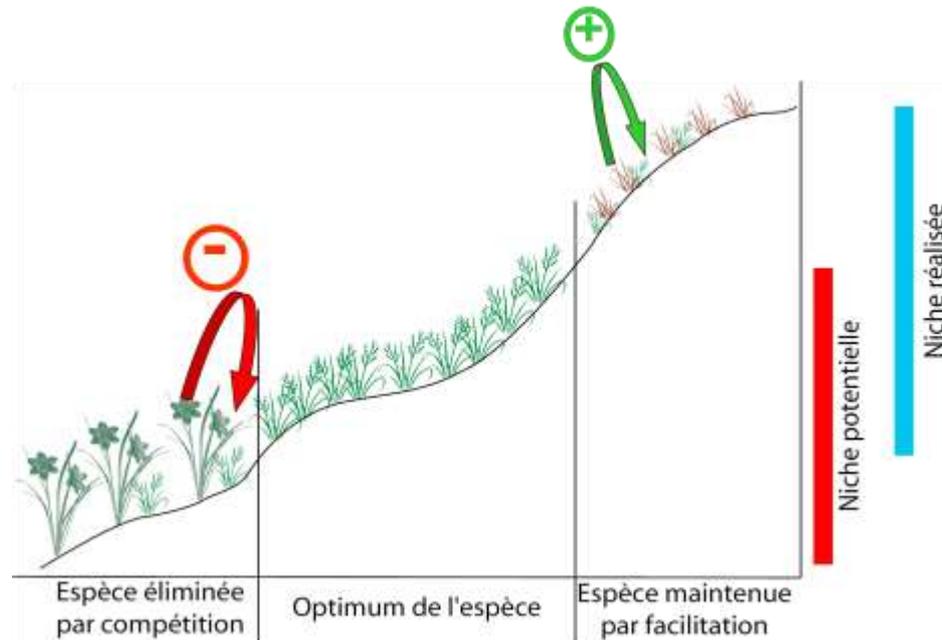


Figure 5: Concept de la niche potentielle et de la niche réalisée d'une espèce, illustré avec un gradient altitudinal. La niche potentielle de l'espèce regroupe les milieux où les conditions abiotiques sont en adéquation avec les besoins de l'espèce. Une partie de cette niche n'est pas disponible car d'autres espèces sont déjà présentes, et éliminent l'espèce par compétition. A des altitudes plus élevées, les conditions abiotiques ne sont pas favorables à l'espèce, la présence d'autres espèces peut améliorer ces conditions, facilitant ainsi la présence de l'espèce. Une partie cependant de la niche réalisée de l'espèce ne correspond donc non plus à la niche potentielle.

3. Les interactions biotiques :

Les relations entre organismes sont étudiées dans de nombreuses disciplines comme un mécanisme important pour expliquer, entre autres, l'évolution des espèces (Darwin 1859, Schluter 2000), la coexistence des espèces (Gause 1934, Doebeli et Dieckmann 2003), la structuration des communautés (Grime 1979, Tilman 1982,) ou la dynamique des successions végétales (Grime 1977, Tilman 1990). Selon l'effet réciproque des espèces en interaction, on distingue différents types d'interactions, dont les deux couramment étudiés en écologie des communautés végétales sont la compétition et la facilitation (Figure 6) qui décrivent les effets négatifs et positifs liés à la présence de voisins sur la performance d'une espèce donnée.

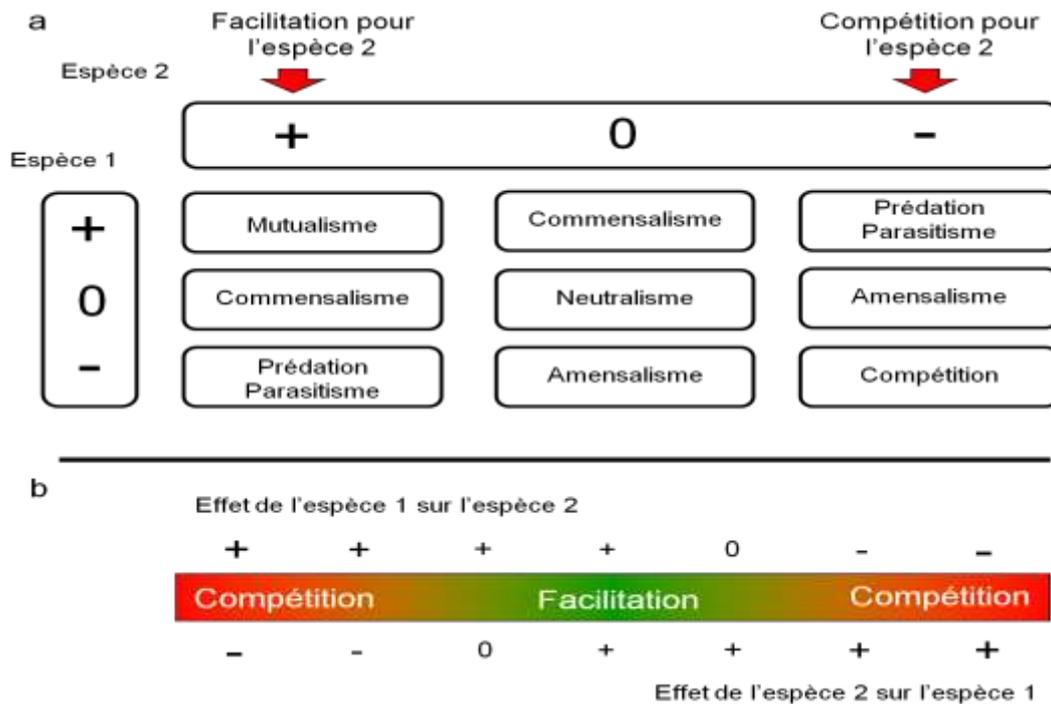


Figure 6: Représentation classique des interactions biotiques entre deux espèces. (a) Sous la forme d'une grille, on peut opposer les deux espèces et présenter leurs effets l'une sur l'autre (bénéfique, nul ou négatif). Toutefois, cette vision un peu trop catégorielle est parfois remplacée par une vision plus continue (b). Dans ce cas, l'interaction entre deux espèces est composée d'avantages et d'inconvénients pour les deux espèces, le résultat de l'interaction étant la résultante de tous ces effets. En écologie, on teste l'effet de la présence de voisins en regardant la réponse d'une espèce cible particulière. Pour cette raison, on utilisera les termes plus globaux de facilitation et de compétition dans la suite du manuscrit. D'après Bronstein, 1994

3.1 La compétition

On regroupe sous le terme de compétition l'ensemble des processus menant à une diminution de la performance (biomasse, reproduction ou survie) d'un individu en présence d'un autre organisme. On peut distinguer des mécanismes directs impliquant une compétition pour l'accès aux ressources, ainsi que des mécanismes indirects, ou par interférence, n'impliquant pas les ressources. Un exemple de ce type de compétition est l'allélopathie où une espèce va inhiber la croissance de ses voisins par le biais de composés secondaires libérés par le système racinaire ou par la litière.

Les espèces diffèrent par leur capacité compétitrice, c'est-à-dire qu'elles n'ont pas les mêmes facultés d'effet compétiteur et de réponse à la compétition (Goldberg et Landa 1991, Aarssen 1992). L'effet compétiteur correspond à la capacité d'une espèce à abaisser la performance des voisins, tandis que la réponse mesure la capacité de l'espèce à supporter la compétition imposée par ses voisins.

3.2 *La facilitation*

On regroupe sous le terme de facilitation l'ensemble des processus menant à une amélioration de la performance d'un individu en présence d'autres organismes. Tout comme la compétition, on peut distinguer des effets directs et des effets indirects.

Les effets directs vont permettre une amélioration des conditions de ressources telles que le niveau hydrique du sol (Liancourt et al. 2005a, Gross et al. 2009) ou l'intensité lumineuse (réduction d'une trop forte intensité lumineuse en haute montagne par exemple Choler et al. 2001, Callaway et al. 2002).

Les effets indirects passent par une modification de l'habitat. A titre d'exemple, on peut citer l'effet d'abri de la végétation ou de la microtopographie contre le vent et la dessiccation observé en haute montagne (Choler et al. 2001) ou bien une meilleure régulation de la température par la forme de vie en coussin (Cavieres et al. 2006).

3.3 *Les interactions biotiques le long des gradients écologiques*

Les interactions biotiques ont un rôle important sur la structuration des communautés, mais aussi, comme nous l'avons vu, sur les ressources abiotiques. Certains auteurs ont essayé de faire le lien retour en observant la manière dont les interactions biotiques s'établissent en réponse à différents gradients environnementaux. En particulier, l'un des débats les plus actifs ayant eu lieu en écologie des communautés concerne l'opposition entre les théories de Tilman (1985) et de Grime (1979), avec encore une influence importante actuellement (Craine 2005, Grime 2007, Tilman 2007).

Grime (1979) considère que la compétition n'est pas constante, et qu'elle se fait uniquement dans les milieux les plus productifs (Figure 7a). En effet, Grime distingue trois mécanismes majeurs : la compétition, la perturbation et le stress. En fonction des conditions environnementales du milieu, on aura dominance d'espèces adaptées à la compétition, à la perturbation ou au stress.

Pour Tilman, la compétition est présente dans tous les milieux et reste constante quels que soient les niveaux de ressource (Resource Ratio Hypothesis, 1985,1990). L'auteur fait le distinguo entre compétition racinaire et compétition aérienne, la compétition racinaire se faisant surtout dans les milieux stressants où les ressources du sol sont limitantes, tandis que dans les milieux plus favorables, où les ressources du sol ne sont plus limitantes, on observe plutôt une compétition aérienne pour la lumière (Figure 7b).

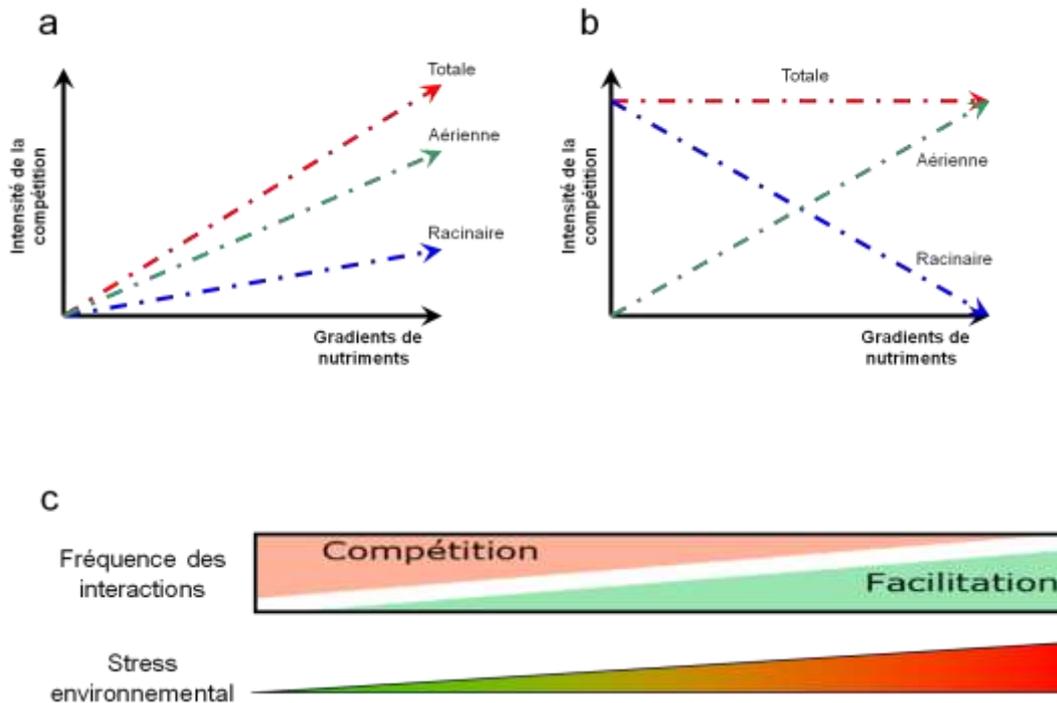


Figure 7: Variations de l'intensité de la compétition racinaire, aérienne et totale le long de gradients de nutriments selon Grime (a, 1979) et Tilman (b, resource ratio hypothesis, 1985,1990) et C: variation de la proportion des interactions positives (facilitation) et négatives (compétition) le long d'un gradient de stress dû aux conditions environnementales, d'après Bertness et Callaway 1994.

Toutefois, l'opposition entre ces deux théories pourrait être dépendante du facteur de ressource considéré, le modèle de Tilman ayant été confirmé en réponse à un gradient de nutriments (Wedin et Tilman 1993, Wilson et Tilman 1995) tandis que le modèle de Grime est le plus souvent confirmé le long d'un gradient de ressource hydrique (Novoplansky et Goldberg 2001, Liancourt et al. 2005a, Padilla et Pugnaire 2006). Cette importance de la distinction entre facteurs hydriques et de nutriments a été incorporée par le modèle de Michalet (2001) suggérant qu'on passerait de compétiteurs exploitateurs à des compétiteurs conservateurs en fonction de la disponibilité en ressources, en accord avec le modèle de Tilman. En réponse à des variations des ressources hydriques, on passerait plutôt d'espèces compétitrices dans les milieux mésophiles à des espèces stress tolérantes dans les milieux plus xériques, en accord avec le modèle de Grime (Corcket et al. 2003, Liancourt et al. 2005a).

En marge à cette opposition sur l'importance de la compétition le long du gradient de productivité, d'autres auteurs se sont concentrés sur l'importance relative de la compétition et de la facilitation le long de gradient de stress (Figure 7c, stress Gradient Hypothesis (Bertness et Callaway 1994)), cette dernière étant souvent peu étudiée. Peu d'expériences ont été menées pour étudier expérimentalement cette importance relative, et les résultats ne sont pas

tous concordants et parfois soumis à plusieurs interprétations (Maestre et al. 2006). Deux expériences sont néanmoins à retenir. Elles ont permis de mettre en évidence une augmentation des relations de facilitation en réponse à un gradient de sévérité lié à l'altitude (LeRoux et McGeoch 2008) ainsi que le long d'un gradient altitudinal et de sévérité lié à une situation méso-topographique plus exposée aux rigueurs environnementales (Choler et al. 2001).

Toutefois, il est à noter que ces observations restent liées aux espèces et aux conditions environnementales de l'expérimentation (Liancourt et al. 2005b). En effet, la variabilité des espèces vis-à-vis de leur environnement peut exister au niveau de leurs exigences, mais aussi de leur façon de répondre à l'environnement. Ce dernier point n'est pas pris en compte dans la notion de niche (au sens de Hutchinson) qui caractérise seulement les besoins de l'espèce. Or les plantes peuvent faire face de différentes manières à des changements de leur environnement.

III. La plante et son environnement

1. La réponse des espèces à leur environnement

1.1 Des variabilités spatiales et temporelles

Les plantes sont des organismes sessiles par excellence, et doivent faire face à une hétérogénéité des conditions environnementales. Cette variabilité peut être spatiale ou bien la résultante de variation temporelle.

La variabilité des conditions environnementales peut s'exprimer à différentes échelles spatiales. Ainsi à large échelle (10-100 km), on peut observer des différences importantes des conditions climatiques (Alpes interne vs Alpes externes) par exemple. Cette variabilité peut dépendre du substrat (roche mère siliceuse ou calcaire) ou bien encore de l'exposition (ubac vs adret Figure 8) à une échelle plus locale de quelques centaines de mètres dans une vallée de montagne par exemple. On peut enfin observer une variabilité environnementale à une échelle beaucoup plus fine (mètre) où la microtopographie (crête/combe) peut fortement influencer sur les conditions environnementales, et conduire à des végétations très contrastées (Figure 9).

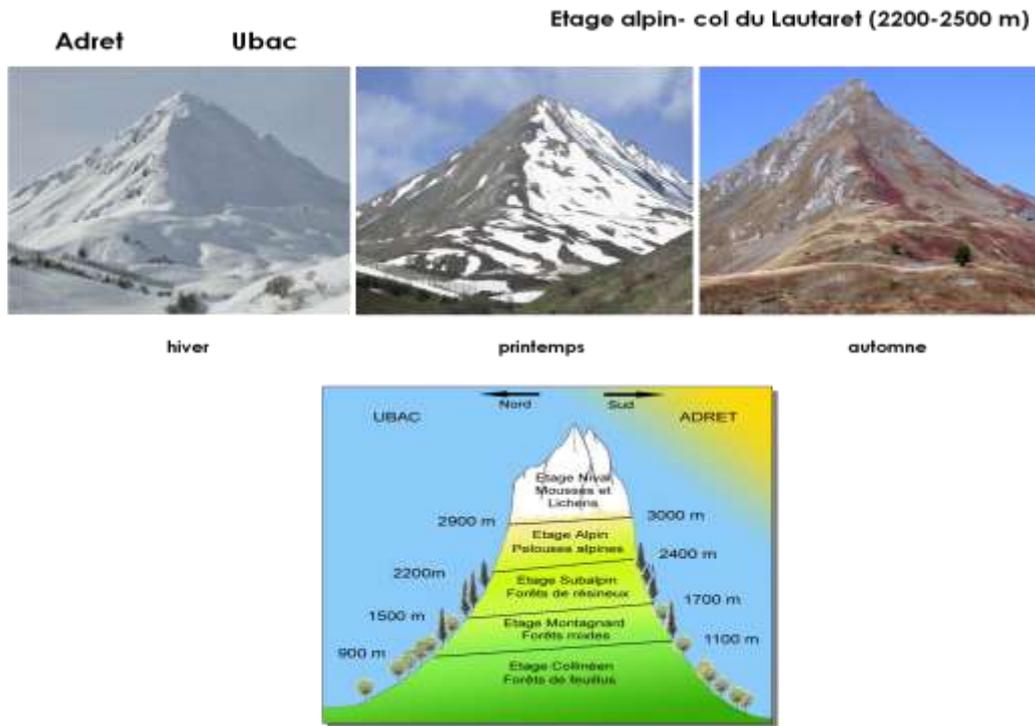


Figure 8: Variation de la durée d'enneigement en fonction de l'exposition ubac/adret. La durée de saison de végétation est différente et par conséquent les espèces que l'on trouve en ubac et en adret ne sont pas forcément les mêmes. C'est ce que l'on peut observer en automne grâce aux couleurs de la végétation. Photo Serge Aubert, SAJF

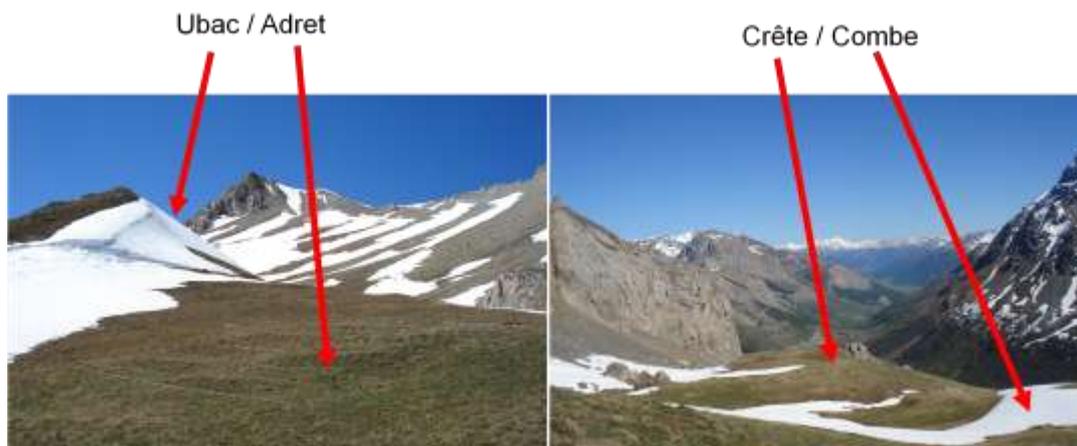


Figure 9: Site d'étude du Galibier, le 10 juin 2007. Dans les combes, la neige n'a pas encore fondu du fait de son accumulation dans les dépressions du terrain. Sur les crêtes, plus exposées, la couche de neige est plus fine et a déjà fondu. La végétation a démarré, et c'est sur ces lieux déneigés plus tôt que l'on trouve la fétuque à sa limite altitudinale. On voit aussi l'opposition ubac/adret, le site d'étude exposé sud est déneigé alors que quelques mètres plus loin, les sites exposés différemment sont encore enneigés.

De ce fait, un écosystème ne peut pas être considéré comme homogène du point de vue des conditions environnementales. On parle alors de mosaïque d'habitats. Cette diversité d'habitats explique la diversité des espèces que l'on peut observer en un lieu : les espèces ayant des exigences propres et distinctes les unes des autres, elles vont exploiter différentes portions de l'espace géographique en fonction de leurs besoins.

Cependant, au sein même d'une espèce, la gamme de variations environnementales que celle-ci peut tolérer est variable. En effet, une espèce possède un optimum et des zones de tolérance qui expliquent sa plus ou moins large répartition. On peut ainsi parler d'espèces généralistes pour des espèces occupant une grande gamme d'environnements, alors que l'on parlera d'espèces spécialistes pour celles inféodés à des conditions plus particulières.

Une variabilité temporelle peut se superposer également à la variabilité spatiale des conditions environnementales, et cela d'autant plus que la durée de vie de l'espèce est grande. Les contrastes saisonniers sont le premier grand type de variations que les plantes pérennes peuvent affronter. Cela concerne aussi les plantes annuelles qui peuvent affronter la mauvaise saison (hiver ou été selon les écosystèmes) sous forme de graines. Les différentes adaptations des espèces dans leur manière de passer la mauvaise saison ont d'ailleurs été l'objet de la première classification des végétaux, selon leur physionomie et la stratégie de protection des bourgeons, proposée par Raunkiaer en 1934 (type fonctionnel). Cette variabilité temporelle peut se faire à différentes échelles de temps, des variations au cours de la journée jusqu'aux variations interannuelles, avec en montagne des étés plus ou moins secs ou bien encore des années avec de fortes précipitations neigeuses ou au contraire peu de neige¹. Les plantes pérennes vont devoir faire aussi face à des changements environnementaux entre les différentes années, avec en montagne, des étés plus ou moins secs, ou bien encore des variations parfois importante du régime des précipitations neigeuses en hiver exposant les espèces à des hivers plus ou moins rigoureux.

De fait, les écosystèmes de montagne sont des lieux particuliers qui regroupent ces deux types de variabilité. Une juxtaposition de milieux très contrastés existe le long du gradient altitudinal du fait de l'enchaînement sur de courtes distances de conditions climatiques très variées. Des différences en fonction de l'exposition, mais aussi en fonction des saisons, viennent se rajouter à la complexité des conditions climatiques. Cette source

¹ La quantité de neige ainsi que les températures sont les déterminants principaux du début de la saison de végétation quand le manteau neigeux a fondu, mais influence aussi la façon dont les espèces seront exposés durant l'hiver. En effet, cette exposition aux conditions hivernales distingue un mode thermique où les plantes sont sur des topographies de crêtes, avec un faible manteau neigeux disparaissant épisodiquement durant l'hiver exposant les plantes à des températures basses, mais avec une saison de végétation plus longue. On oppose au mode thermique le mode nival où les espèces sont dans des dépressions (combe) avec des cumuls de neige plus importants protégeant ainsi les plantes d'être exposés à des températures négatives, mais avec en contrepartie un déneigement plus tardif et une saison de végétation raccourcie. (Voir Cholier 2002 et Baptist 2008 pour des études sur l'influence de ces paramètres sur les espèces végétales et les processus de l'écosystème dans les prairies alpines).

importante de variabilité fait de ces écosystèmes l'un des terrains les plus pertinents pour l'étude des changements environnementaux. En effet, la flore de montagne a évolué et a été sélectionnée dans ce contexte de variations environnementales. Les espèces qui s'y développent apparaissent donc comme de bons modèles pour étudier la réponse de la végétation à des changements globaux de l'environnement.

1.2 Différents mécanismes de réponse

Pour faire face à cette variabilité environnementale, les plantes doivent s'acclimater/s'adapter à ces changements. Souvent considérées comme synonymes, ces deux notions sont pourtant différentes, par les mécanismes mis en jeu mais aussi par les potentialités propres à chaque notion (Figure 10).

Acclimatation

Changement physiologique, biochimique et ou anatomique pour un individu dû à une exposition à un nouvel environnement.
Réponse par plasticité phénotypique

Base environnementale

Pour un individu (ou plusieurs en population)
Agit durant la génération en cours
Changements réversibles

La plasticité phénotypique permettant l'acclimatation peut être adaptative si elle a une base génétique c'est-à-dire si elle n'est pas partagée de la même façon par tous les génotypes (interaction génotype environnement).

Coûts

Maintien des mécanismes pour détecter les changements environnementaux et y répondre
Mise en place d'une réponse supplémentaire par rapport à une réponse qui serait innée (génétique)
Acquisition de l'information
Instabilité de développement: des erreurs arrivent parfois du fait de la variabilité
Coût génétique

Limites

Pertinence de l'estimation du changement environnemental
Temps de réponse
Possibilité de variations limités
Problème d'épiphenotype: les mécanismes mis en place pour s'acclimater sont moins efficaces que ceux mis en place lors du développement.

Adaptation

Traits ou ensembles de traits qui améliorent la valeur sélective
Résulte de la sélection naturelle

Base génétique

Evolution par sélection naturelle
Pour une espèce/population
Sur un pas de temps de plusieurs générations
Changements non réversibles

Coûts

Temps de réponse
Mal-adaptation

Limites

Génétique: persistance d'homozygotes délétères
Développemental: tout n'est pas possible
Historique: l'adaptation se bâtit sur le préexistant

Figure 10: Définition et distinction entre acclimatation et adaptation

En effet, l'acclimatation peut être définie comme un changement « rapide » d'un individu pour faire face à un nouvel environnement tandis que l'adaptation, plus lente, se passe au niveau générationnel, et consiste en l'apparition de nouveaux caractères qui améliorent la valeur sélective des individus dans un nouvel environnement. Ces deux notions ont donc des temps d'action ainsi que des mécanismes différents, l'acclimatation se caractérise par une réponse plastique (sans variation génétique) d'un individu à son

environnement tandis que l'adaptation met en jeu la variabilité génétique et la sélection naturelle.

L'adaptation est une conséquence de la sélection naturelle. Elle est la résultante d'un processus qui par la modification de caractères va conduire à une meilleure adéquation entre une espèce et son environnement. En effet, la variabilité génétique au sein d'une espèce lui permet d'être présente dans différents environnements, les génotypes les mieux adaptés aux conditions étant favorisés. En cas de changement des conditions environnementales, les génotypes seront remplacés par d'autres, mieux adaptés aux nouvelles conditions, à condition toutefois que de tels génotypes soient présents. Dans le cas contraire, l'espèce va disparaître. Cependant, une inquiétude demeure dans le contexte des changements globaux : la réponse génétique qui caractérise l'adaptation sera-t-elle suffisamment rapide ? En effet, l'adaptation et la sélection naturelle agissent sur des pas de temps de l'ordre de la génération, ce qui peut correspondre à plusieurs dizaines d'années pour les espèces pérennes. Ce décalage entre la réponse génétique et les changements d'environnements met donc en péril les populations et espèces actuelles face à la rapidité des changements en cours (Davis et Shaw 2001, et Price et al. 2003 pour une revue du sujet).

L'acclimatation peut permettre aux individus de faire face de manière rapide mais temporaire à ces changements. Par le biais de la plasticité phénotypique, c'est-à-dire la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes en fonction des conditions environnementales, un individu peut en effet supporter différents milieux. En réponse à un changement environnemental, l'individu pourra donc exprimer des variations de son phénotype (pour des adaptations morphologiques, physiologiques ou de développement) pour être le plus possible en adéquation avec l'environnement. Cette plasticité peut permettre de tamponner temporairement les variations de l'environnement d'un individu. Cependant, compte tenu des coûts et des limites associés à la plasticité phénotypique (deWitt et al. 1998), ce mécanisme n'est pas une réponse universelle mais peut laisser plus de temps aux espèces pour s'adapter. Adaptation et acclimatation sont donc bien deux mécanismes distincts et complémentaires permettant aux espèces de faire face à des modifications de leur environnement.

Afin de connaître les potentiels d'adaptation et d'acclimatation des espèces, il est donc important de connaître la variabilité génétique et la plasticité phénotypique potentielle de ces espèces. Outre des temps d'action différents, ces deux notions diffèrent surtout par le niveau où elles agissent. L'adaptation (et la sélection naturelle) agit sur la variabilité génétique au

niveau de l'espèce (entre génotypes) alors que l'acclimatation via la plasticité phénotypique agit au niveau de l'individu (intra génotype). Longtemps considérées comme mutuellement exclusives, ces deux sources de variabilité peuvent exister ensemble, et agir simultanément pour permettre aux individus de faire face à leur environnement. En effet, la plasticité phénotypique n'est pas dépourvue de tout déterminisme génétique. Elle peut varier d'un génotype à l'autre, ce qui se traduit par des réponses différentes à un même changement environnemental selon les génotypes. Cette interaction génotype x environnement (GEI) est connue sous le terme de composante génétique de la plasticité phénotypique, et peut être soumise à sélection même si les démonstrations empiriques restent rares (Via et Lande 1985, Scheiner et Lyman 1991, Nussey et al. 2005). L'importance et les conséquences de ces interactions sont encore peu connues, mais les GEI sont souvent considérées comme un mécanisme assurant la coexistence des génotypes et des espèces dans un environnement hétérogène, aucun individu ne pouvant exprimer le phénotype optimal dans tous les milieux.

Afin de prédire la réponse des espèces à des changements environnementaux, il est nécessaire de distinguer adaptation et acclimatation dans la réponse des espèces. Dans ce but, on peut utiliser la variabilité génétique et la plasticité phénotypique des espèces comme une estimation de leurs potentialités de réponse. En effet, la variabilité phénotypique que l'on mesure pour une espèce peut provenir de ces deux sources de variation, mais avec des conséquences écologiques et évolutives différentes.

2. Décrire la réponse d'une espèce

2.1 Valeur sélective des individus

La valeur sélective d'un individu (ou fitness) est le paramètre fondamental pour décrire l'adéquation entre un individu et son environnement. Un génotype est sélectionné lorsque sa fitness est meilleure que celle d'autres génotypes (fitness relative) et cette fitness peut varier en fonction de l'environnement considéré. La valeur sélective d'un génotype correspond à l'espérance du nombre de descendants viables et fertiles que produit chaque individu de ce génotype à la génération suivante. Si ce paramètre est facilement applicable pour des espèces (animales ou végétales) de laboratoire ou à durée de vie courte (annuelle), il est plus difficile de l'estimer pour des espèces à longue durée de vie. Pour ces raisons, la fitness est souvent estimée indirectement par différents descripteurs.

Un trio de descripteurs est représenté par le compromis entre la croissance (capacité à accumuler de la biomasse), la reproduction (capacité à se reproduire) et la survie (capacité à être présent la saison suivante après passage de la mauvaise saison) (Figure 11). En effet, une plante à durée de vie longue sera confrontée au choix entre investir une part de son énergie à :

- survivre l'année suivante, par le biais d'une mise en réserve par exemple
- produire la biomasse nécessaire à son développement (photosynthèse) et à son avenir (survie, compétition pour l'espace)
- se reproduire, sous forme asexuée ou sexuée, pour assurer sa descendance.

Ces trois options sont coûteuses en énergie et ne peuvent donc pas être effectuées simultanément de manière optimale, surtout en milieu contraignant. Les plantes doivent donc faire des choix, ou compromis, dans l'acquisition (sol, lumière, ...) et l'allocation des ressources entre ces trois composantes.

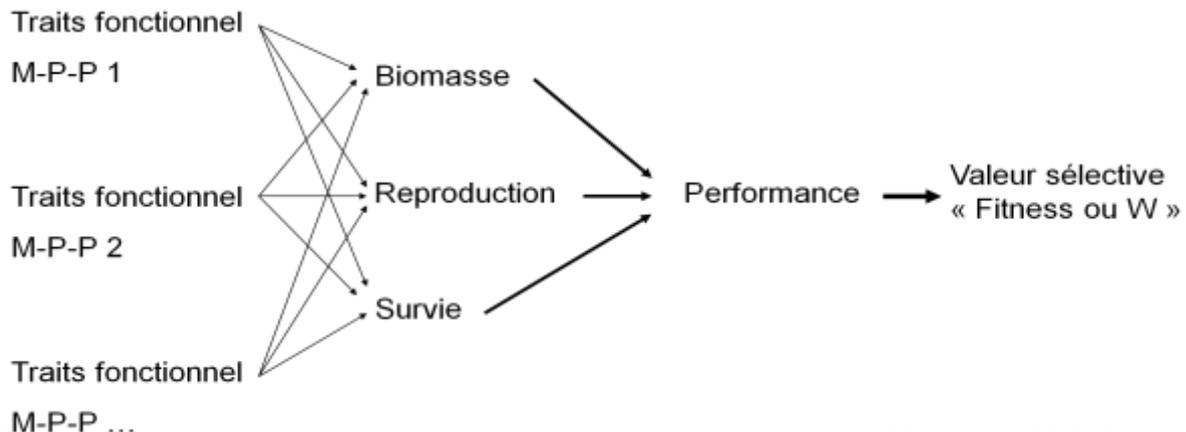


Figure 11: Concept de Arnold (1983) adapté au cadre de l'écologie végétale par Violle et al. 2007. Différents traits morpho-physio-phénologiques (M-P-P) modulent une ou plusieurs des composantes de la performance d'un individu (biomasse végétative, reproduction et survie), et déterminent, in fine, sa fitness. Par souci de simplification, les relations entre traits fonctionnels et les rétro actions entre la performance et les traits fonctionnels ne sont pas représentés mais existent (compromis ou trade offs).

2.2 Les traits fonctionnels

Pour affiner la compréhension de la performance d'une espèce en lien avec son environnement, il est judicieux d'utiliser les traits fonctionnels. On regroupe sous le terme de traits fonctionnels toutes les caractéristiques morphologiques, physiologiques, biogéochimiques et phénologiques qui ont une influence sur la valeur sélective des individus (Noble et Slatyer 1980). Ces traits peuvent avoir une influence sur un ou plusieurs des trois paramètres influençant la performance d'un individu (Figure 11). Des études corrélatives ainsi qu'empiriques ont permis de mettre en évidence le lien entre des traits fonctionnels et des fonctions intrinsèques de la plante (Westoby 1998, Weiher et al. 1999, Figure 12). Toutefois, une distinction est faite entre les traits dits « hard », difficiles et coûteux à mesurer mais avec

un lien direct avec une fonction de la plante, et des traits dits « soft », faciles et/ou peu coûteux à mesurer mais dont le lien est seulement corrélatif avec des traits durs (Hodgson et al. 1999, Reich et al. 1999).

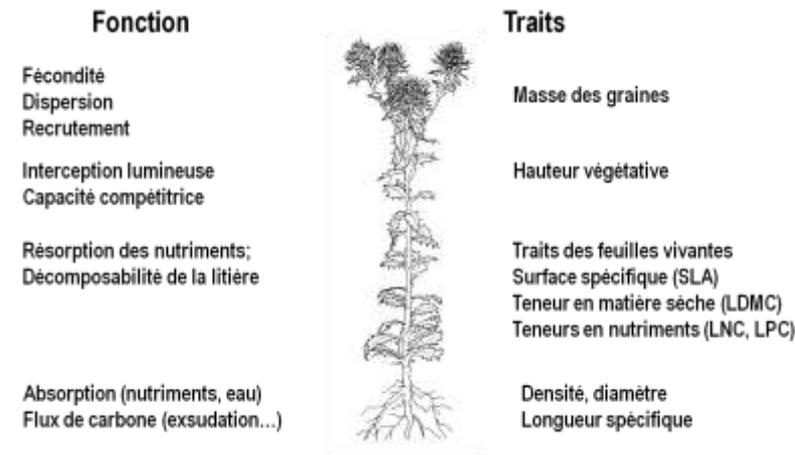


Figure 12: Exemples de différentes fonctions de la plante, et de quelques traits qui peuvent être associés à ces fonctions.

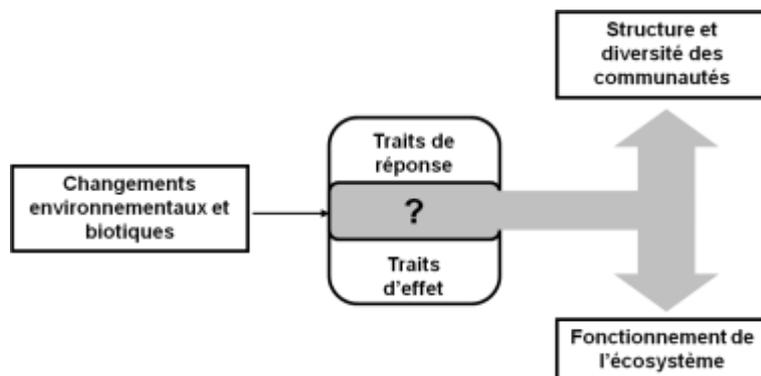


Figure 13: Schéma conceptuel reliant les changements environnementaux à la structure des communautés et au fonctionnement des écosystèmes (d'après Lavorel et Garnier 2002).

La capacité des traits à faire le lien entre une plante et son environnement explique leur utilisation du niveau individuel jusqu'au niveau de l'écosystème avec parfois quelques abus de langage (Violle et al. 2007). A l'échelle de l'individu, on peut distinguer des traits de réponse qui traduisent la réponse à l'environnement, et des traits d'effets qui sont des caractéristiques agissant en retour sur les processus de l'écosystème (Lavorel et Garnier 2002 Figure 13). On peut ainsi définir des groupes fonctionnels basés sur la similitude des espèces en fonction de leur réponse et/ou effet vis-à-vis d'un facteur de l'environnement, c'est à dire sur la base de stratégies adaptatives, bien que d'autres méthodes soient possibles pour déterminer ces groupes (Lavorel et al. 1997). Ces groupes fonctionnels répondent au besoin de la communauté écologique d'édicter de grandes « lois » (Lawton 1999), ce qui nécessite de pouvoir regrouper les espèces dans de grandes boîtes indépendamment de leur relation phylogénétique, en se basant sur leur similitude pour leur rôle dans l'écosystème (Walker

1992), leur utilisation des ressources (Chapin 1980, Chapin et al. 1990, Diaz et al. 2004) et enfin par le fait qu'elles partagent les mêmes attributs biologiques (Lavorel et Garnier 2002).

2.3 Des stratégies différentes

En fonction des facteurs considérés, différentes stratégies ont été proposées. Dans leur définition, les stratégies ont pour brique élémentaire des traits regroupés en tactiques qui définissent la réponse d'un individu face à un problème (Southwood 1988, Jokela et Haukioja 2000, Figure 14).

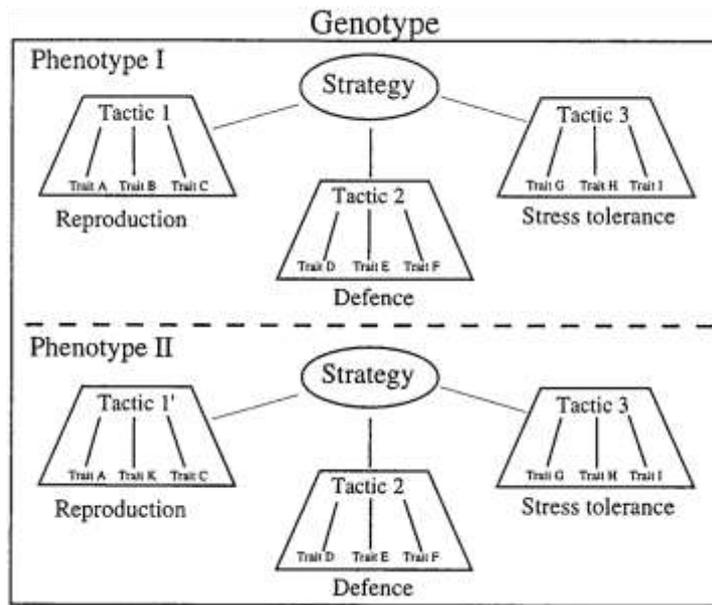


Figure 14: Les histoires de vie envisagées comme une hiérarchie de traits (A, B, C), des tactiques (1, 2, 3) et des stratégies (phénotype I et II). Des traits co-évoluant en réponse à des problèmes écologiques (e.g. reproduction, défense, tolérance au stress) forment des tactiques. Une stratégie est la combinaison de plusieurs tactiques que le phénotype exprime. Un génotype est capable de produire plusieurs phénotypes, sur lesquels la sélection va opérer. Sur cette Figure, les phénotypes I et II diffèrent par leur tactique de reproduction. Si des différences phénotypiques mènent à une différence héritable de valeur sélective, une stratégie d'histoire de vie est alors modifiée. Traduit de Jokela et Haukioja, 2000.

Une des classifications les plus utilisées, aussi bien pour les espèces animales que végétales (MacArthur et Levins 1967, Figure 15) fait la distinction entre des espèces investissant dans la reproduction, avec des taux de survie faibles compensés par une forte régénération (Stratégie r), et des espèces investissant dans la biomasse, avec des taux de reproduction plus faibles mais des survies plus importantes (Stratégie K). Cette stratégie peut aussi définir l'aptitude compétitrice ou colonisatrice d'une espèce, ce compromis entre capacité à la colonisation et à la compétition ayant été formulé par la suite par d'autres auteurs (Tilman 1985) Cette distinction entre stratégie r et K apparaît corrélée avec la durée de vie des individus, souvent plus importante pour les espèces à stratégie K.

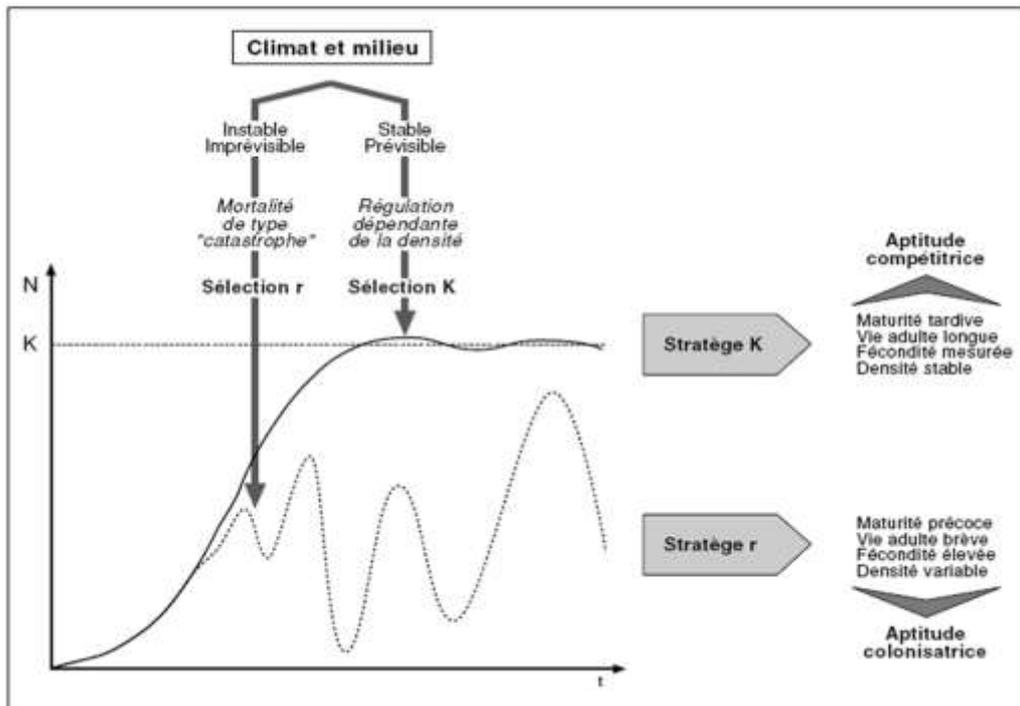


Figure 15: Identification de deux types de stratégies démographiques identifiées par Mac Arthur, avec un certain nombre de traits associés.

La durée de vie peut aussi être mise en parallèle avec d'autres stratégies. Les espèces à durée de vie courte ont souvent une stratégie d'exploitation maximale des ressources sur un pas de temps assez court, alors que les espèces à durée de vie plus longue, souvent présentes dans les milieux plus contraignants, sont plutôt caractérisées par une conservation des ressources. Différentes caractéristiques sont mises en jeu pour assurer la rétention ou l'acquisition maximale des ressources. Cette stratégie liée à l'utilisation/acquisition des ressources distingue les espèces conservatrices et les espèces exploitatrices et a été généralisée à différentes échelles régionales et mondiales (Bormann et Likens 1979, Reich et al. 2003, Diaz et al. 2004, Wright et al. 2004).

Ces différentes stratégies sont à relier avec les capacités intrinsèques de chaque espèce mais aussi avec les milieux que ces espèces vont occuper. Une des classifications les plus importantes en écologie (du point de vue de la fréquence de citation) est très certainement le Triangle de Grime (1977). Cette classification en trois pôles est basée sur la capacité des espèces à supporter des milieux où la compétition pour les différentes ressources est importante, supporter des conditions environnementales stressantes ou bien encore supporter des perturbations plus ou moins fréquentes. Respectivement, on peut ainsi distinguer trois grands groupes (Figure 16):

- Les espèces compétitrices (C) à forte stature, à croissance rapide et aux capacités d'acquisition des ressources élevées. Cette stratégie domine dans les milieux productifs.

- Les espèces tolérantes au stress (S), de faible stature avec une croissance lente et une reproduction assez faible, capables de supporter des conditions difficiles. Cette stratégie domine dans les milieux physiquement contraints (stress).

- Les espèces rudérales (R) de faible stature mais à croissance rapide et avec une forte allocation pour la reproduction, dominant les milieux perturbés.

Le triangle de Grime est soumis à controverse et nombreux sont les auteurs à avoir confirmé ou infirmé la validité de ce modèle, ou tenter de réconcilier sa vision avec le modèle de Tilman (Grace 1991, Craine 2005). Toutefois, la plupart des stratégies reposent sur une mise en évidence parfois complexe nécessitant mesure et expérimentation.

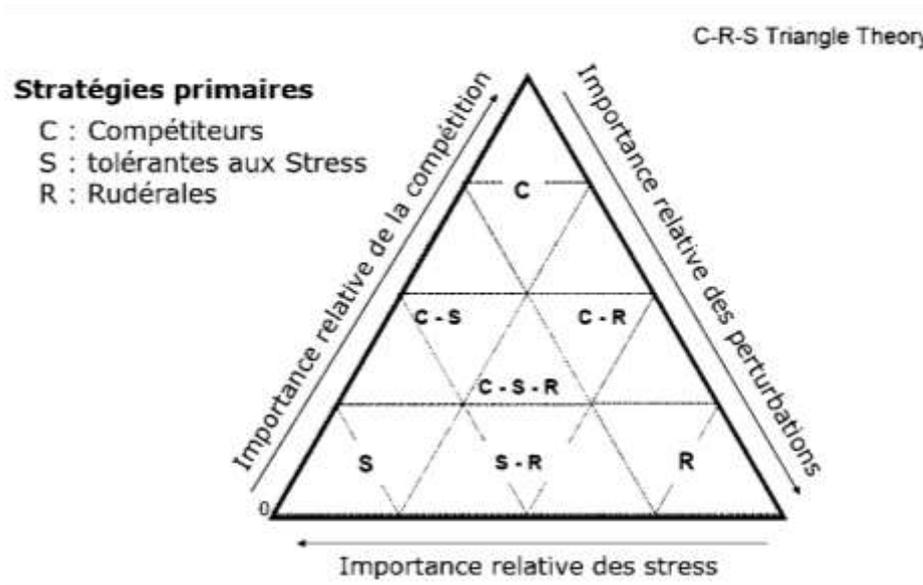


Figure 16: Illustration des différentes stratégies primaires (Grime 1977)

Une nouvelle génération d'études s'est efforcée d'identifier des stratégies que l'on peut qualifier d'universelles de par leur volonté de simplifier le nombre de traits nécessaires à les déterminer mais aussi par leur volonté d'identifier des stratégies à large échelle (Reich et al. 1997, 2003, Westoby 1998, Westoby et al. 2002, Diaz et al. 2004, Wright et al. 2004). Cependant, on peut critiquer ces classifications dans leur approche globale qui a tendance d'une part à « lisser » toutes les variations locales, et d'autre part à s'affranchir de plus en plus de la notion d'espèces. Si cette approche centrée sur les traits peut être utile pour mieux comprendre les mécanismes à l'œuvre dans les communautés végétales (Suding et al. 2003, Gross et al. 2009a), réduire une espèce à une moyenne de traits peut apparaître comme trop

réductionniste de l'information apportée par les traits, mais aussi par les capacités de réponse d'une espèce face à son environnement.

3. Les traits fonctionnels, lien entre écologie et évolution

3.1 Lien avec l'évolution.

De manière étonnante, mis à part la notion de stratégie, les approches écologiques présentées précédemment n'incorporent que peu de considérations évolutives sur la réponse des espèces à leur environnement. Pourtant, les traits fonctionnels apparaissent comme un outil pertinent pour étudier les relations entre un individu et son environnement, notion qui se rapporte directement à celle de valeur sélective. Les sources de variation pour les individus sont la variabilité génétique et la plasticité phénotypique. Actuellement, il est difficile d'estimer la variabilité génétique d'un point de vue adaptatif, le plus souvent on mesure une variabilité neutre. Cette variabilité utile pour la génétique des populations (flux de gènes par exemple) n'est pas nécessairement corrélée avec la variabilité héritable des traits adaptatifs et est donc limitée pour estimer le potentiel évolutif des espèces en réponse à des changements environnementaux (McKay et Latta 2002, Bekessy et al. 2003).

A contrario, l'étude quantitative de la variabilité génétique de traits fonctionnels plus ou moins directement liés à la fitness de l'individu peut permettre d'estimer le potentiel adaptatif des espèces (Gonzalo-Turpin et Hazard 2009). En effet, des différences entre génotypes pour des traits fonctionnels liés à leur fitness peuvent directement être discutées dans un contexte évolutif et écologique. Mais, dans le même temps, les traits fonctionnels, de par leur variabilité intrinsèque en réponse à des changements environnementaux, permettent d'estimer la plasticité phénotypique (Figure 17). La plasticité phénotypique au niveau de l'individu peut permettre de tamponner les variations environnementales par des adaptations réversibles du phénotype de l'individu en fonction des conditions environnementales. Mais cette variation du phénotype en réponse à l'environnement peut varier en fonction des génotypes (composantes génétique de la plasticité phénotypique) et ainsi assurer la préservation des génotypes dans le cas d'un changement rapide d'environnement, en évitant l'élimination par sélection naturelle.

Les sources de la variabilité phénotypique

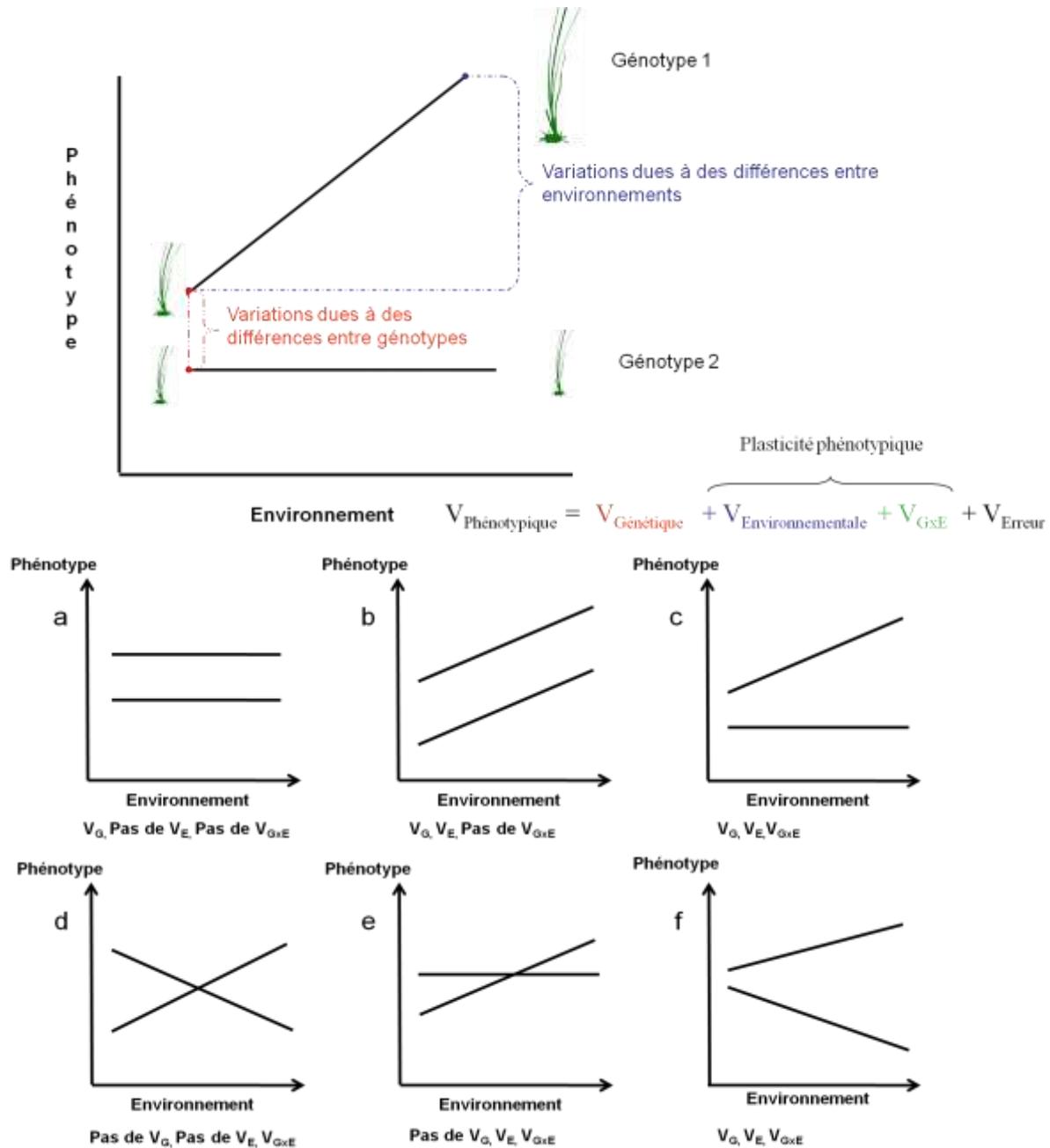


Figure 17: Les variations de phénotype que l'on peut observer résultent de différentes sources. La variabilité génétique (V_G): des génotypes différents n'ont pas le même patrimoine génétique, et ont donc des capacités différentes. La variabilité environnementale (V_E): selon les conditions du milieu, le phénotype peut être différent. La réponse à cette variabilité environnementale peut être différente en fonction des génotypes, certains réagissant plus ou moins différemment des autres (Figure c, d, e, f). C'est ce que l'on appelle l'interaction génotype x environnement ($V_{G \times E}$) qui, avec la variabilité environnementale, fait partie de la plasticité phénotypique au sens large. La plasticité phénotypique au sens strict concerne la capacité d'un génotype à exprimer différents phénotypes selon l'environnement où ils se trouvent. Une part de variabilité restante est due à des erreurs de mesure. a ; b ; c ; d ; e ; f sont différents patrons de variabilité. Seul les patrons d et e impliquent un changement de la hiérarchie des individus (Garnier et al. 2001, Pigliucci 2001).

3.2 Les traits comme outil de l'écologie évolutive

Puisque les traits fonctionnels sont un pont intéressant entre écologie et évolution, il est pertinent de regarder leur utilisation en écologie évolutive. Une définition très personnelle de cette discipline pourrait être la suivante : « comment expliquer la coexistence durable des espèces (diversité génétique/biodiversité) en interaction entre elles et avec leur environnement ».

Une problématique intéressante dans cette discipline est l'importance de la plasticité phénotypique et de la variabilité génétique en fonction des paramètres environnementaux. De manière intuitive, on attend en effet que les individus composant une population présente dans les conditions environnementales correspondant à l'optimal d'une espèce peuvent exprimer une grande variabilité phénotypique (par plasticité et/ou par variabilité génétique). En conséquence, la plasticité phénotypique est supposée plus importante pour les espèces de milieux riches et dans leurs milieux optimaux ; le même raisonnement est valable pour la variabilité génétique. A l'opposé, dans les milieux « extrêmes », où l'on s'éloigne de l'optimum des espèces, on attend davantage d'adaptation locale, avec des génotypes très spécialisés donc peu de variabilité génétique (Figure 18). La plasticité phénotypique pourrait être intéressante dans ces milieux grâce à son rôle de tampon des variations environnementales. Mais les coûts associés à la plasticité phénotypique sont multiples, et on peut penser que les contraintes environnementales sont suffisamment importantes pour que ces coûts soient trop importants au regard des avantages qu'ils peuvent fournir.

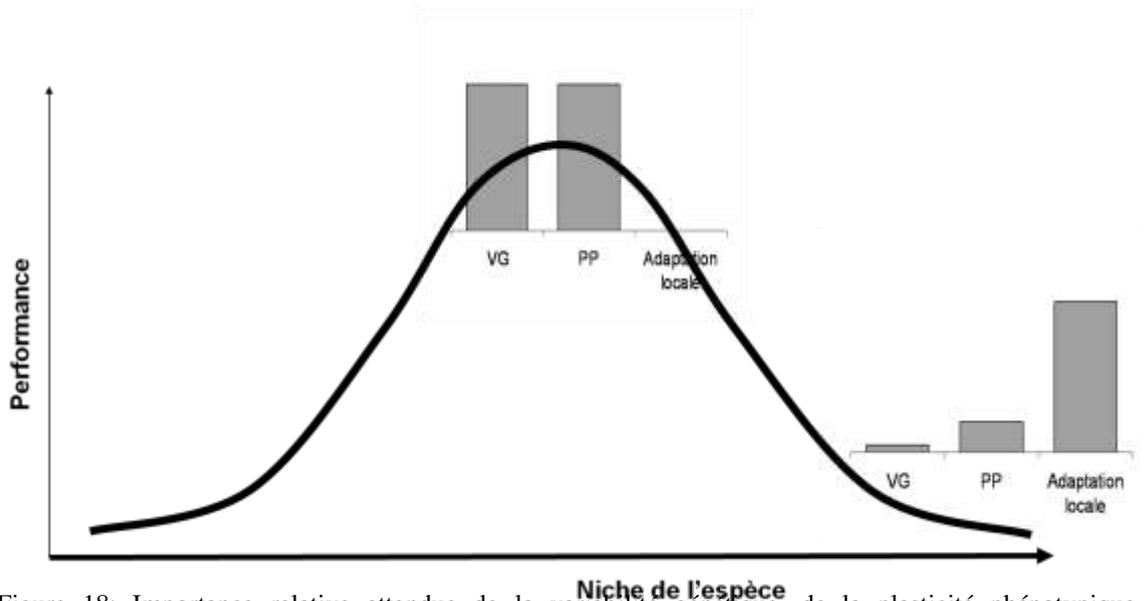


Figure 18: Importance relative attendue de la variabilité génétique, de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale, dans la performance et la variabilité des traits fonctionnels en fonction de la position par rapport à l'optimum d'une espèce.

De ce fait, on prédit en général une plus grande diversité spécifique dans les milieux de productivité intermédiaire, et on peut s'attendre à ce que les conditions dans ces milieux favorisent de même une grande diversité génétique et une plus grande plasticité phénotypique au sein des espèces (Crick et Grime 1987). Dans les milieux contraints comme ceux que l'on trouve en haute altitude, on peut donc s'attendre à une contrainte en retour sur le phénotype menant à peu de diversité génétique (car sélection importante), peu de plasticité phénotypique (Bradshaw 1965) et des corrélations plus nombreuses et plus souvent négatives indiquant un niveau de contraintes et de compromis plus élevé (Schlichting 1986).

Toutefois, il faut aussi tenir compte de la fréquence/importance de la variabilité des conditions environnementales. Un environnement variable pouvant favoriser différents génotypes en fonction de ces fluctuations, cette interaction génotype x environnement peut empêcher l'adaptation locale et la prédominance de quelques génotypes spécialisés pour ces conditions particulières, même difficiles (Sultan et Spencer 2002). Cette vision généraliste/spécialiste des génotypes (vision évolutive) rejoint la vision écologique. En effet, les espèces spécialistes occupant une gamme de conditions environnementales restreintes sont supposées moins plastiques que des espèces occupant une large gamme d'environnements. La plasticité phénotypique et la variabilité génétique seraient plus importantes chez les espèces généralistes, leur permettant d'occuper une niche plus importante (Figure 19).

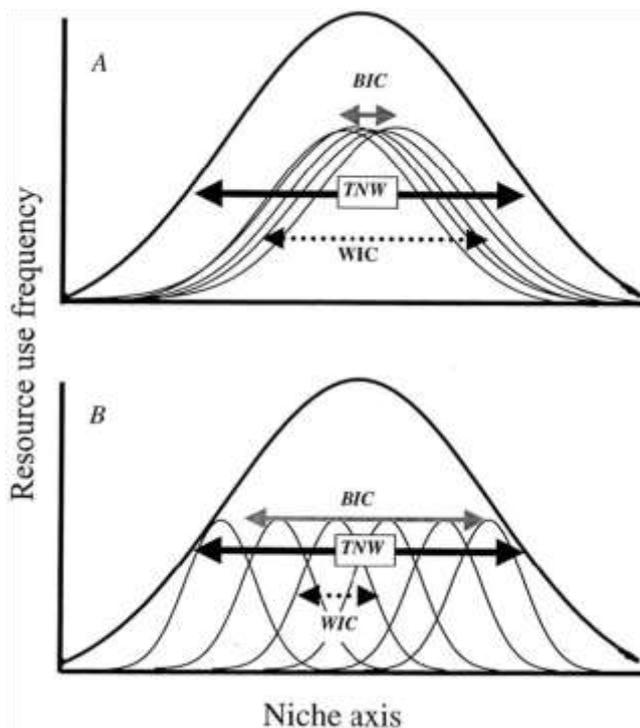


Figure 19: Représentation schématique de la manière dont une population peut se structurer en fonction de la spécialisation ou la généralisation des individus la composant. A: dans une population d'individus généralistes, il y a peu de différences entre les différents génotypes (Between Individuals Change ou BIC faible) mais une variation importante au sein d'un génotype (plasticité phénotypique élevé ou Within Individuals Change ou WIC). B: dans une population d'individus spécialistes, les génotypes occupent une portion de la niche plus restreinte (moins de plasticité phénotypique ou WIC faible) mais les différences entre génotypes sont plus marquées (variabilité génétique ou BIC élevé). TNW : Total niche width. Issu de Bolnick et al. 2003.

IV. Problématique et organisation du document

Les différents concepts présentés dans les parties précédentes mettent en évidence l'existence de points communs entre évolution et écologie, aussi bien dans les questions posées que dans les réponses attendues. Toutefois, les approches expérimentales combinant évolution et écologie restent rares. Dans une certaine mesure, ce travail de thèse se propose d'amener une petite brique élémentaire de connaissance dans la vaste question actuelle « Quelles sont les conséquences des changements globaux de l'environnement ? ». Nous avons choisi d'utiliser les traits fonctionnels en complément d'autres mesures comme la biomasse ou la survie pour caractériser la réponse à différents changements environnementaux. En fonction du mécanisme de réponse (variabilité génétique ou plasticité phénotypique), les conséquences pour les espèces végétales et les communautés ne seront pas les mêmes (Figure 20). Il a donc été décidé de se concentrer sur les variations de traits fonctionnels (décomposition de leurs variances entre effets génétiques et environnementaux), en relation avec différents facteurs environnementaux.

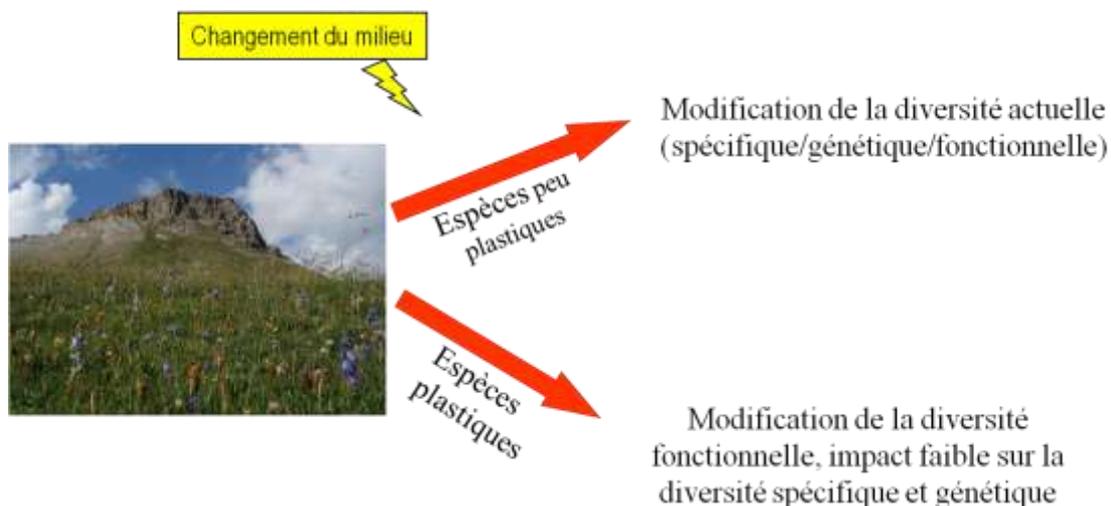


Figure 20: Conséquence pour la diversité d'une communauté végétale selon la capacité des espèces la composant à répondre par plasticité phénotypique à un changement des conditions environnementale du milieu.

Nous nous sommes proposés d'étudier plus finement les mécanismes de réponse des espèces végétales, cela nous obligeant à faire des choix précis quant à notre approche, au matériel utilisé, ainsi qu'aux questions que nous allons poser. Cette démarche séquentielle sert de fil conducteur à ce manuscrit.

Nous avons choisi d'aborder les mécanismes de réponse des espèces herbacées des pelouses de montagnes pour plusieurs raisons dont la pertinence sera développée dans une présentation des matériels végétaux et des changements environnementaux. Les points clés suivants seront présentés:

- Le choix des prairies de montagne comme modèle d'étude car elles sont fortement représentatives du paysage alpin au sens large et lieu de biodiversité importante. De plus, ce sont des écosystèmes considérés comme particulièrement sensibles aux changements globaux.

- Le choix de nous concentrer en particulier sur cinq espèces pour leur abondance dans les prairies (graminoïdes ou plus vulgairement herbes), leur différence de stratégie et de niche, et les connaissances relatives à ces espèces disponibles dans le laboratoire.

Différentes modifications des paramètres du milieu ont été appliquées de manière expérimentale sur le terrain comme en conditions contrôlées. Les traits fonctionnels ont été mesurés afin de mieux comprendre la réponse « fonctionnelle » des espèces à des changements de leur environnement et différents concepts de génétique quantitative ont été utilisés afin d'étudier plus précisément les mécanismes de réponse. Rejoignant la hiérarchie des facteurs abiotiques et l'idée des filtres, trois grands types de changements sont considérés :

- Un facteur complexe : l'altitude
- Différents facteurs de ressource : eau, lumière, nutriments
- Les facteurs biotiques

Ces trois grands types de facteurs correspondront aux trois grands chapitres de résultats de ce manuscrit. Les approches étant communes, les grands principes et concepts seront présentés dans un chapitre général « matériels et méthodes » présentant succinctement les espèces et les expériences, ainsi que les concepts communs à toutes les expériences. De même, ces trois chapitres seront suivis d'une discussion de synthèse récapitulant les réponses apportées par les différentes expériences. On peut les résumer en trois points :

- Quelles sont les capacités des espèces à répondre à des changements environnementaux ? Cette problématique passe par l'estimation de la variabilité génétique et de la plasticité phénotypique pour les traits fonctionnels importants dans la réponse des espèces à ces différents changements environnementaux.

- Existe-t-il des limites à la capacité des espèces à s'adapter (manque de variabilité génétique, corrélation génétique...) ou à s'acclimater (pas de plasticité phénotypique), et ces limites sont-elles dépendantes des conditions environnementales et des espèces considérées ?

- Peut-on mettre en relation les variations des traits fonctionnels et les différentes stratégies écologiques ou évolutives ?

V. Sites, Espèces et Méthodes

1. Présentation des milieux étudiés: les prairies de montagne

Les prairies, ou pelouses², sont des formations végétales herbacées dominées par des espèces de graminées. En fonction des activités humaines et des paramètres environnementaux, on peut les rencontrer dans les Alpes françaises d'une altitude de 200 m à plus de 3000 mètres.

Pour les différents besoins de nos expérimentations, nous avons choisi trois sites qui ont servi à la fois de zones d'expérimentation et de prélèvement. Ces trois sites ont des caractéristiques environnementales différentes afin de pouvoir étudier une large gamme de conditions (altitude, précipitations, température). En outre, afin de limiter le nombre de facteurs confondants et de pouvoir garder une cohérence dans nos résultats, ces sites présentent également un certain nombre de caractéristiques communes.

1.1 Les conditions environnementales

Saint Pierre d'Allevard est localisé dans la vallée du Grésivaudan à 35 kilomètres au Nord-Est de Grenoble. Situé sur cette commune à environ à 640m d'altitude (Lieu dit *Le Planchamp*, Longitude : 06°01'25''E, Latitude : 45°22'15''N, dénommé "Allevard" dans la suite du manuscrit), notre site d'étude est caractérisé par des conditions climatiques correspondant à celles des Alpes externes. Situé à la base du massif cristallin de Belledonne, notre site repose toutefois sur un substrat calcaire provenant d'anciennes moraines glaciaires, ce qui explique la présence d'une végétation typique de milieux calcaires (présence de plusieurs espèces d'orchidées en particulier) et de nombreuses espèces communes avec le site du Lautaret. Les précipitations sont d'environ 1500 mm par an régulièrement réparties au cours de l'année (pic en juin) et les températures moyennes mensuelles s'échelonnent d'un maximum de 24°C l'été à un minimum de -4°C l'hiver.

² Prairie : 1) agric. : Terrain où poussent diverses herbes (parmi lesquelles dominant les graminées et les légumineuses) de façon spontanée ou organisée par l'Homme, mangées sur place par le bétail ou fauchées pour sa nourriture. 2) Formation végétale herbeuse dense, dominé par les graminées, qui recouvre les terres dont le relief est peu marqué.

Pelouse : Biogéographie : Formation végétale herbacée, basse et fermée, essentiellement constituée de graminées associées à quelques légumineuses et à quelques plantes à rhizomes, que l'on rencontre en particulier dans les zones de pâturages en montagne.

Dans ce travail, les écosystèmes étudiés peuvent correspondre aux deux définitions, le terme prairie sera privilégié du fait de la présence active de l'Homme dans nos milieux.

Villar d'Arène est situé dans le département des Hautes Alpes (05), le long de la N91 reliant Grenoble et Briançon, quelques kilomètres à l'ouest du col du Lautaret (2058m). Un site expérimental a été choisi à une altitude de 2000m (lieu dit de *La Font des Vives*, Longitude : 06°22'51''E, Latitude : 45°02'02''N, dénommé "Lautaret" dans la suite du manuscrit).

Entre le col du Lautaret et le col du Galibier (2642m), un troisième site, situé à une altitude de 2400m (Longitude : 06°24'11''E, Latitude : 45°03'09''N, dénommé "Galibier" dans la suite du manuscrit), a été choisi. Ces deux derniers sites sont relativement proches (5km), et présentent le même substrat calcaire schisteux, bien que l'origine soit légèrement différente (Jurassique moyen pour le site Lautaret et Crétacé supérieur pour le site Galibier). Plus que le substrat, ce sont donc les conditions climatiques liées à l'altitude qui diffèrent entre ces deux sites. Ces deux sites sont situés dans les Alpes Internes, ou de transition (Lautaret), dont le climat se différencie des Alpes externes (Allevard) par des phénomènes de sécheresse plus marqués, et des températures moyennes plus élevées à altitude égale par rapport aux Alpes externes (Ozenda 1985). Les précipitations au Col du Lautaret sont d'environ 960 mm par an avec un creux estival marqué, et les températures moyennes mensuelles s'échelonnent d'un maximum de 20°C l'été à un minimum de -10°C l'hiver. Par ailleurs, une élévation d'altitude s'accompagne d'une diminution des températures (en moyenne 0.6° par 100m d'altitude) et une augmentation de l'humidité liée aux précipitations permettant d'extrapoler les conditions au Galibier.

Nos trois sites sont donc situés sur un gradient altitudinal et sont aussi soumis à des influences climatiques légèrement différentes (Alpes internes/ externes, Figure 21). Pour ces raisons, ils ne sont pas comparables du point de vue des conditions climatiques. De ce fait, le gradient altitudinal que représentent ces trois sites ne sera pas interprété comme un continuum du point de vue écologique. Toutefois, cet aspect ne constitue pas un handicap pour notre étude. En effet, l'utilisation d'un gradient altitudinal a pour but de nous permettre de cultiver des plantes dans des conditions environnementales variées, et de comparer du matériel biologique provenant d'environnements contrastés (Allevard, Lautaret ou Galibier) qui auraient pu conduire à des adaptations particulières chez les plantes. De plus, les principales différences entre les sites reposent sur des paramètres climatiques tels que les précipitations et la température, deux des composantes importantes du réchauffement climatique.

Cependant, nos sites d'étude partagent un certain nombre de caractéristiques qui influent fortement sur la flore qui les occupent (Figure 22). Le substrat est calcaire pour

l'ensemble des sites, avec une exposition Sud ou Sud-Ouest (adret). De plus, les pratiques agricoles y sont similaires, ce qui permet de retrouver des espèces communes entre les différents sites.

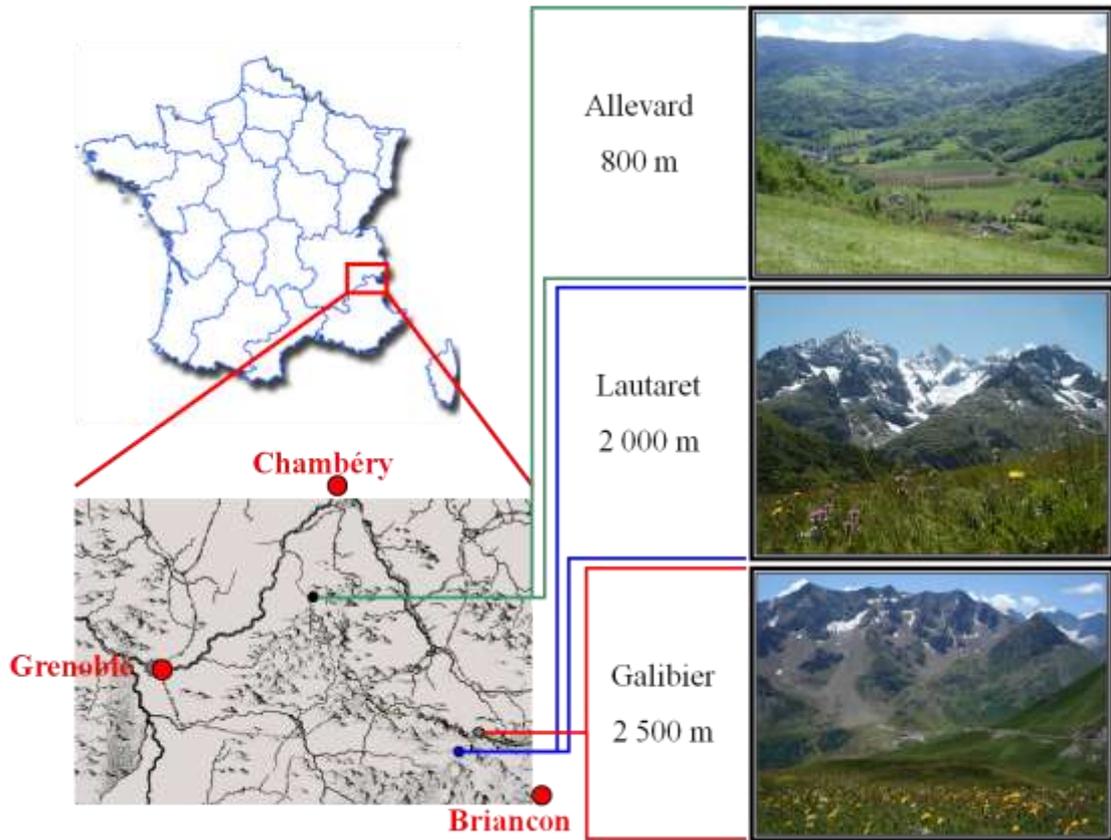
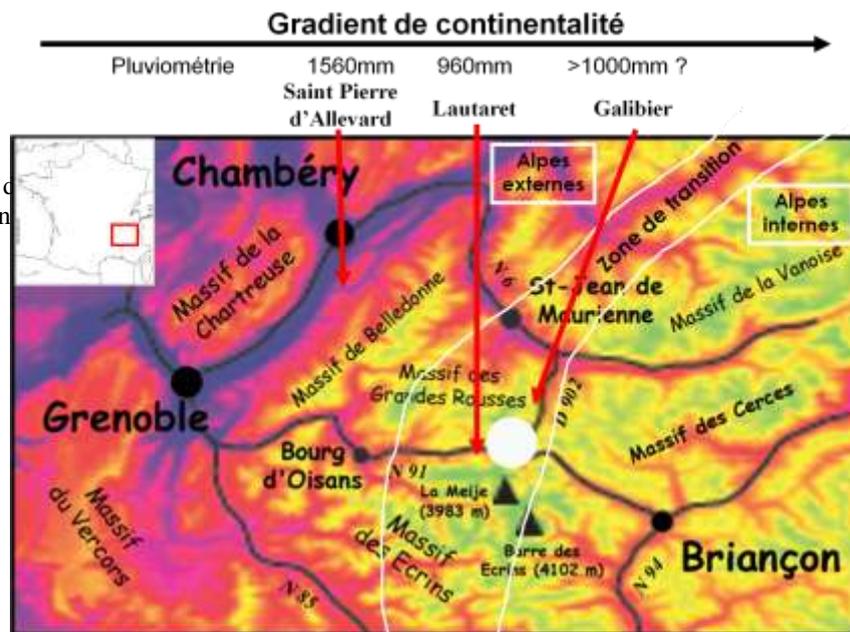


Figure 21: Carte de



de continentalité

| Caractéristiques édaphique des sites d'études | Allevard | Lautaret | Galibier | |
|--|-------------------|-----------------|-----------------|-------------|
| Profondeur du sol (cm) | 60-80 | 100-120 | 60-80 | |
| Carbone organique g/kg | 41,1 (0,75) | 46,4 (0,92) | 43,6 (1,16) | |
| Azote total g/kg | 4,4 (0,1) | 4,3 (0,12) | 4,7 (0,15) | |
| C/N | 9,3 (0,05) | 10,8 (0,1) | 9,7 (0,25) | |
| Matière organique g/kg | 71,1 (1,3) | 80,15 (1,59) | 75,3 (2,03) | |
| Granulométrie* | | | | |
| Eléments fins | Argile (<2µm) | 26,8% (7,2) | 26,5% (3,4) | 34% (5,2) |
| | Limon (2-50µm) | 54,9% (2,3) | 50,4% (13,3) | 46,6% (2,6) |
| | Sable (50-2000µm) | 18,3% (8,7) | 23,1% (14,9) | 19,4% (6,9) |
| Eléments grossiers (>2mm) | 31,5% (5,8) | 19% (0,06) | 27,9% (8,5) | |

Figure 22 : Variables édaphiques mesurées sur les sols des sites expérimentaux. Moyenne réalisée à partir des échantillonnages dans chaque site (erreur standard entre parenthèses). * sur la couche 0-30cm (fraction <2mm).

1.2 Les espèces végétales :

Avant de présenter plus en détail les espèces étudiées (Encadré 1), il est nécessaire de préciser les particularités des sites du point de vue de leur composition spécifique, car ce point est à l'origine du choix des sites d'étude.

Dans les Alpes, comme dans la plupart des écosystèmes de montagne, on peut observer une répartition des espèces végétales en fonction du gradient altitudinal. Les conditions environnementales propres à chaque altitude vont permettre à certaines espèces de dominer. Les différents stades végétaux (série de végétation) peuvent s'enchaîner au cours du temps pour finir par aboutir à un stade considéré comme stable ou climacique. Il est intéressant de noter qu'à basse altitude, les conditions sont favorables pour les espèces feuillues, et qu'au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude, les conifères deviennent dominants. A partir d'une altitude appelée "zone de combat", aux environs de 2300m, on observe la disparition des espèces ligneuses pour rentrer dans le domaine des pelouses alpines, puis dans le royaume du minéral, où seuls les mousses et lichens peuvent encore se développer. Les limites de ces différents étages de végétation (Figure 9) peuvent légèrement fluctuer en fonction de l'exposition (ubac/adret) ou bien encore en fonction de la latitude.

Cependant, cette représentation des étages de végétation ne présente que la végétation potentielle (climax) et ne tient pas compte des activités humaines. Or, le facteur anthropique est primordial pour étudier la végétation alpine, les prairies pouvant avoir une origine naturelle (pelouse alpine) comme une origine humaine via les pratiques agricoles. Dans le cas présent, les sites expérimentaux correspondent tous à des milieux herbacés dominés par des espèces de graminées. Les usages agricoles y sont similaires ; les prairies, anciennement

fauchées³, sont aujourd'hui fauchées et/ou pâturées de manière extensive. Les pratiques agricoles anciennes ont eu un impact particulièrement visible sur le site du Lautaret où la présence en grande abondance de deux espèces (*D. glomerata* et *B. erectus*) peut être mise en relation avec le système de culture en terrasse. Bien que la conquête du blé empêcha les seigles de régner à plus basse altitude, l'Homme, par le choix de ses cultures et des pratiques associées, a favorisé à Villar d'Arène certaines espèces de graminées (seigle, blé d'hiver) mieux adaptées à ces conditions rigoureuses (Quetier 2006, Girel et Aubert en préparation). En outre, les espèces des étages collinéen et montagnard associées à ces pratiques ont également été favorisées au détriment des espèces subalpines. L'influence humaine s'observe à l'échelle du paysage puisque les Alpes devraient être recouvertes de forêt jusqu'à une altitude de 2300m environ. La présence en quantité de ces prairies trahit donc l'action ancienne ou actuelle de l'Homme pour la création et le maintien de ces milieux. Il est donc important de garder à l'esprit que les pratiques agricoles doivent être connues et considérées comme changement global de l'environnement, tant leur importance est manifeste. D'autres exemples illustrent l'impact de l'agriculture sur la physionomie du paysage. Ainsi, les cultures en terrasse sont présentes dans de nombreuses régions du monde (Figure 23), de même que les zones de prairies là où on devrait observer naturellement des forêts (Figure 24).



Figure 23 : Terrasses aménagées par l'Homme afin de permettre la culture dans des environnements pentus.

³ Cette information n'est pas accessible pour le site du Galibier, même si des zones de fauche à proximité ont été identifiées



Highlands, Ecosse



Lautaret, France

Figure 24: Deux milieux normalement dominés par la forêt (Climax) mais actuellement à l'état de stade herbacée/lande du fait de l'activité humaine passée (déforestation, récolte de la tourbe ou des foins). Du fait des conditions climatiques rigoureuses et des perturbations animales ou anthropiques actuelles, la recolonisation ligneuse se fait très lentement.

Sur le site d'Allevard, les espèces de graminées dominantes sont *Dactylis glomerata* et surtout *Bromus erectus*. Ces deux espèces sont également présentes en plus faible proportion sur le site expérimental du Lautaret mais sont absentes sur le site du Galibier. Le site du Lautaret est dominé par *Festuca paniculata*, espèce faiblement présente sur le site du Galibier mais absente à Allevard. Enfin, le site du Galibier est occupé en grande partie par deux autres espèces, *Carex sempervirens* et *Sesleria caerulea*, que l'on trouve au Lautaret dans les zones un peu plus exposées aux rigueurs climatiques (vent, froid, gel...).

Ces cinq espèces (Encadré 1 et Figure 25) ont été choisies comme matériel biologique dans notre expérimentation. On note que ces cinq espèces sont présentes sur des distances très faibles, de l'ordre de la centaine de mètres, sur le site du Lautaret.

Encadré 1 : Description des espèces

Les espèces étudiées sont des graminoides, avec quatre espèces de poacées et une cypéracée. Ce sont toutes des espèces pérennes capables de se reproduire par voie sexuée et par voie asexuée grâce à la multiplication végétative. Ces espèces sont cespiteuses, c'est à dire qu'elles peuvent former des « touffes » composées de talles (tillers en anglais), ou ramets, issus du même génotype. Cette caractéristique a été utilisée dans nos expériences.

Bromus erectus L. Le brome érigé (Be) est une espèce pérenne à métabolisme de type C3 et à vitesse de croissance moyenne comparativement aux autres espèces. Selon la classification de Grime, elle est considérée comme une espèce intermédiaire (CSR ou SC) légèrement conservatrice (Gross 2007). Ces caractéristiques sont celle d'une espèce relativement peu compétitive, présente dans des milieux moyennement riche, et pouvant subir des épisodes de sécheresse et de perturbations.

Dactylis glomerata L. Le dactyle aggloméré (Dg) est une espèce pérenne à métabolisme de type C3 et à vitesse de croissance élevée. Selon la classification de Grime, c'est une espèce compétitrice, de stature importante et avec une stratégie d'utilisation des ressources. C'est une espèce qui domine dans les milieux riches en nutriments et bien alimentés en eau. Sa vitesse de croissance importante lui permet de tolérer les perturbations telles que la fauche.

Festuca paniculata Schinz & Tell La féтуque paniculée (Fp) est une espèce pérenne de type C3 dominante des prairies de fauche subalpine. Elle est considérée comme une espèce plutôt compétitrice, mais avec une vitesse de croissance lente. Relativement sensible à la fauche, elle parvient à dominer les milieux par sa stature importante et par des phénomènes d'interférence chimique (allélopathie, Viard Cretat et al. 2009).

Carex sempervirens L. Le carex toujours vert (Cs) est une espèce de cypéracée de type C3 dominante des prairies alpines et subalpines. De petite taille, elle est considérée comme une espèce tolérante au stress et conservatrice. Sa floraison est précoce rapport aux autres espèces, et se déroule durant les premiers mois suivant la fonte des neiges (avril-mai).

Sesleria caerulea L. La sezlérie bleue (Sc) présente une écologie similaire à celle de *C. sempervirens*, avec toutefois une tolérance au stress encore plus marquée, en particulier vis à vis de la sécheresse et de l'exposition.



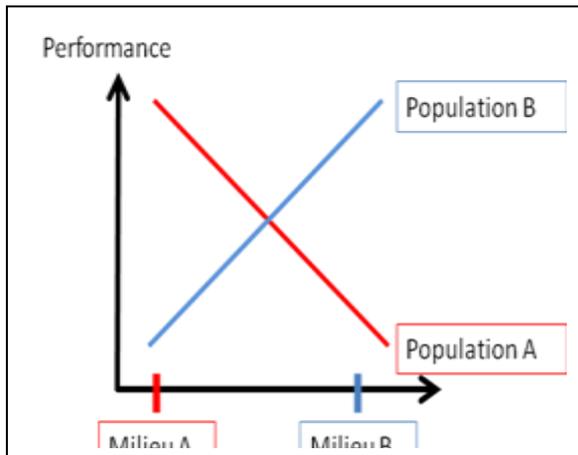
Figure 25 : Les différentes espèces utilisées dans les différentes expérimentations.

2. Les méthodes :

Différentes expérimentations ont été mises en place, avec un certain nombre de principes communs. Que ce soit en conditions contrôlées ou en conditions naturelles, nous avons mis en place des blocs pour tenir compte de la variabilité des conditions environnementales que nous ne pouvons contrôler, comme l'hétérogénéité de l'éclaircissement et des températures en serre, ou bien l'hétérogénéité du sol en conditions naturelles.

Les différentes expérimentations mises en place permettent d'observer la réponse des espèces selon deux problématiques.

Une première problématique est de savoir si les populations au sein d'une espèce sont adaptées à des conditions particulières (adaptation locale). L'adaptation locale se traduit par une meilleure performance de chaque population dans son milieu d'origine. La mise en évidence de cette adaptation locale est rendue possible par une transplantation réciproque entre populations, les différentes populations étant cultivées à la fois dans leur milieu d'origine et dans le milieu des autres populations échantillonnées.



L'approche statistique de l'ANOVA sera utilisée pour mettre en évidence une adaptation locale, une interaction milieu x population significative indiquant des réponses différentes pour les deux populations. D'autre part, une analyse graphique (figure ci-contre) permettra d'observer l'existence d'une inversion de la hiérarchie des espèces pour leur performance dans les différents milieux, conditions

nécessaires à l'adaptation locale (voir figure 17 d et e pour des exemples de situation valide).

Une deuxième problématique est de savoir si les génotypes (c'est-à-dire les différents individus prélevés) diffèrent pour leurs valeurs de traits. La réponse à cette question passe par une mise en culture en jardin commun dans un environnement identique pour tous les génotypes, afin de mettre en évidence les variations de traits fonctionnels dus à des différences génétiques (entre génotypes et entre populations). En cultivant les génotypes dans différents environnements en conditions contrôlées, les réponses des génotypes (ou populations/espèces) peuvent être comparées. Encore une fois, l'ANOVA permet de mettre en évidence une réponse significative à des changements d'environnement, ainsi qu'une similarité de la réponse des génotypes/espèces (interaction génotype x environnement, cf figure 17).

L'objectif de ces expériences était d'estimer le rôle de la variabilité génétique et de la plasticité phénotypique dans la variation phénotypique pour les traits fonctionnels que nous avons mesuré. Pour cela, différents génotypes ont été cultivés. Ces génotypes correspondent au prélèvement sur le terrain d'individus espacés de 2 mètres minimum. Et si leur individualité génétique n'a pas été vérifiée, des observations visuelles n'ont pas mises en évidence de connexion souterraines entre les différents individus, et une étude récente sur des espèces proches ou similaires a montré que des individus proches récoltés sur une faible surface peuvent être considérés comme des génotypes distincts (Booth et Grime 2003). Dans la suite du manuscrit, les termes individus ou génotypes désignent donc la même entité. Le caractère cespiteux des graminées que nous avons utilisées permet une multiplication végétative. Des clones de chaque génotype ont pu ainsi être cultivés dans chacune des

différentes modalités environnementales testées (Figure 26). Après avoir mesuré les traits fonctionnels sur chaque individu, nous avons effectué des analyses de variance (ANOVA) pour estimer l'influence des différents facteurs sur les variations de traits fonctionnels (Figure 17).

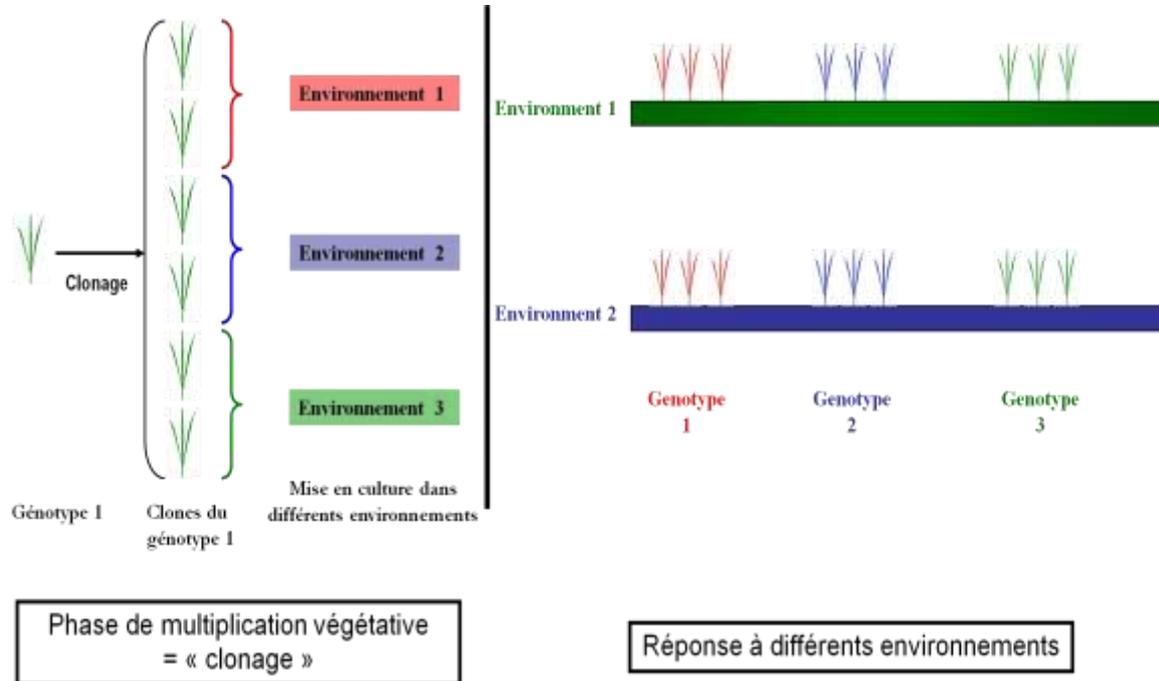


Figure 26 : Principe de la culture d'un génotype, répliqué après multiplication végétative et mise en culture dans différents environnements.

Pour affiner ces différences de réponse entre populations ou espèces, un indice de plasticité a été utilisé. Cet indice RDPI (Relative Distance Plasticity Index, Valladares et al. 2006) est calculé à partir des distances de Manhattan entre les valeurs de traits exprimés par des individus cultivés dans des environnements différents, moyennées par le nombre de distances ainsi calculées. Dans les expériences, nous avons donc calculé cet indice pour chaque individu (ou génotype), comme la distance entre un clone cultivé dans un traitement donné et tous les clones cultivés dans les autres traitements, et ce pour tous les clones dans tous les traitements.

$$RDPI = \left(\sum \frac{|x_{ij} - x_{i'j'}|}{x_{ij} + x_{i'j'}} \right) / n$$

où x_{ij} est la valeur du trait pour un clone i dans un traitement j , $x_{i'j'}$ la valeur du trait pour tout autre clone i' cultivé dans un autre traitement j' , et n le nombre de distances entre deux clones ainsi calculées. Cet indice peut être calculé à différentes échelles (espèce/population/individu) et pourra servir à comparer le niveau de plasticité entre ces entités à l'aide d'ANOVA. Cet indice peut varier entre 0 (pas de plasticité) et 1 (plasticité maximale).

3. Les expériences :

Chapitre 1 : Transplantations réciproques entre deux altitudes.

Le long du gradient altitudinal, nous avons effectué des transplantations réciproques des espèces entre deux altitudes (brome et dactyle entre Allevard-Lautaret, et carex, fétuque et seslerie entre Lautaret-Galibier, Figure 27). Lors de ces transplantations réciproques, nous avons estimé l'importance des interactions biotiques des voisins sur la performance des individus. Le gradient altitudinal permet de simuler la réponse des espèces à un changement climatique, même si nous ne pouvons caractériser de manière précise la nature de ces changements. Cette expérimentation correspond au premier chapitre de ce manuscrit.

Chapitre 2 : Réponse à des variations d'interactions biotiques.

Les espèces d'une communauté pouvant changer, la nature et l'intensité des interactions biotiques au sein d'une communauté peuvent être modifiées. Nous avons donc estimé la réponse du dactyle et de la seslerie, deux espèces avec des capacités compétitrices différentes, face à différents voisins. Cette expérience s'est déroulée en conditions contrôlées sur le site expérimental de la Station Alpine Joseph Fourier (SAJF) au col du Lautaret et constitue le deuxième volet du manuscrit.

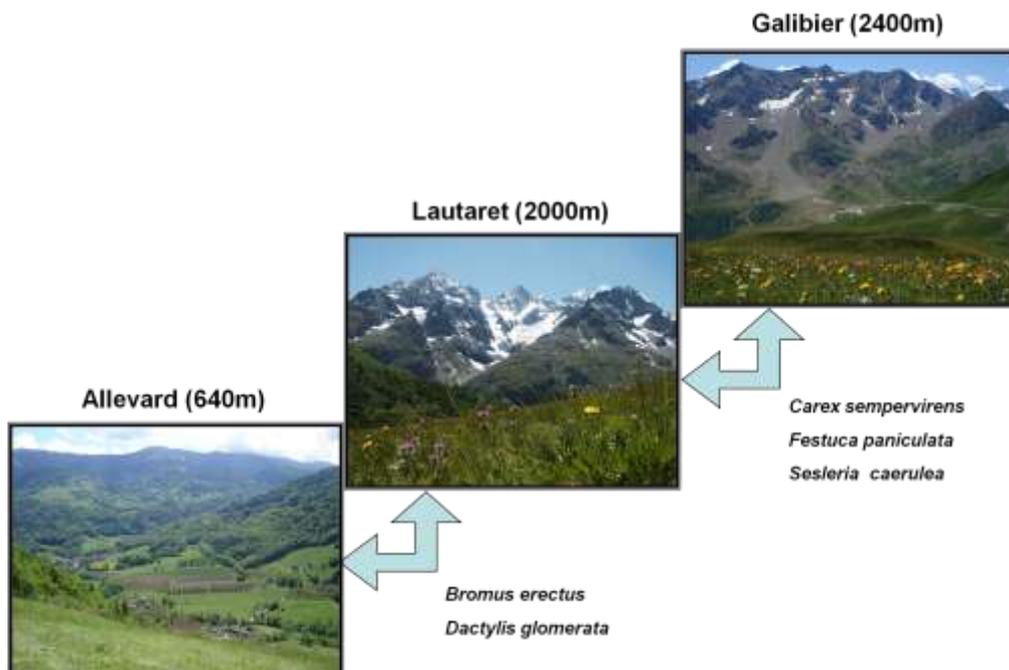


Figure 27: Principe de la transplantation réciproque, illustrant les différentes espèces et population transplantées entre deux altitudes.

Chapitre 3 : Réponse des espèces à des variations de ressources.

Enfin, nous avons souhaité connaître la réponse des espèces à des facteurs simples mais déterminants de la réponse des espèces à leur environnement. Pour cela, nous avons comparé la réponse de la fétuque et du dactyle, deux espèces ayant des stratégies écologiques différentes, face à différents niveaux de nutriments et d'eau d'une part (expérience 3a) ou de d'eau et de lumière d'autre part (expérience 3b) en conditions contrôlées à Grenoble. Ces expériences ont permis d'estimer le rôle de la variabilité génétique (entre populations et génotypes), de la plasticité phénotypique et de leurs limites dans la réponse de ces deux espèces. Ces travaux sont présentés dans le troisième et dernier chapitre de ce manuscrit.

L'ensemble des traits fonctionnels et des indices de performance mesurés pour les différentes espèces face à différents changements environnementaux (Figure 28) a permis d'approfondir les connaissances sur les potentialités et les mécanismes de réponse des espèces face à un changement de leur environnement. Des traits morphologiques et physiologiques ont été mesurés selon des protocoles standardisés (Cornelissen et al. 2003), toutefois aucun trait de reproduction n'a pu être mesuré du fait du faible nombre d'individus ayant effectué une phase de reproduction sexuée (floraison).

Les conséquences évolutives et écologiques sont discutées à la suite de ces chapitres afin de mettre en relation les réponses observées avec les grandes stratégies identifiées dans la littérature évolutive et écologique.

| | Chapitre 1 Tranplantation réciproque | Chapitre 2 Interactions biotiques | Chapitre 3b Eau et lumière | Chapitre 3a Eau et nutriments | |
|----------------|--|--------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|---|
| Mesure | | | | | |
| Performance | Survie | x | | | |
| | Biomasse | x | x | x | x |
| | Ratio aérien racinaire | x | x | x | x |
| | Hauteur | x | x | x | x |
| Morphologie | Nombre de feuilles/talles | x | x | x | x |
| | Etagement latéral | x | x | x | x |
| | SLA: surface spécifique foliaire, mm ² /g | x | x | x | x |
| | LDMC: teneur en matière sèche, mg/g | x | x | x | x |
| Ecophysiologie | LNC: teneur en azote foliaire, mg/g | x | | x | x |
| | Fv/Fm ratio | | x | x | |
| | Chlorophylle A/B | | | x | |
| | Contenu en chlorophylle | | | x | |
| | Contenu en carotenoïde | | | x | |
| Espèce | | | | | |
| | <i>B. erectus</i> | x | | | |
| | <i>D. glomerata</i> | x | x | | x |
| | <i>F. paniculata</i> | x | | x | x |
| | <i>C. sempervirens</i> | x | | | |
| | <i>S. caerulea</i> | x | x | | |

Figure 28 : Tableau récapitulatif des traits et indices de performance mesurés dans les différentes expériences, ainsi que les espèces utilisés et le nombre de génotypes et de répétitions.

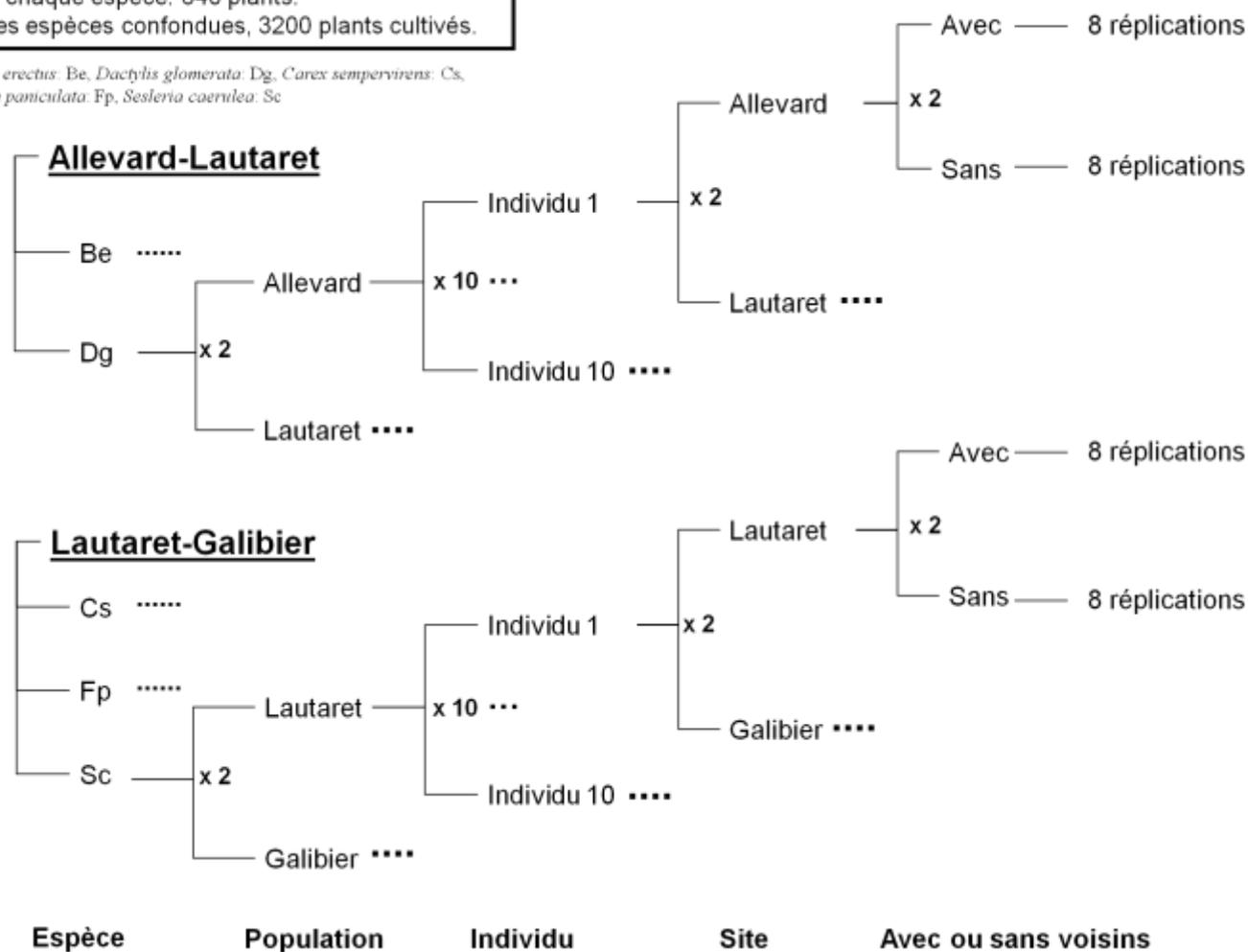
Chapitre 1 : Transplantations réciproques entre altitudes

Changement climatique simulé pour cinq espèces de graminées



Pour chaque espèce: 640 plants.
 Toutes espèces confondues, 3200 plants cultivés.

Bromus erectus: Be, *Dactylis glomerata*: Dg, *Carex sempervirens*: Cs,
Festuca paniculata: Fp, *Sesleria caerulea*: Sc



Récapitulatif des différentes espèces transplantées, avec les populations échantillonnées pour chaque espèce. Pour chaque population, dix individus ont été prélevés dans deux populations à des altitudes différentes. Après une période de multiplication végétative, des clones de chaque individu ont été replantés dans les deux sites de prélèvement pour chaque espèce. Une modalité avec ou sans voisins (suppression de la végétation avoisinante) a été mise en place. Pour simplifier la lecture, des pointillés indiquent une arborescence similaire à celle de la branche sœur.

Chapitre 1 : Transplantations réciproques le long d'un gradient altitudinal.

Démarche scientifique et objectifs :

Le principal facteur déterminant la répartition de la végétation le long d'un gradient altitudinal est la température, diminuant en moyenne de 0,6°C pour 100 mètres d'élévation (Körner 1999), avec d'autres facteurs pouvant être modifiés comme la pluviométrie. Cette caractéristique permet donc de tester de manière expérimentale la réponse des espèces à un réchauffement climatique, sachant qu'un certain nombre d'autres paramètres seront modifiés (radiation, pluviométrie). Les écosystèmes de montagne, du fait d'une juxtaposition de milieux très contrastés, sont des milieux dans lesquels on s'attend à trouver des espèces et des populations adaptées à leurs conditions locales. Mais par conséquence, ces écosystèmes sont prédits comme des milieux où les effets des changements globaux de l'environnement seront particulièrement marqués (Beniston 2003). Une réponse attendue est un déplacement des espèces vers de nouveaux habitats devenus favorables à plus haute altitude (Walther et al. 2005, Parmesan 2006), ou leur persistance dans des refuges aux conditions azonales (Randin et al. 2009).

Pour estimer la capacité des espèces à s'adapter à ces nouveaux habitats (leading edge) mais aussi leur capacité d'acclimatation à des changements de leurs conditions actuelles sans déplacement (trailing edge), nous avons mis en place une expérience de transplantation réciproque entre deux altitudes pour cinq espèces herbacées des prairies des Alpes, dominantes à différentes altitudes. La réponse attendue à un changement altitudinal est une détérioration des conditions climatiques pour les espèces par rapport à des altitudes plus basses, avec des conséquences négatives sur la performance des espèces (H1).

Pour cinq espèces de graminées, nous avons prélevé des individus dans deux populations situées à deux altitudes différentes (Figure 27, Introduction). Les différents individus de ces deux populations ont ensuite été cultivés durant deux saisons de végétation à leur altitude d'origine ainsi qu'à l'altitude de l'autre population. Cette transplantation

réciroque doit permettre de mettre en évidence une éventuelle adaptation locale des populations (H2).

Les interactions biotiques peuvent jouer un rôle positif ou négatif le long du gradient altitudinal dans la performance des individus. Nous avons testé cet effet en cultivant les individus à chaque altitude avec et sans voisin pour estimer le rôle de ces interactions sur la performance des individus et leurs effets sur la réponse des espèces à un changement environnemental (H3).

La performance des espèces a été observée à l'aide de deux descripteurs contribuant à la fitness : la biomasse et la survie. La biomasse a été mesurée à la fin de l'expérimentation, tandis que la survie a été suivie au cours de l'expérience avec un relevé à la fin de la première saison de végétation, un relevé à la sortie de l'hiver, et un dernier relevé à la fin de l'expérience. Ce suivi temporel permettra de tester si les espèces répondent à des vitesses similaires (Jump et Penuelas 2005).

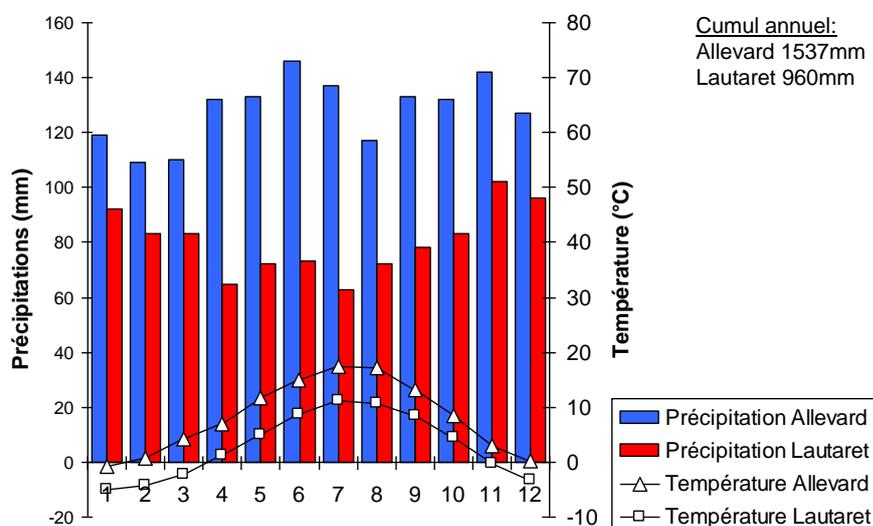


Figure 29 : Diagramme ombro-thermique estimé pour le Lautaret et Allevard à partir des données de Besse en Oisans et Monetier les Bains pour le Lautaret, et Chambéry et La Ferté d'Allevard pour Allevard.

Production scientifique :

Grassein F., Till-Bottraud I. and Lavorel S. Reciprocal transplantation of five grasses species along an altitudinal gradient: the role of local adaptation and biotic interaction in the response of species. En préparation.

Synthèse :

La survie et la biomasse des espèces en réponse aux changements environnementaux ne montrent pas les mêmes patrons de réponse. Ces deux indices de la performance doivent donc être analysés séparément pour estimer les effets de l'adaptation locale et des interactions biotiques. Pour estimer de manière complète la valeur sélective des individus, et donc le caractère adaptatif de la réponse des espèces (Violle et al. 2007) ainsi que pour tenir compte des compromis entre reproduction, survie et croissance dans l'allocation de l'énergie, il faudrait estimer la reproduction des individus. Cela nécessite la mise en place d'expériences sur une durée plus longue que les deux ans de notre expérience. Comme la reproduction a été très rare, et seulement observable pour le site le plus bas (Allevard), nous ne discuterons que les résultats concernant la production de biomasse et la survie.

Réponse à un changement altitudinal :

En réponse à une transplantation entre les sites d'Allevard et du Lautaret, la survie et la biomasse sont plus faibles quand l'altitude augmente (Article 1 : figure 2 et 3). Cependant, le résultat inverse est observé entre les sites du Lautaret et du Galibier avec de meilleures survies et biomasses sur le site le plus élevé. Les individus composant les espèces ont donc une réponse importante à un changement environnemental. Cependant, prédire la réponse de ces espèces aux changements globaux de l'environnement nécessite de mieux comprendre les variations engendrés au niveau des conditions environnementales locales. En effet, il est observé que la température diminue tandis que les précipitations augmentent en réponse à une augmentation d'altitude (Körner 1999). Dans notre expérience, cette observation n'est pas valide car le site d'Allevard est situé dans les alpes externes alors que les sites du Lautaret et du Galibier sont à la limite entre Alpes externes et internes. En conséquence, si le gradient de température est vérifié, les précipitations sont plus abondantes à Allevard (1540mm) et réparties de manière homogène, tandis que le site du Lautaret a une pluviométrie moyenne oscillant aux alentours de 1000mm et marqué par un déficit estival (Figure 29). Pour autant, on observe une amélioration de la survie et de la croissance en réponse à une baisse de l'altitude, attribuable (entre autres) à l'amélioration de la température et aux précipitations. En effet, l'alimentation hydrique semble un facteur important pour la performance des espèces, et le site du Lautaret est le site avec les précipitations les plus faibles et des taux d'humidité du sol les plus bas des trois sites mesurés durant la saison. Le site du Galibier, plus proche du

Lautaret et dans le même contexte d'Alpes internes, est situé à une altitude plus élevée et par conséquent avec des températures plus faibles. La pluviométrie n'a pas été mesurée à proximité de ce site, mais devrait être plus importante du fait de l'altitude, mais aussi à cause de la géographie locale. En effet, des observations durant la saison ont mis en évidence des épisodes neigeux au mois de juillet et août qui n'ont pas été observés sur le site du Lautaret (5km de distance). Des relevés de l'humidité du sol ont confirmé nos observations, bien que la végétation puisse aussi jouer un rôle sur ce point par la limitation de l'évaporation mais aussi une meilleure pénétration de l'eau dans le sol en fonction de la végétation en place (Gross 2007). Quoi qu'il en soit, la réponse au gradient altitudinal est contraire à notre hypothèse, une meilleure survie et croissance étant observées dans le site le plus élevé. Nos résultats illustrent le fait que l'altitude est un facteur complexe présentant des variations pour d'autres facteurs qui peuvent mieux expliquer la performance des individus et des espèces. Dans un but de prédiction de la réponse des espèces à des changements globaux comme le climat (simulé par l'altitude), il est important de mieux comprendre la réponse des organismes à ces facteurs covariants avec l'altitude.

L'adaptation locale

Un rôle important des conditions environnementales locales devrait se traduire par une adaptation locale des populations. Pourtant, aucune adaptation locale des espèces n'a été mise en évidence (article 1 : table 1). Cependant, de la variabilité génétique a été observée dans la réponse des individus, ainsi que des différences entre populations. L'absence d'adaptation locale n'est donc pas le résultat d'un manque de diversité, les espèces présentant un potentiel adaptatif important. Cette absence pourrait s'expliquer par des flux de gènes entre les différentes populations, toutefois cette explication ne peut être la seule compte tenu de la distance importante entre les sites d'Allevard et du Lautaret⁴. Une deuxième explication pourrait être des régimes de sélection fluctuants, empêchant ainsi de favoriser systématiquement les mêmes génotypes. Enfin, une plasticité importante des individus et des espèces (mise en évidence dans les chapitres 2 et 3) pourrait permettre d'occuper différents

⁴ Peu d'informations sont disponibles sur les flux de gènes pour nos espèces. Mais leur association avec les pratiques agricoles a pu permettre à ces espèces de profiter d'une propagation passive importante. En effet, ces espèces ont pu être transportées par les animaux, que ce soit dans les pérégrinations des troupeaux dans les alpages, ou encore les déplacements des troupeaux dans les Alpes. Par exemple, des génisses sont élevées à Villar d'Arène au Lautaret pendant une ou deux saisons puis sont transportées dans les pâturages savoyards. De même, la production de foin et les transports associés sont encore une source possible de dissémination des espèces à longue distance.

milieux et ne rendant pas obligatoire l'adaptation locale. Cette dernière hypothèse rejoint les conclusions sur les flux de gènes, les différents génotypes devant quand même coloniser les différents milieux. Il est donc probable que ces trois mécanismes soient à l'œuvre pour expliquer la structuration génétique des espèces (Encadré 2 et 3).

Les interactions biotiques :

Les interactions biotiques sont prédites comme pouvant améliorer la performance des individus quand les conditions sont difficiles (facilitation), ou au contraire la diminuer dans des conditions plus favorables quand les espèces sont en interaction pour des ressources limitées (compétition). Cette affirmation générale est observée dans notre expérience si on prend le soin de séparer la biomasse de la survie, et de considérer la sévérité du changement environnemental.

La présence de voisins améliore la survie des espèces, mais seulement en réponse à des conditions difficiles (site du Lautaret en particulier) (Article 1 : Table 2, ou figure 30). Dans des milieux plus favorables, il n'y a pas d'effet significatif. De plus, la présence de voisins n'a eu d'effets négatifs (compétition) pour aucune des espèces étudiées du point de vue de la survie. En revanche, nous avons mis en évidence de la compétition pour la biomasse des espèces de basse altitude (Brome et Dactyle) et surtout sur le site le plus bas (Allevard). Pour les autres espèces, la réponse de la biomasse à l'altitude ne semble pas modifiée par la présence de voisins.

La variabilité des espèces

Le peu de réponse de la biomasse à la présence de voisins est un peu surprenante à la vue de la bibliographie, mais pourrait s'expliquer par le temps de réponse différent entre les espèces. En effet, deux saisons de végétation est un laps de temps relativement court par rapport à la durée de vie de ces espèces pérennes. Dès lors, on peut concevoir que la réponse pourrait être plus contrastée sur une durée d'expérience plus longue, ce que nous n'avons pu réaliser dans le temps imparti à une thèse.

La survie est une réponse bien plus immédiate, car elle ne concerne de manière importante que les premiers temps de vie d'un individu, même si la survie joue un rôle durant toute la vie de l'individu. La survie, à l'échelle de temps de notre expérience, met en évidence que les espèces diffèrent dans leur vitesse de réponse aussi bien que dans les survies finales. En effet, la mortalité a été très rapide pour les espèces de basse altitude (dactyle et brome) dont la mortalité maximale a été relevée après la première saison pour ne plus évoluer après.

Pour les trois espèces de haute altitude, la mortalité est moins importante que pour les espèces de basse altitude, mais surtout on n'observe pas de pic de mortalité marqué. La fétuque exprime une mortalité pour les deux premiers relevés, mais les individus survivants à la fin de l'hiver seront vivants à la fin de la deuxième saison. Pour la séslerie et le carex, une mortalité continue d'être observée durant tout le temps de l'expérience, avec des taux importants pour le carex.

Ce que l'on a supposé pour la biomasse est en fait vérifié pour la survie, les espèces diffèrent dans leur réponse aussi bien que dans la vitesse de cette réponse. Les espèces de basse altitude aux conditions plus favorables ont une réponse rapide et importante (forte mortalité, biomasse plus importante) alors que les espèces d'altitudes plus élevées aux conditions plus sévères ont des réponses plus lentes, et moins importantes, même si au final la survie peut être similaire (Carex similaire au brome et au dactyle par exemple). Il apparaît donc que les cinq espèces étudiées, occupant des aires de répartition importantes, peuvent être qualifiées de généralistes par plasticité ou par homéostasie en fonction de l'importance de la plasticité phénotypique de leur réponse et de la rapidité de la mise en place de la réponse (van Tienderen 1991).

La réponse des nos espèces à un changement d'altitude est importante mais diffère en fonction de l'espèce considérée, par l'amplitude aussi bien que la vitesse de cette réponse. Aucune adaptation locale n'a été observée, indiquant que les populations échantillonnées ne sont pas inféodées à un milieu ou une altitude.

La présence de voisins peut modifier la réponse des espèces à ces changements environnementaux (compétition ou facilitation), mais doit être considérée pour la survie et la croissance séparément

L'altitude étant un facteur complexe, il est nécessaire de tenir compte des facteurs covariants (température, humidité...) pour prédire la réponse des espèces.

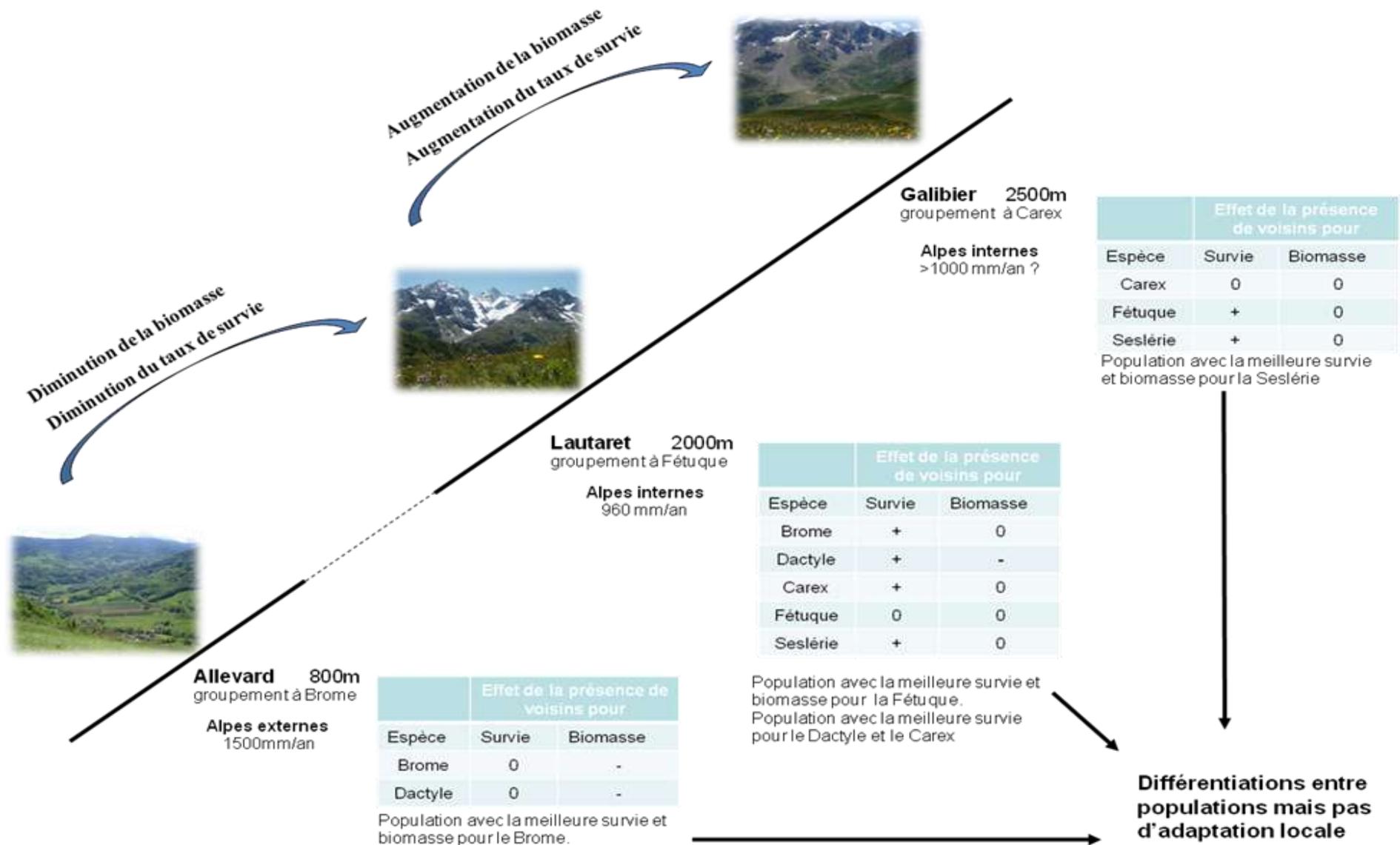
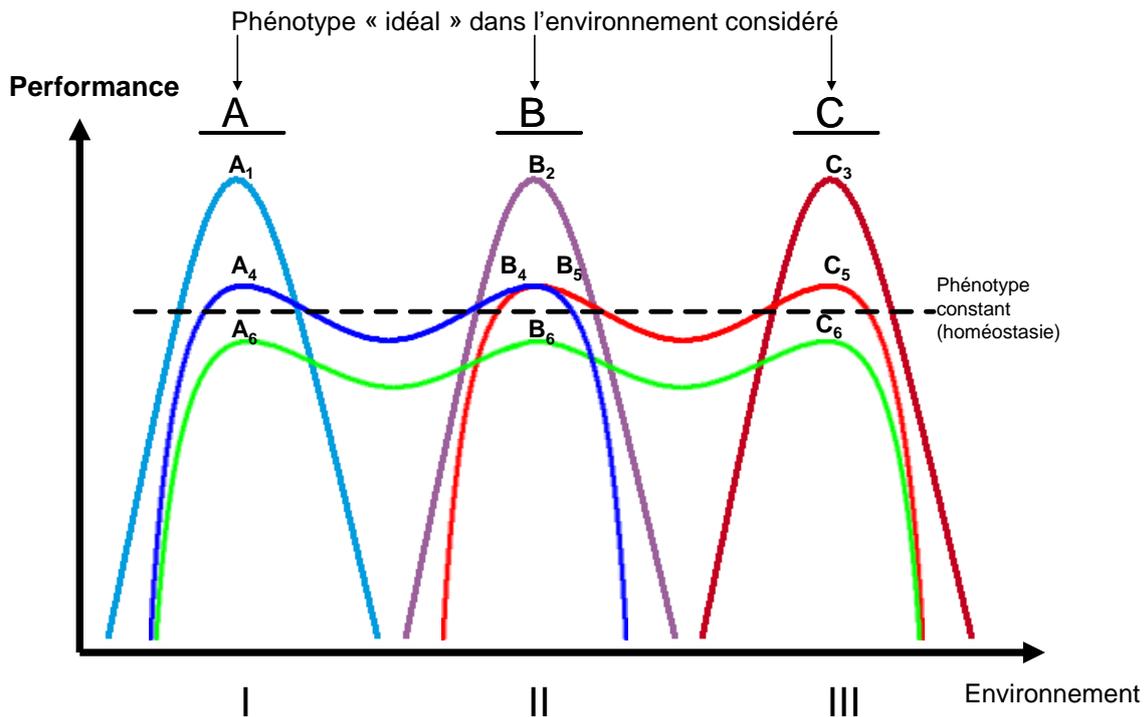


Figure 30: Principe de la transplantation réciproque, illustrant les différentes espèces et populations transplantées entre deux altitudes. Les effets du changement d'altitude et des interactions biotiques sont indiqués pour la survie et la biomasse. Les différenciations significatives entre populations sont indiquées dans le site correspondant à la population avec la meilleure performance pour chaque espèce.

Encadré 2 : Génotype/Phénotype ⇔ Environnement/Performance



A_iB_iC_i: Phénotype produit par le génotype (G) i, dans un environnement où le phénotype idéal à atteindre serait de type A, B ou C.

| | | |
|---------------------------|-----------------------|---|
| G ₁ | G ₄ | G ₇ Génotype homéostatique |
| G ₂ | G ₅ | |
| G ₃ | G ₆ | |
| Génotype non plastique | Génotype plastique | |

Représentation schématique et idéalisée de la performance (fitness) de différents génotypes, en fonction de l'environnement et de leur capacité à modifier leur phénotype en réponse à l'environnement (plasticité phénotypique).

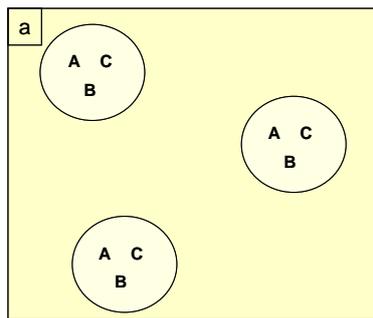
Les performances de G₁ en I, G₂ en II et G₃ en III sont similaires, expliquant la dominance des génotypes dans les environnements respectifs.

Les performances des génotypes plastiques (G_{4,5,6}) sont inférieures à celles des génotypes non plastiques (G_{1,2,3}). Ces différences représentent les coûts et limites associées à la production d'un phénotype résultant de la plasticité phénotypique par rapport au même phénotype produit par un génotype non plastique (deWitt et al. 1998).

Le maintien de ces phénotypes peut s'expliquer par une variabilité des pressions de sélection (en lien avec des variations temporelles de l'environnement par exemple). Ainsi, l'optimum n'est pas toujours le même empêchant la contre-sélection de ces phénotypes moins proches de l'optimum en I, II ou III mais à la performance moins affectée dans d'autres conditions par rapport à G_{1,2,3}.

Un cas théorique, un génotype (G₇) homéostatique, dont le phénotype est le même quelles que soient les conditions environnementales. Son phénotype n'est jamais le meilleur, ni le pire sur l'ensemble des environnements, mais peut être le meilleur en moyenne sur l'ensemble des environnements.

Encadré 3 : Adaptation locale et limites



Modèle simple avec trois populations

A, B, C: phénotype idéal dans l'environnement considéré

A_iB_iC_i: Phénotype réalisé par le génotype i, dans un environnement où le phénotype idéal à atteindre serait de type A, B ou C.

I, II, III: état de l'environnement

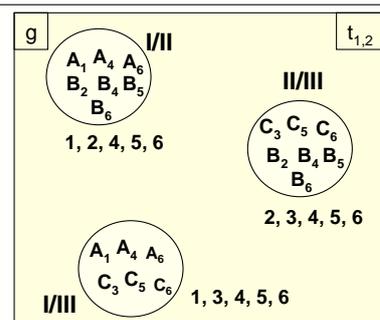
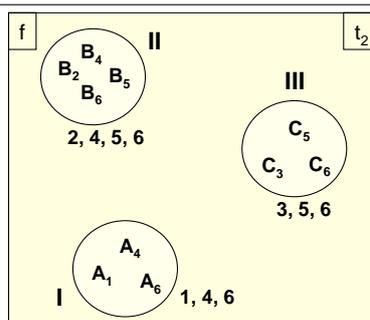
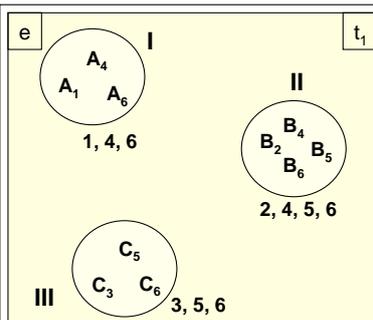
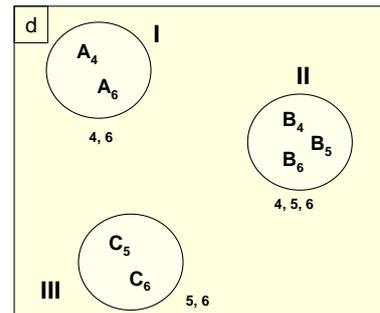
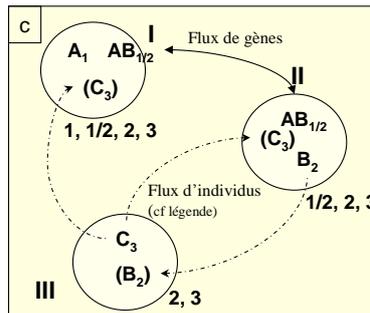
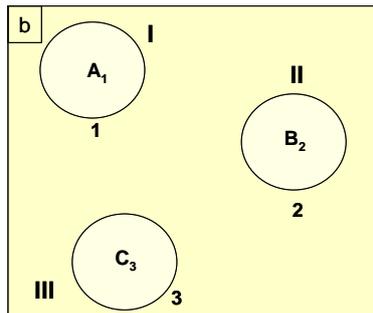


Illustration théorique des conditions permettant et limitant l'adaptation locale

- a) Dans un environnement homogène, pas de différence de sélection entre les populations. Les différents phénotypes résultant des différents génotypes coexistent dans les trois populations.
- b) Si les conditions environnementales diffèrent, cela peut conduire à des pressions de sélection différentes. I sélectionne pour le phénotype A, II pour B et III pour C. Pour des génotypes non plastiques, G₁ donne A₁ et est présent en I, de même pour G₂ et G₃ qui donnent respectivement B₂ et B₃ en II et III. Conséquence: Adaptation locale: G₁ performant seulement en I, et idem pour G₂ et G₃ en II et III.

Toutefois l'adaptation locale peut être limitée par plusieurs mécanismes.

- c) Les flux, que ce soit de gènes liés à la dispersion du pollen (vent, animaux...) ou d'individus par des phénomènes de dispersion des propagules (reproduction végétative, stolon, modules propagés de manière naturelle (eau, animaux) ou par l'Homme (tourisme, fauche...)). Ces phénomènes peuvent être à l'origine d'hybrides au phénotype intermédiaire (AB_{1/2} sur la figure), ou à l'arrivée constante de nouveaux individus pouvant maintenir la présence d'un individu dans une population même si le phénotype ne correspond pas: (C₃) et (B₂) sur la figure. Ces flux peuvent donc homogénéiser la composition génétique des populations et ainsi limiter leur différenciation génétique.
- d) La plasticité phénotypique: un même génotype exprimant plusieurs phénotypes en fonction de l'environnement, peut ainsi se retrouver dans différentes populations. Par exemple G₄ peut exprimer le phénotype A₄ et B₄, G₅ les phénotypes B₅ et C₅, et G₆ les phénotypes A₆, B₆ et C₆. Dans cette illustration, l'adaptation locale est rendue impossible car les génotypes ne sont pas restreints à un environnement particulier.
- e) et f) Fluctuation temporelle des conditions environnementales et des pressions de sélection. A deux dates, les conditions environnementales peuvent être différentes et mener à des pressions de sélection différentes.
- g) Si ces variations temporelles sont suffisamment fréquentes pour que la sélection n'exclue pas les génotypes non adaptés, il est possible que les différents génotypes coexistent malgré des phénotypes différents et pas toujours adaptés.

Chapitre 1: Article 1.

Reciprocal transplantation of five grasses species along an altitudinal gradient: the role of local adaptation and biotic interaction in the response of species to environmental changes.

Fabrice Grassein, Irène Till-Bottraud and Sandra Lavorel

En préparation

Original article

Reciprocal transplantation of five grasses species along an altitudinal gradient: the role of local adaptation and biotic interaction in the response of species to environmental changes.

Fabrice Grassein^{1,2}, Irène Till-Bottraud^{1*} and Sandra Lavorel¹

¹ Laboratoire d'écologie alpine, CNRS UMR 5553, Université Joseph Fourier, BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

² Station alpine Joseph Fourier, CNRS UMS 2925, Université Joseph Fourier, BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

*Corresponding author: Mailing Adress: Laboratoire d'écologie alpine, Université de Grenoble, Bat D Biologie, 2233 rue de la Piscine, BP53, 38041 Grenoble cedex 9, France.

Fax : +33(0) 476 514 279. Tel : +33 (0) 476 635 607. Email: irene.till@ujf-grenoble.fr

Contributing authors: Irène Till-Bottraud, Email: irene.till@ujf-grenoble.fr

Sandra Lavorel, Email: sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

Abstract :

Alpine environments are particularly susceptible to environmental changes associated with global warming. Predictions about the response of species involve the genetic variability of species as well as their plastic response to environmental changes. In reciprocal transplant experimentations with five species across two elevation sets, we observe the response of species, with an estimation of the role of surrounding vegetation and local adaptation on their performance.

We found that species differ in their dynamics of mortality, with faster response for low elevation species. Final survival and biomass did not reveal any local adaptation for species in response to an altitudinal change, suggesting that phenotypic plasticity is high enough to allow individuals to occupy different environmental conditions. Surrounding vegetation facilitated the survival in stressful conditions while we observed competition for growth at more favorable sites (low elevation). Survival and biomass did not confirmed the common idea that the performance of species decreases along an elevation gradient, suggesting an important role of local environmental conditions in addition to climatic parameters to explain plant performance. As a consequence, we encourage more studies to explore the link between occurrence of species and their performance. The large response of species in our experiment lead us to propose that within species variability (phenotypic plasticity and population differentiation) are an important feature of the capacity for species to respond to environmental changes as well as to colonize new favorable habitats (trailing and leading edge).

Key Words: altitudinal gradient, reciprocal transplant, climate change, local adaptation, biotic interactions, phenotypic plasticity, Alps.

Introduction

Natural selection favours the optimisation of phenotypes to their environment, and heterogeneous environment in space can lead to different selective pressures in the different habitats composing the distribution of a species. This could result in local adaptation when genotypes are the best in the local conditions, and perform badly in other conditions. Classical experiments to test the existence of local adaptation are reciprocal transplants, where species are grown at their original site and in other sites to compare their performance (Williams 1966, Harper 1977, Linhart and Grant 1996). To confirm the existence of local adaptation, several populations must be compared in order to determine whether the local population performs better in its native site compared to foreign populations (Clausen *et al.* 1940, Chapin and Chapin 1981, Rice and Mack 1991, Nagy and Rice 1997, Jonas and Geber 1999, Geber and Griffen 2003, Gonzalo-Turpin and Hazard 2009). However, a number of reciprocal transplant studies have not found consistent evidence for local adaptation (Fowler and Antonovics 1981, Antonovics and Primack 1982, McGraw 1987, Callahan and Pigliucci 2002, Geber and Eckhart 2005, Hereford and Winn 2008), and in some cases, foreign genotypes express greater fitness than native genotypes (Schmidt and Levin 1985, Galloway and Fenster 2000, but see Kawecki and Ebert 2004 for a review).

Natural selection is more likely to produce local adaptation when environmental conditions differ greatly between populations (Waser and Price 1985, Linhart and Grant 1996, Etterson 2004a, Kawecki and Ebert 2004, Hereford and Winn 2008). Moreover, some factors can counteract this mechanism. Gene flow can be strong enough between populations to prevent local adaptation. Another mechanism that can prevent local adaptation is temporal variation in environmental conditions, leading to fluctuating selective regimes (van Tienderen and van der Toorn 1991, Galloway and Fenster 2000). Finally, phenotypic plasticity, a means

for a genotype to express different phenotypes depending on the environmental conditions (Bradshaw 1965), can prevent genotypes from being maladapted and counter selected, and consequently can prevent local adaptation (Sultan and Spencer 2002).

Studies of local adaptation have recently gained increasing interest in the context of global environmental changes. Indeed, local adaptation implies that genotypes are well adapted to some particular conditions, which could be strongly modified by climate change, for example in the Alps (Theurillat and Guisan 2001, Beniston 2003). Consequently, local adaptation can be negatively related to the ability of species to respond to environmental changes depending on the directions of the changes (Linhart and Grant 1996, Etterson and Shaw 2001, Etterson 2004 a,b). To predict more precisely species responses to environmental changes, a better knowledge of local adaptation is needed. In particular, the ability of species to tolerate climate change by phenotypic plasticity as well as the ability of species to colonize new environmental conditions must be elucidated. These issues have been referred to as the ‘trailing edge’, i.e. the part of a species distribution where conditions become no longer suitable following climate warming, and the ‘leading edge’, i.e. the colonization front where the distribution expands to newly suitable areas (Hewitt 2000, Hampe and Petit 2005).

Interspecific competition is an important process of community dynamics and the colonization of new habitat, as well as a selective factor in the formation of locally adapted populations (Darwin 1859). The role of interspecific competition is rarely assessed in reciprocal transplant experiments in spite of strong evidence of its role on the performance of transplanted individuals (Rice and Knapp 2008). Interactions between species is likely to be modified as a consequence of environmental change since little is known about the ability of species to respond to global climatic change (Jump and Penuelas 2005) and whether current co-occurring species will respond in similar ways (Klanderud and Totland 2005). For species at their leading edge, an interesting question is also to understand the role of vegetation as a

positive or a negative factor for the performance of the “new” species in an existing community.

To better understand the factors promoting or limiting the ability of mountain grassland species to respond to climate change, we set up a reciprocal transplant experiment along an altitudinal gradient. We compared the response of five species coming from three sets of elevations: *Bromus erectus* and *Dactylis glomerata* were collected and cultivated at low and intermediate elevations while *Carex sempervirens*, *Festuca paniculata* and *Sesleria caerulea* were collected and cultivated at intermediate and high elevations. This allowed us to characterize the response of five species grown at two elevations each, with a common garden at the intermediate elevation. We combined reciprocal transplants with an experimental manipulation of the surrounding vegetation at our planting sites in order to explore the interactive effects of interspecific competition and environment in determining plant performance.

Specifically, we asked the following questions:

- 1) Do dominant herbaceous species dominating of mountain grasslands have the ability to respond to an environmental change associated with altitude?
- 2) Does local adaptation exist within species, and can it influence species responses to environmental changes?
- 3) How does surrounding vegetation affect plant performance in the original vs. the receiving environment)?

Methods:

Study sites and population sampling

Reciprocal transplants were conducted between three sites, each species coming from two sites each since no species was present at the three sites. The low site is located near Saint Pierre d'Allevard (*Le Planchamp*, Latitude: 45°22'15''N, Longitude: 06°01'25''E, hereafter Low) and is dominated by *Bromus erectus* Hudson with *Dactylis glomerata* L. as a co-occurring species. The intermediate site is located in the south facing slope of the Romanche valley near the Lautaret Pass (*La Fonte des Vives*, Latitude: 45°02'02''N, Longitude: 06°22'51''E, hereafter Intermediate) and is dominated by *Festuca paniculata* Schinz and Tell, with other coexisting species including *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Carex sempervirens* Vill and *Sesleria caerulea* Ard.. The high site is located along the road to the Galibier pass (Latitude: 45°03'09''N, Longitude: 06°24'11''E, hereafter High) and is dominated by *Sesleria caerulea* with *Carex sempervirens* and *Festuca paniculata* as co-occurring species.

Mean annual rainfall at Allevard is 1537mm with homogenous distribution and the mean monthly temperatures range from -4°C in January to 24°C in July. Mean annual rainfall at Lautaret is 960mm with most of the precipitation during the winter, and the mean monthly temperatures range from -10°C in January to 20°C in July. Data are not available for Galibier but can be estimated to be colder than Lautaret with more precipitations due to a higher elevation (Körner 1999). Soil characteristics are available in the annexe 1.

Ten genotypes for each species were collected at least two meters apart at each sites in October 2005 and cultivated in Grenoble during winter. In April 2006, for planting at the low site, twenty four ramets of each genotype were isolated, cut to five centimetres for the aerial parts and five centimetres for the roots and planted in plug trays (35 cells, 6 cm diameter). To

further reduce the conditioning effect of the environment of origin, plants were cultivated in a greenhouse in Grenoble with a soil mixture of ½ potting compost (Castorama®) and ½ perlite, and were watered every other day. After one week, surviving ramets were transplanted in the field and were watered every day during one week to maximize survival. The same protocol was applied for the intermediate site during in June 2006 and the high site in July 2006, with a week of acclimatisation at the Station Alpine Joseph Fourier (Lautaret pass, 2100m) rather than in Grenoble.

The experimental design is a random block design at each site, with eight blocks allowing replication and to take into account local environmental heterogeneity. One ramet of each genotype was transplanted in each block, with or without the surrounding vegetation. Species and genotypes were randomly assigned to a position in the block. Each plant was grown at the centre of a twenty centimetres circle either within the local vegetation, or from which the vegetation had been manually suppressed and was further cleared every two weeks during the growing season.

Data collection:

Survival of individuals was scored in September 2006, and at the end of the winter period (March, May and June 2007 depending on the site along the altitudinal gradient). At the maximal vegetation peak of the second growing season (June or July 2007), final survival and aerial biomass were collected.

Data analysis:

The time course of survival was analysed using a two way analyses of variance (ANOVA) using the JMP software (SAS institute). The model considered two factors: time (survey number) and species, considered as fixed factors. Analyses were performed for each

site independently since all species were not grown at the three sites. Survival was treated as the number of surviving individuals divided by the total number of individuals transplanted. Data were arcsine square root transformed prior to analysis to assume normality and homogeneity of variances (Sokal and Rohlf 1981). Significant differences between the surveys have been tested using Tukey Post Hoc test.

Final survival for each species was analysed using a logit transformation and a general linear model, with population, treatment (vegetation removal), species and site as fixed effects. Final biomass was compared using ANOVA after log transformation of the data to verify the hypotheses of normality and homogeneity of variance. Species, population, treatment and site were considered as fixed effects. Population x site interactions were tested in the models to detect local adaptation. Local adaptation requires population differentiation and a significant population x site interaction leading to the fact that the local population is the best in its native site (Kawecki and Ebert 2004).

Results:

Species responses to transplantation across altitudes

Survival over the time of the experiment:

The five species responded to altitudinal change by following one of two temporal patterns. *B. erectus* and *D. glomerata* had a strong post-transplant mortality during the first summer, and their survival did not significantly decrease subsequently (Fig 1a, 1b). *F. paniculata*, *C. sempervirens* and *S. caerulea* expressed the strongest post-winter mortality (Figure 1c, d, e). The same pattern was observed for each species regardless of site.

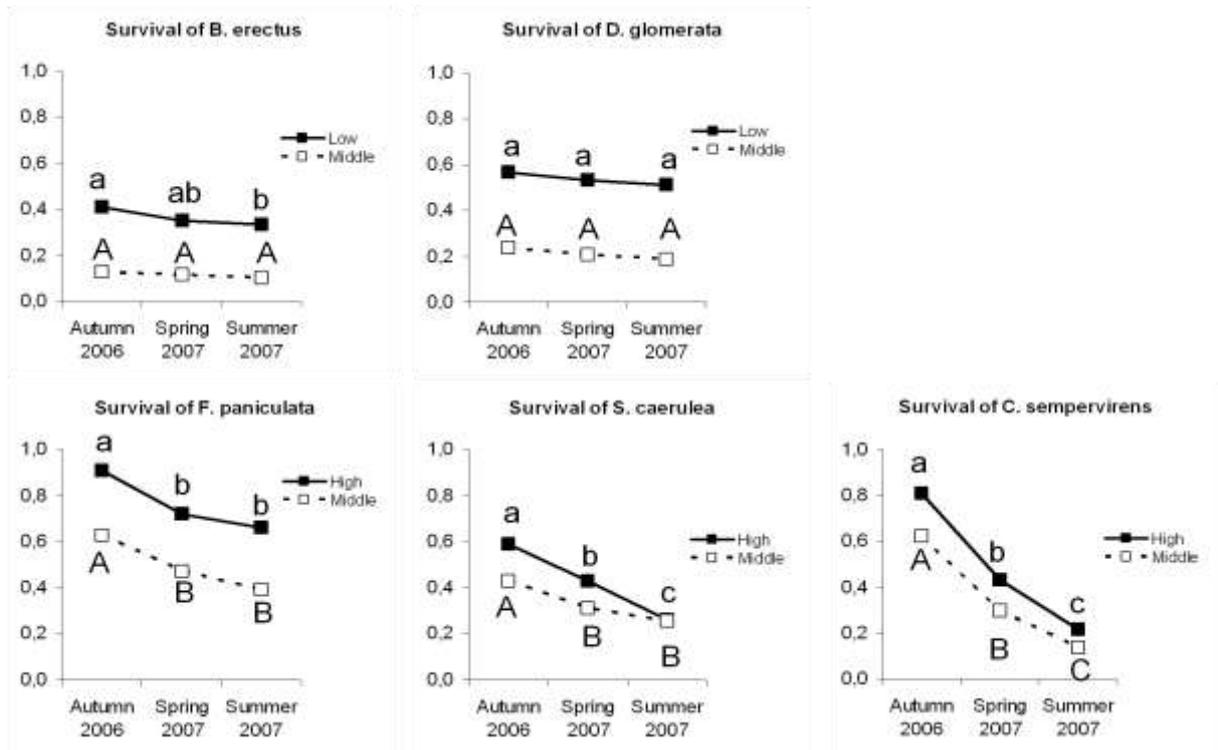


Figure 1: Survival survey for the five species during the two growing season in the different site. The low or high sites are represented in solid line and solid square depending on the species, and the middle site is represented in dashed line for all species (common garden). Autumn survey was the first survey, few months after the start of the experiment. Spring's survey was realised at the end of the winter, and summer's survey was the final survival of individuals. Survival is the ratio of alive and dead individuals, ranging from 0 for no survival to 1 when all individuals have survived. Similar survey are connected by the same letters (Tukey post hoc test, error 5%).

Final survival:

For *B. erectus*, survival was lower at the intermediate site than at the low site. The same pattern was observed for *D. glomerata*, but with a higher survival at both sites than for *B. erectus* (Figure 2, Table 1a).

The survival of *F. paniculata* and *C. sempervirens* was greater at the high site than at the intermediate site and no difference was observed for *S. caerulea* between the two sites (Figure 2, Table 1a). At both the intermediate and high sites, *F. paniculata* survived better than the two other species.

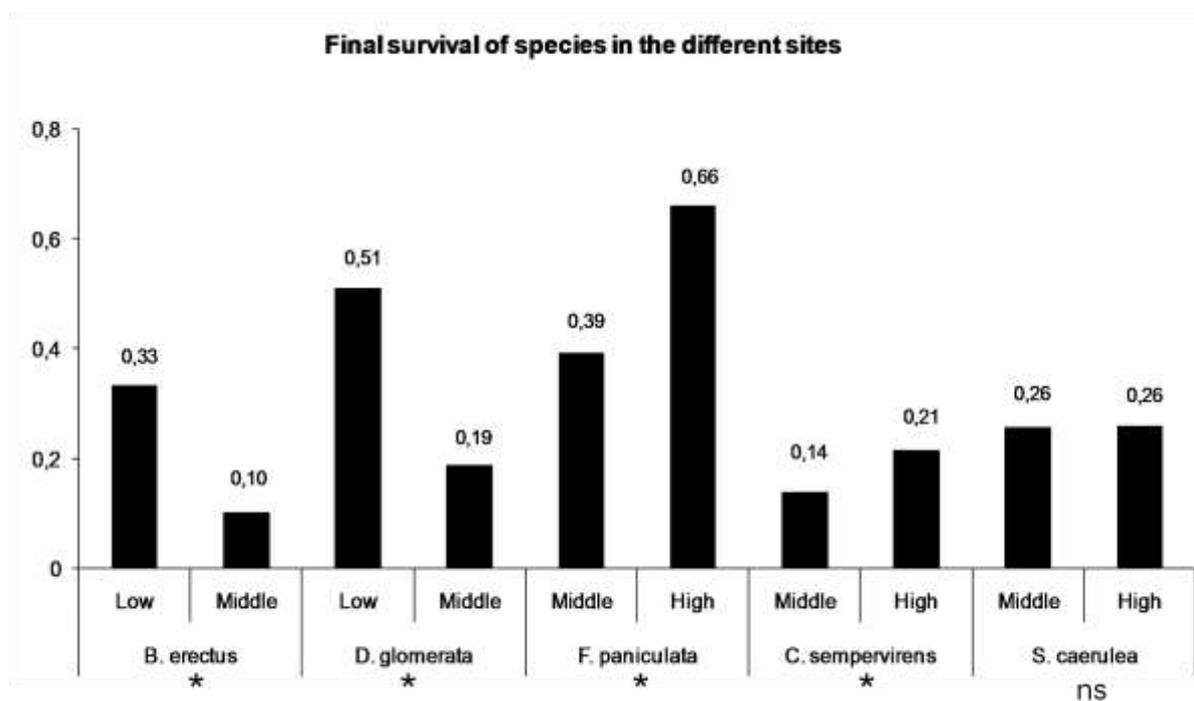


Figure 2: Survival of the five species in the two sites where they were cultivated. Values of survival at the end of experiment were indicated from 0 for no survival to 1 for 100% of survival. All species express significant differences between sites (p -value > 0,5) for survival except *S. caerulea*.

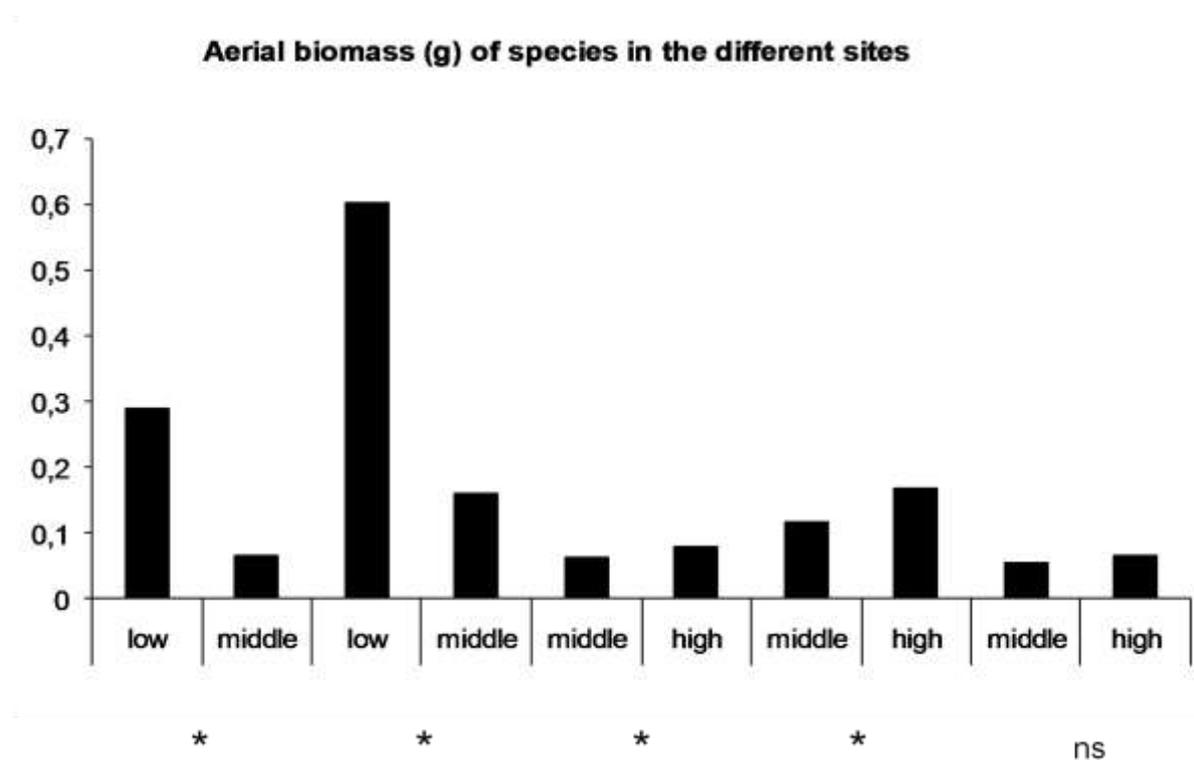


Figure 3: biomass of aerial part for the five species in their two sites.

Final biomass:

For all species, the biomass at the end of the experiment was the lowest at the intermediate site (Figure 3, Table 1b). This site represents the common garden, being the site of the higher population or uphill transplantation for *D. glomerata* and *B. erectus*, and conversely for the other species. Biomasses differed significantly between species with decreasing values from *D. glomerata* to *B. erectus*, *F. paniculata*, *C. sempervirens* and *S. caerulea*.

Population differentiation within species

Survival:

Population differentiation for final survival was significant for all species, with higher average survival for the intermediate population for *D. glomerata*, *F. paniculata* and *C. Sempervirens*, while *B. erectus* and *S. caerulea* expressed higher survival for the low and high populations respectively across the sites (Figure 4a, Table 1a). Only *C. sempervirens* expressed a significant site x population interaction (Table1a), indicating the absence of significant difference between the two populations grown at the high site (Fig 4a).

Biomass

Population differentiation for final biomass was significant for *B. erectus*, *F. paniculata* and *S. caerulea*, with higher values for the low, intermediate and high population respectively (Figure 4b, Table 1b). Only *F. paniculata* expressed a significant site x population interaction (Table1b), indicating the absence of significant difference between the two populations at the intermediate site (Fig 4b).

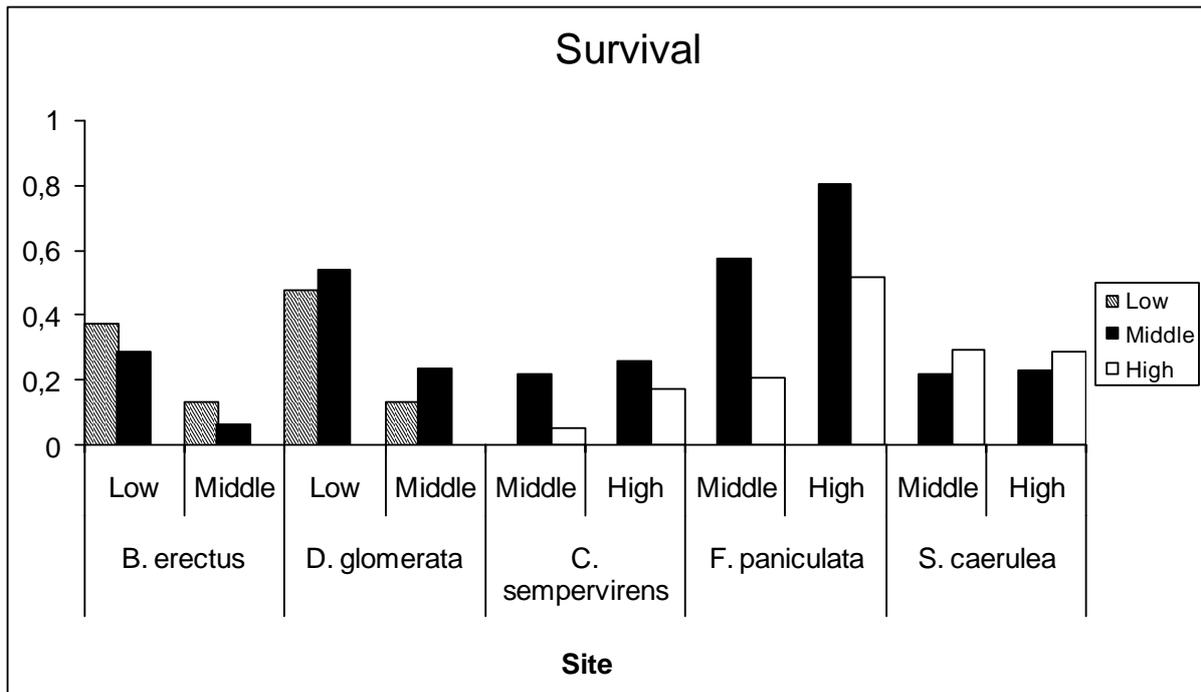


Figure 4a: Survival of the two populations of each species in the two sites. In abscissa, species and site of transplantation. For each species, the two populations are indicated in dashed for low population, in black for middle population and in white for high population.

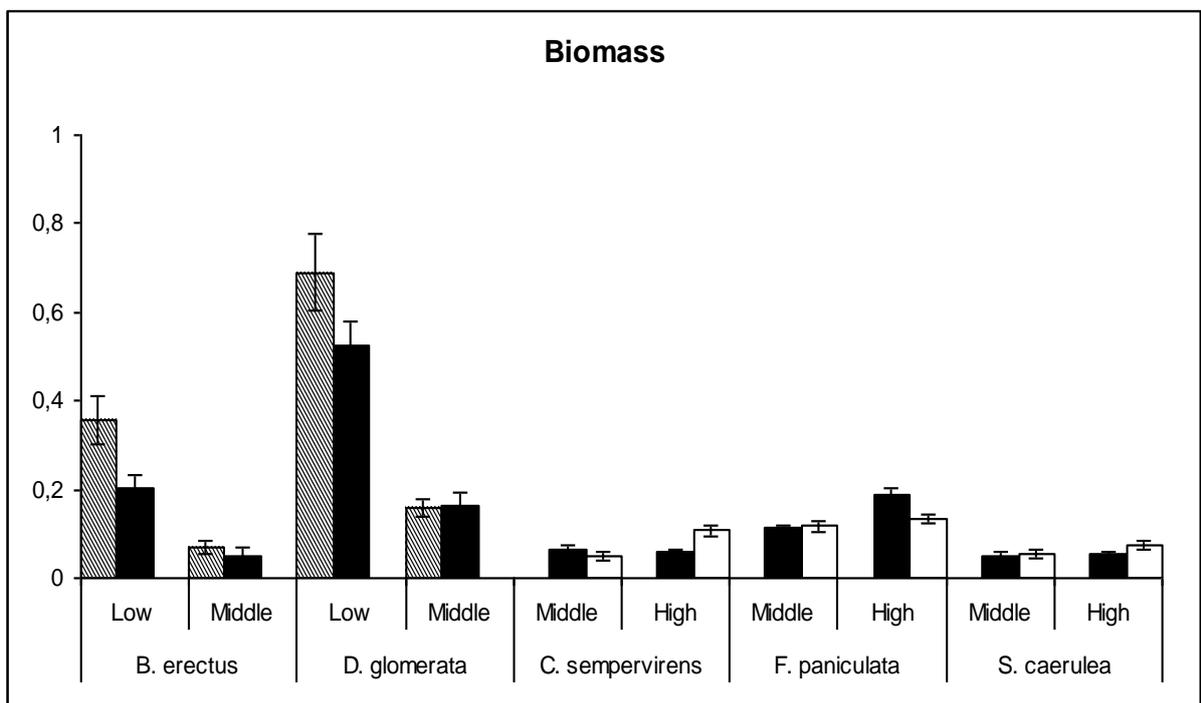


Figure 4b: Biomass of the two populations of each species in the two sites. In abscisse, species and site of transplantation. For each species, the two population are indicated in dashed for low population, in black for middle population and in white for high population.

Neighbour removal:

Survival:

For *B. erectus* and *D. glomerata*, survival decreased in response to neighbour removal at the intermediate site but was not affected at the low site. For *C. sempervirens*, neighbour removal resulted in decreased survival at the intermediate site but no effect was detected at the high site, and the opposite pattern was observed for *F. paniculata*. Finally, neighbour removal decreased the survival of *S. caerulea* at both sites.

Biomass:

Neighbour removal did not affect the biomass of *C. sempervirens*, *F. paniculata* or *S. caerulea* whatever the site. Biomass of *B. erectus* and *D. glomerata* increased at the low site in response to neighbour removal, while at the intermediate site a beneficial effect of neighbour removal was observed only for *D. glomerata*.

| a, Survival | D.f. | B. erectus | | C. sempervirens | | D. glomerata | | F. paniculata | | S. caerulea | |
|-------------|------|----------------|------------|-----------------|------------|----------------|------------|----------------|------------|----------------|------------|
| | | Wald ChiSquare | Prob>ChiSq | Wald ChiSquare | Prob>ChiSq | Wald ChiSquare | Prob>ChiSq | Wald ChiSquare | Prob>ChiSq | Wald ChiSquare | Prob>ChiSq |
| Site | 1 | 44,825617 | 0 | 7,9468525 | 0,0048 | 59,400013 | 0 | 49,326504 | 0 | 2,7425764 | 0,0977 |
| Population | 1 | 4,472886 | 0,0344 | 12,50545 | 0,0004 | 7,1596741 | 0,0075 | 68,693083 | 0 | 2,5523655 | 0,1101 |
| SxP | 1 | 0,3737474 | 0,541 | 4,190572 | 0,0406 | 2,7731742 | 0,0959 | 0,4733222 | 0,4915 | 0,2223303 | 0,6373 |
| Treatment | 1 | 4,6362944 | 0,0313 | 5,6383994 | 0,0176 | 16,926864 | 0 | 15,005582 | 0,0001 | 52,040764 | 0 |
| SxT | 1 | 8,382713 | 0,0038 | 3,3836518 | 0,0658 | 16,942617 | 0 | 1,6904248 | 0,1935 | 15,210482 | 0,0001 |
| PxT | 1 | 0,2284074 | 0,6327 | 0,0091423 | 0,9238 | 2,4716481 | 0,1159 | 1,4496181 | 0,2286 | 0,4178029 | 0,518 |
| SxPxT | 1 | 1,1754111 | 0,2783 | 1,6584871 | 0,1978 | 0,4458547 | 0,5043 | 0,017155 | 0,8958 | 0,230128 | 0,6314 |

| b, Biomass | D.f. | B. erectus | | C. sempervirens | | D. glomerata | | F. paniculata | | S. caerulea | |
|------------|------|------------|---------|-----------------|---------|--------------|---------|---------------|---------|-------------|---------|
| | | F Ratio | p value | F Ratio | p value | F Ratio | p value | F Ratio | p value | F Ratio | p value |
| Site | 1 | 36,7219 | <.0001 | 7,6558 | 0,007 | 23,1228 | <.0001 | 12,4867 | 0,0005 | 4,9447 | 0,0276 |
| Population | 1 | 4,235 | 0,0416 | 0,0401 | 0,8417 | 0,4909 | 0,4843 | 6,5516 | 0,0109 | 6,7733 | 0,0101 |
| SxP | 1 | 0,225 | 0,636 | 6,9133 | 0,0102 | 0,0924 | 0,7615 | 5,345 | 0,0214 | 0,2009 | 0,6546 |
| Treatment | 1 | 3,3084 | 0,0712 | 1,0945 | 0,2986 | 15,9718 | <.0001 | 0,4939 | 0,4827 | 0,0025 | 0,96 |
| SxT | 1 | 6,3482 | 0,013 | 0,9347 | 0,3365 | 2,2441 | 0,1356 | 0,192 | 0,6615 | 1,0205 | 0,3139 |
| PxT | 1 | 0,104 | 0,7476 | 0,649 | 0,4228 | 0,0705 | 0,7909 | 0,844 | 0,3589 | 1,2236 | 0,2703 |
| SxPxT | 1 | 0,0139 | 0,9065 | 1,4892 | 0,2258 | 1,6817 | 0,1961 | 0,0047 | 0,9454 | 3,202 | 0,0755 |

Table 1: Statistical analysis of variance of survival (a) using a GLM ANOVA, and of biomass (b) using a ANOVA. The tables show degrees of freedom (d.f.), Wald chi square statistics (survival) or F-ratio (biomass) and p-values. The effects are Site, Population, Treatment (neighbour removal) and their interactions.

| | Site | | | | | |
|------------------------|----------|---------|----------|---------|----------|---------|
| | Low | | Middle | | High | |
| | Survival | Biomass | Survival | Biomass | Survival | Biomass |
| <i>B. erectus</i> | 0 | - | + | 0 | | |
| <i>D. glomerata</i> | 0 | - | + | - | | |
| <i>C. sempervirens</i> | | | + | 0 | 0 | 0 |
| <i>F. paniculata</i> | | | 0 | 0 | + | 0 |
| <i>S. caerulea</i> | | | + | 0 | + | 0 |

Table 2: Effects of neighbour removal on survival and biomass of the five species in the three sites. Effects are significant with p value <0.05 .

Discussion:

Species responses to reciprocal transplants:

Assessing the ability of species to respond to environmental changes requires the consideration of several indicators. Evolutionary studies use individual fitness as an indicator, but due to its complexity it is not easily available for perennial species. Fitness can be approximated by other measurements such as survival, biomass and reproductive output (Violle et al. 2007). In our experiment, even after two growing seasons, we did not observe reproduction at two of the three sites, and not enough in the third site to analyze the results. As a consequence, we analysed the survival and biomass as the closest estimators of fitness.

Our results indicate that species seem to differ in the timing of their responses to environmental change. *B. erectus* and *D. glomerata*, the lower elevation species, showed strong post-transplant mortality, but surviving individuals after the first summer had a strong probability of surviving until the end of the experiment. Conversely, the higher elevation species (*F. paniculata*, *C. sempervirens* and *S. caerulea*) responded more slowly, with survival decreasing gradually and a high post-winter mortality. Interestingly, these two patterns of response across species were maintained in the common garden at the intermediate

site, which appeared as the more severe site for survival, suggesting that species could differ in their survival response strategies probably as a result of more conservative strategies for the higher elevation species (Gross et al. 2007). The fact that the species ranking for survival was conserved across sites provides further evidence for the existence of differences in survival strategies, with consistent differences between *D. glomerata* and *B. erectus* at the low and intermediates sites, and better survival of *F. paniculata* than *C. sempervirens* and *S. caerulea* at the intermediate and high sites.

In the context of climate change, an upslope shift of climatic conditions is assumed, and consequently plants would need to migrate towards higher altitudes or to adapt to the new conditions at their original altitude (Beniston 2003), with already some evidence that lower altitude species are shifting up to higher altitudes (Walther et al. 2005, Parmesan 2006). In response to an altitudinal change, one hypothesis is that species perform better when they are grown at lower elevations with higher temperature, longer growing seasons and less exposure to climatic stresses (Körner 1999). We reject this hypothesis between our low and intermediate sites, but not between the intermediate and high sites. In fact, the intermediate site appears as the more severe site for survival as well as for biomass for all species except *S. caerulea*. The intermediate site in our experiment was the most severe probably because of lower soil moisture compared to the other sites. While climatic parameters like temperature varying along the altitudinal gradient can explain the distribution of species (Körner 1999), local environmental conditions should also be considered to explain the species performance (see also the discussion about biotic interactions).

Local adaptation:

As a consequence of the large differences in climatic conditions across our sampled sites, some population differentiation was predicted and local adaptation was likely to occur.

Our results did not confirm the existence of local adaptation for any of the species tested, contrary to many studies revealing the existence of locally adapted populations along an altitudinal gradient (Gauthier et al. 1998, Stinson 2004, Byars et al. 2007, Gonzalo-Turpin and Hazard 2009).

A significant population differentiation was observed for the survival of the five species, but we did not detect any population x site interactions that would have indicated a local adaptation. In fact, we did not observe a better survival for native populations for any species. The better surviving populations are those coming from the intermediate site for *F. paniculata*, *D. glomerata* and *C. sempervirens* and those from the other site for *B. erectus* and *S. caerulea*. Interestingly, this is the same populations that performed the best for biomass, except for *D. glomerata* and *C. sempervirens* that did not expressed significant differences between populations for biomass.

Gene flow can be an explanation to the absence of a significant local adaptation, especially between the intermediate and high sites that are relatively close to each other. However, we observed a population differentiation indicating that populations are genetically different. Another explanation is that the differences between our sites related to the altitudinal change are not sufficient to promote local adaptation, contrary to soil types (e.g. Sambatti and Rice 2006) or flooding (e.g. Lenssen et al. 2004), which have been demonstrated to be the cues of local adaptation on short distances. An interesting observation is that the population with the better performance is the one coming from the site where species are more abundant compared to the other site. This suggests that the individuals at these sites are fitter than the individuals at “marginal” sites.

The reasons for this lack of local adaptation are not obvious, but our results clearly demonstrate that local adaptation is not always present. The detection of local adaptation depends on the contrast between populations, the time of the survey (Wright 2007), the

number of populations considered (Mc Graw 1987) and other factors that could prevent local adaptation like gene flow or phenotypic plasticity (Kawecki and Ebert 2004). Indeed, we observed large responses to altitudinal change, but the speed of the response was quite variable across species. As a consequence, phenotypic plasticity and a two years experiment could explain why we did not detect any local adaptation, if there is any.

Influence of neighbours

Biotic interactions are often considered as an important process of community dynamics, but their role in species responses to environmental change is almost unknown (Thuiller *et al.* 2008, Klankerud and Totlant 2005), and rarely tested in reciprocal transplant experiments (Knight and Miller 2004, Rice and Knap 2008). However, biotic interactions can shape species niches (Pulliam 2000), and so could buffer the effects of environmental changes. At their leading edge species colonising new habitat will have to cope with unfamiliar surrounding vegetation that could affect their performance.

In our experiment, biotic interactions could enhance survival (facilitation) depending on the site. No effects were significant at the low site, but the presence of neighbours significantly improved survival at the intermediate and high sites for all species except *F. paniculata* and *C. sempervirens* at the intermediate and high sites respectively. The lack of facilitation at the low site could have two explanations.

On the one hand, following the stress gradient hypothesis (Bertness and Callaway 1994), facilitation is likely to occur in stressful environments that will be present at higher elevations (Körner 1999, Choler *et al.* 2001). On the other hand, a study comparing the survival and growth of the same species in subalpine grasslands reveals that survival is strongly related to water availability (Gross *et al.* in press a). An analysis of soil moisture at the low site (unpublished personal observation) did not reveal significant differences between

the patches with or without surrounding vegetation. Indeed, an experiment, with *B. erectus* at the same altitude and aspect near Grenoble, but with drier summer conditions, showed a facilitation effect explained by water retention as the driving mechanism in dry conditions (Liancourt et al. 2005). This result is in accordance with the hypothesis that competition for growth is low in xeric condition and increased in response to water availability increase (Goldberg and Novoplansky 1997, Corket et al. 2005, Liancourt et al. 2005) and make an elegant bridge with the stress gradient hypothesis since our intermediate site is more xeric than our low site.

Moreover, we observed competition for growth at the low site but not at the other sites except for *D. glomerata* at the intermediate site. Contrary to another study that observed no facilitation for survival and competition for growth for similar species in similar communities at the same site (Gross et al. in press b), we observed no competition for growth but facilitation for survival at the intermediate and high sites. These differing results may be related to the meteorological conditions during our experiment, with little precipitation in 2006 and 2007 compared to conditions during the previous experiments. Drier conditions could explain why neighbours had a strong effect on survival. The lack of significant effect for growth could also be explained by the short duration of our experiment. Survival illustrated different dynamics of response over time, indicating that species differ in their rate of response. Two years for perennials species are likely not enough to take account the effects of ontogeny or temporal environmental heterogeneity on biotic interactions (Aarssen and Keogh 2002, Kawecky and Ebert 2004, Wright 2007).

Implications for the prediction of outcome of environmental change.

The classic view of climatic change in the Alps depicts a shift of species to higher altitudes (Beniston 2003) with some evidence in the field (Walther et al. 2005), but also an

increase of species richness at higher altitudes indicating that new species have colonised new higher habitats (leading edge) and that species have maintain their populations at these sites despite environmental changes (trailing edge). Our observations highlight the large amount of phenotypic plasticity for five common mountain grassland species, indicating their broad tolerance to environmental conditions. The importance of this environmental response is confirmed by the lack of local adaptation for any species we cultivated. The temporal dynamics of this response differed across species and indicates how species could differ in their sensitivity to climatic changes (Jump and Penuelas 2005, Klanderud and Totland 2005), some species responding more quickly than others. However, phenotypic plasticity appears as a way to enhance species persistence if the rate of climatic change overwhelms species capacity of genetic adaptation (Davis and Shaw 2001, Jump and Penuelas 2005). Biotic interactions can also modulate the consequences of environmental changes by facilitation of survival at the leading edge where conditions are harsher, but also by competition limiting growth (Bertness and Callaway 1994, Körner 1999, Choler *et al.* 2001, Lortie *et al.* 2004). Biotic interactions thus deserve more attention for accurately modelling the response of species to environmental changes (Bruno *et al.* 2003, Dormann *et al.* 20004, Araujo and Luito 2007, Thuiller *et al.* 2008).

The choice of a relevant descriptor of plant response to environmental changes is an important question. Considering only the presence of the species clearly underestimates the importance of intraspecific variability suggested by the observed responses along the altitudinal gradient. However the choice of survival or biomass is not equivalent since their responses to biotic interactions are not the same. The performance of species, or fitness, results from a trade-off between biomass production, survival and reproduction, and these three parameters are rarely measured simultaneously in competition experiments, with most experiments measuring only one of these parameters (review in Aarssen and Keogh 2002). In

our experiment survival was more sensitive to biotic interactions than biomass, probably as the result of the length of the experiment and the meteorological conditions during the study, but illustrates the importance to measure survival as well as reproduction and biomass to observe the integrated response of individuals. We also recommend long-term studies to observe slow processes like competition for biomass or local adaptation that could remain undetected in short term studies with perennial species (Kawecki *et al.* 2007, Wright 2007). An emerging idea is to study the competitive response of individuals using functional traits (Goldberg and Landa 1991, Withlock *et al.* 2007, Violle *et al.* 2007, Gross *et al.* 2009a), in order to detect trade-offs between traits underlying fitness, but also because functional traits can inform on the relationships between individuals and their environment (Lavorel *et al.* 1997, Lavorel and Garnier 2002). Moreover, in our experiment, local environmental conditions were observed to determine the response variability of species to an altitudinal change.

Acknowledgments:

FG was funded by a PhD scholarship from the Cluster Environment of Région Rhône-Alpes. This work was conducted as part of the project ANR-05-BDIV-009-01 QDIV. It contributes to CNRS GDR 2574 Traits and was conducted as part of CNRS Zone Atelier Alpes. We thank Joelle Benoit, Brice Giffard, Cilia Grebenstein, Gaelle Liraud and Marie Pascale Colace for assistance in plant culture and trait measurements, and the Station alpine Joseph Fourier for the logistic facilities at the Lautaret Pass.

References

- Aarssen, L. W., and T. Keogh. 2002. Conundrums of competitive ability in plants: what to measure? *Oikos* **96**:531-542.
- Antonovics, J., and R. B. Primack. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. VI The demography of seedling transplants of *P. lanceolata*. *Journal of ecology* **70**:55-75.
- Araújo, M., B., and M. Luoto. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **16**:743-753.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic change* **59**:5-31.
- Bertness, M. D., and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:187.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* **13**:115-155.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz, and M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:119-125.
- Byars, S. G., W. Papst, and H. A. A. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant *Poa hiemata* along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* **61**:2925-2941.
- Callahan, H. S., and M. Pigliucci. 2002. Shade-induced plasticity and its ecological significance in wild populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecology* **83**:1965-1980.
- Chapin, F. S., and M. C. Chapin. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* **62**:1000-1009.
- Choler, P., R. Michalet, and R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* **82**:3295-3308.
- Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey. 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. *in*. Publication 520. Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- Davis, M. B., and R. G. Shaw. 2001. Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science* **292**:673-679.

- Dormann, C., F., R. van der Wal, and S. J. Woodin. 2004. Neighbour identity modifies effects of elevated temperature on plant performance in the High Arctic. *Global Change Biology* **10**:1587-1598.
- Etterson, J. R. 2004a. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change I Clinal patterns of selection along environmental gradients in the great plains. *Evolution* **58**:1446-1458.
- Etterson, J. R. 2004b. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change II Genetic architecture of three populations reciprocally planted along an environmental gradients in the great plains. *Evolution* **58**:1459-1471.
- Etterson, J. R., and R. G. Shaw. 2001. Constraint to Adaptive Evolution in Response to Global Warming. *Science* **294**:151-154.
- Fowler, N. L., and J. Antonovics. 1981. Small-Scale Variability in the Demography of Transplants of Two Herbaceous Species. *Ecology* **62**:1450-1457.
- Galloway, L. F., and C. B. Fenster. 2000. Population differentiation in an annual legume: local adaptation. *Evolution* **54**:1173-1181.
- Gauthier, P., R. Lumaret, and A. Bedecarrats. 1998. Genetic variation and gene flow in Alpine diploid and tetraploid populations of *Lotus* (*L. alpinus* (D.C.) Schleicher/*L. corniculatus* L.). I. Insights from morphological and allozyme markers. *Heredity* **80**:683-693.
- Geber, M. A., and V. M. Eckhart. 2005. Experimental studies of adaptation in *Clarkia xantiana*. II Fitness variation across a subspecies border. *Evolution* **59**:521-531.
- Geber, M. A., and L. R. Griffen. 2003. Inheritance and Natural Selection on Functional Traits. *International Journal of Plant Sciences* **164**:S21-S42.
- Goldberg, D., and K. Landa. 1991. Competitive effect and response: Hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of ecology* **79**:1013-1030.
- Goldberg, D., and A. Novoplansky. 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of ecology* **85**:409-418.
- Gonzalo-Turpin, H., and L. Hazard. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of ecology* **97**:742-751.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., de Bello, F., Nash Suding, K., Lavorel, S. 2009. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional ecology* **In press**.
- Gross, N., K. N. Suding, and S. Lavorel. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of vegetation science* **18**:289-300.

- Hampe, A., and R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**:461-467.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Hereford, J., and A. A. Winn. 2008. Limits to local adaptation in six populations of the annual plant *Diodia teres*. *New Phytologist* **178**:888-896.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**:907.
- Jonas, C. S., and M. A. Geber. 1999. Variation among populations of *Clarkia unguiculata* along altitudinal and latitudinal gradients. *American journal of botany* **86**:333-343.
- Jump, A. S., and J. Penuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**:1010-1020.
- Kawecki, T. J., and D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**:1225-1241.
- Klanderud, K., and O. Totland. 2005. The relative importance of neighbours and abiotic environmental conditions for population dynamic parameters of two alpine plant species. *Journal of ecology* **93**:493-501.
- Knight, T. M., and T. E. Miller. 2004. Local adaptation within a population of *Hydrocotyle bonariensis*. *Evolutionary Ecology Research* **6**:103-114.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life - Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, 2nd édition edition. Springer, Heidelberg.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology* **16**:545-556.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:474-478.
- Lenssen, J. P., M. Van Kleunen, M. Fischer, and H. De Kroon. 2004. Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of ecology* **92**:696-706.
- Liancourt, P., R. M. Callaway, and R. Michalet. 2005. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* **86**:1611-1618.
- Linhart, Y. B., and M. C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **27**:237-277.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**:433-438.

- McGraw, J. B. 1987. Experimental ecology of *Dryas octopetala*. IV Fitness response to reciprocal transplanting in ecotypes with differing plasticity. *Oecologia* **73**:465-468.
- Nagy, E. S., and K. J. Rice. 1997. Local adaptation in two subspecies of an annual plant: implications for migration and gene flow. *Evolution* **51**:1079-1089.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**:637-669.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.
- Rice, K. J., and N. Mack. 1991. Ecological genetics of *Bromus tectorum* I. A hierarchical analysis of phenotypic variation. *Oecologia* **88**:77-83.
- Sambatti, J. B. M., and K. J. Rice. 2006. Local adaptation, patterns of selection, and gene flow in the californian serpentine sunflower (*Helianthus exilis*). *Evolution* **60**:696.
- Schmidt, K. P., and D. A. Levin. 1985. The comparative demography of reciprocally sown populations of *Phlox drummondii*. I Survivorships, fecundities, and finite rates of increase. *Evolution* **39**:396-404.
- Sokal, R. R., and F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*, Second edition. Freeman and Company, San Fransisco.
- Stinson, K. A. 2004. Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *Am. J. Bot.* **91**:531-539.
- Sultan, S. E., and H. G. Spencer. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The american naturalist* **160**:271-283.
- Theurillat, J.-P., and A. Guisan. 2001. Potential Impact of Climate Change on Vegetation in the European Alps: A Review. *Climatic change* **50**:77-109.
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, Guy., Paterson, J., Shurr, F.M., Sykes, M.T., Zimermann, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematics* **9**:137-152.
- Van Tienderen, P. H., and J. van der Toorn. 1991. Genetic differentiation between populations of *Plantago lanceolata*. I. Local adaptation in three contrasting habitats. *Journal of ecology* **79**:27-42.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Walther, G.-R., S. Beißner, and C. A. Burga. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of vegetation science* **16**:541-548.

- Waser, N. M., and M. V. Price. 1985. Reciprocal transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): evidence for local adaptation. *American journal of botany* **72**:1726-1732.
- Whitlock, R. A. J., J. P. Grime, R. Booth, and T. Burke. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. *Journal of ecology* **95**:895-907.
- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and natural selection*, Princeton University Press, Princeton edition.
- Wright, J. W. 2007. Local adaptation to serpentine soils in *Pinus ponderosa*. *Plant and Soil* **293**:209-217.

Annexe 1

| Caractéristiques édaphique des sites d'études | Allevard | Lautaret | Galibier | |
|---|-------------------|--------------|--------------|-------------|
| Profondeur du sol (cm) | 60-80 | 100-120 | 60-80 | |
| Carbone organique g/kg | 41,1 (0,75) | 46,4 (0,92) | 43,6 (1,16) | |
| Azote totale g/kg | 4,4 (0,1) | 4,3 (0,12) | 4,7 (0,15) | |
| CN | 9,3 (0,05) | 10,8 (0,1) | 9,7 (0,25) | |
| Matière organique g/kg | 71,1 (1,3) | 80,15 (1,59) | 75,3 (2,03) | |
| Granulométrie* | | | | |
| Eléments fins | Argile (<2µm) | 26,8% (7,2) | 26,5% (3,4) | 34% (5,2) |
| | Limon (2-50µm) | 54,9% (2,3) | 50,4% (13,3) | 46,6% (2,6) |
| | Sable (50-2000µm) | 18,3% (8,7) | 23,1% (14,9) | 19,4% (6,9) |
| Eléments grossiers (>2mm) | 31,5% (5,8) | 19% (0,06) | 27,9% (8,5) | |

Chapitre 2 : Variabilité en réponse à un changement d'environnement biotique.

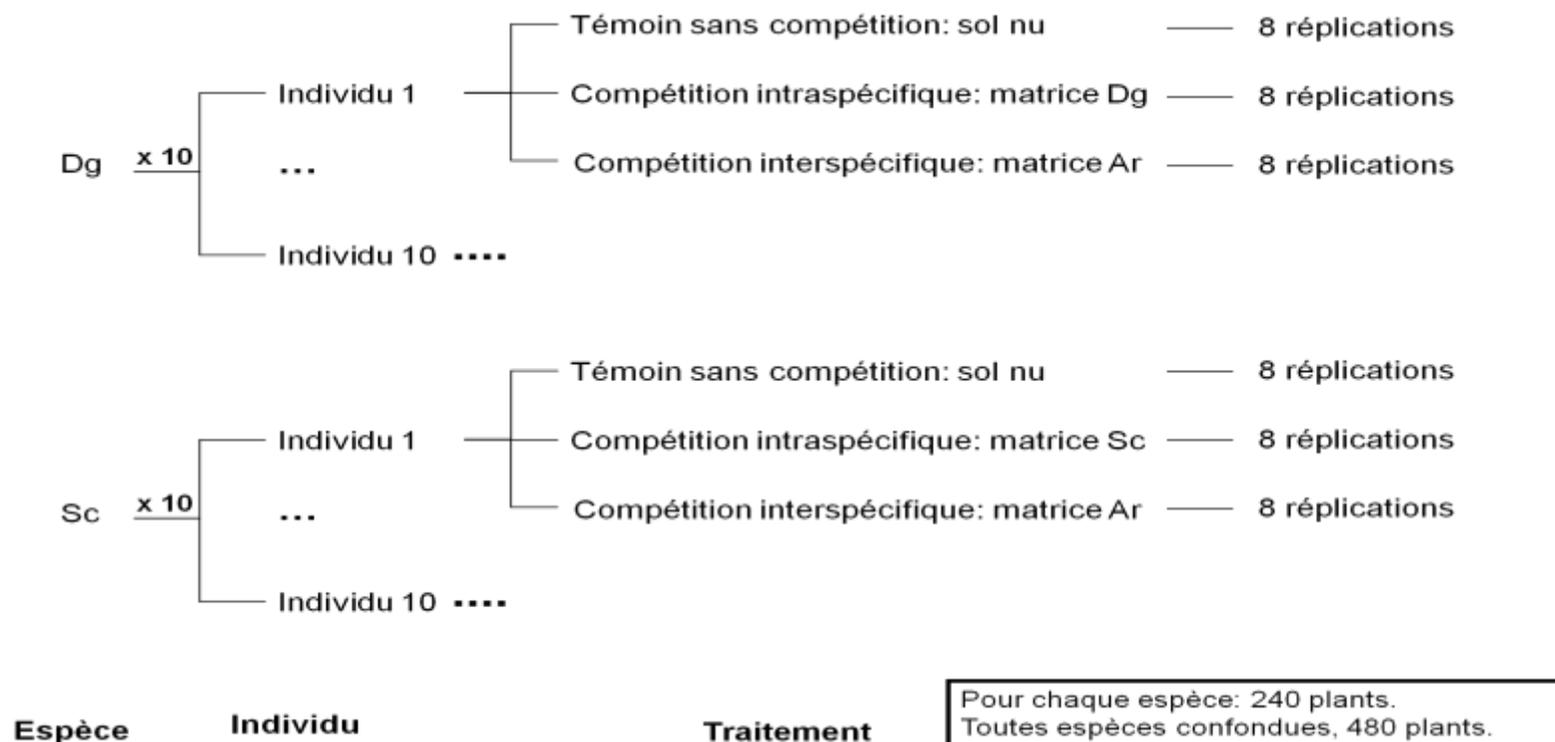
Réponse compétitive de deux espèces de graminées à un changement de l'identité des voisins : apport des traits fonctionnels.



Sesleria caerulea



Dactylis glomerata



Récapitulatif des différentes espèces transplantées, avec les populations échantillonnées pour chaque espèce. Pour chaque population, dix individus ont été prélevés dans deux populations à des altitudes différentes. Après une période de multiplication végétative, des clones de chaque individu ont été replantés dans les deux sites de prélèvement pour chaque espèce. Une modalité avec ou sans voisins (suppression de la végétation avoisinante) a été mise en place. Pour simplifier la lecture, des pointillés indiquent une arborescence similaire à celle de la branche sœur.

Chapitre 2 : Variabilité en réponse à un changement d'environnement biotique.

Démarche scientifique et objectifs :

L'amplitude de la niche d'une population est le résultat d'un équilibre entre l'effet diversifiant de la compétition intraspécifique et des contraintes imposées par la compétition interspécifique (Bolnick et al. 2003). De même pour les espèces, la compétition interspécifique est un mécanisme assurant la différenciation des espèces au sein des communautés et ainsi le maintien d'une diversité spécifique et fonctionnelle découlant des principes d'exclusion compétitive et de limite de similarité.

Puisque la capacité de réponse à la compétition peut être estimée par les traits fonctionnels (Goldberg et Landa 1991, Navas et Moreau Richard 2005), on peut relier des variations de traits à la variation de la réponse compétitive (Figure 31). Dès lors, la question se pose de mieux connaître les variations de ces traits en relation avec les différents environnements biotiques. Du fait de la variation des conditions environnementales, la composition floristique va être modifiée, et l'environnement biotique d'une population / d'une espèce peut donc être modifié de la même façon que son environnement abiotique.

Pour deux espèces aux capacités de compétition contrastées (*Sesleria caerulea* et *Dactylis glomerata*), nous avons mis en place en conditions semi-contrôlées une expérience visant à comparer la réponse de ces deux espèces à la compétition intra- et interspécifique. Pour chaque espèce, nous avons cultivé des clones de dix individus selon trois modalités : sans voisin, au milieu d'une matrice composée de 8 individus de la même espèce que la plante cible au milieu (compétition intraspécifique) et au milieu d'une matrice composée de 8 individus d'*Agropyron repens* (compétition interspécifique). Après deux saisons de végétation sur la zone expérimentale de la Station Alpine Joseph Fourier au col du Lautaret, nous avons mesuré différents traits des individus cibles et de la matrice, afin de pouvoir estimer la réponse compétitive des deux espèces étudiées, et leurs variations en fonction de la nature de la compétition.

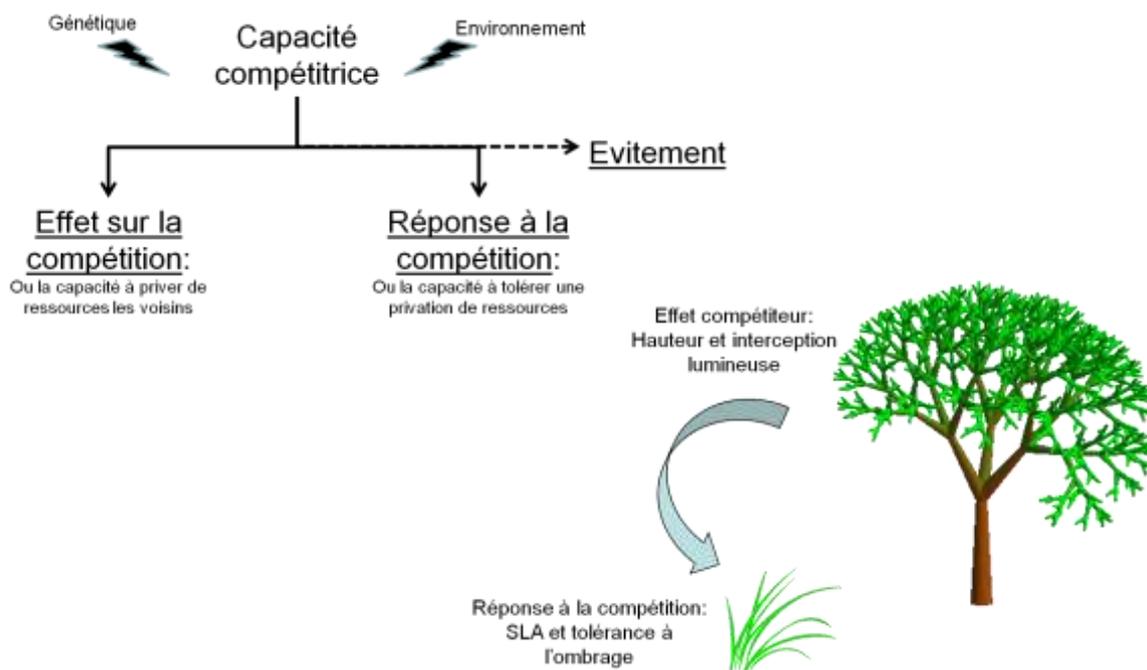


Figure 31 : La capacité compétitrice peut comporter trois composantes, et peut être influencé par des variations environnementales et génétiques (Aarssen 1992). Les traits fonctionnels (hauteur, surface spécifique foliaire (SLA)) peuvent être reliés à cette capacité et à ces variations (cf texte, et Violle 2007)

Production scientifique :

Grassein F., Till-Bottraud I., Benoit J. and Lavorel S. Role of gene x environment interactions for functional traits in the maintenance of diversity in a competitive world. En préparation.

Synthèse :

Variabilité des traits fonctionnels en réponse à l'identité du voisin

Au sein des deux espèces, nous avons observé de la variabilité pour des traits fonctionnels liés à la capacité compétitrice (article 2 : table 1, biomasse, surface spécifique foliaire (SLA)). Une part importante de la variabilité phénotypique observée a pour origine le traitement appliqué, c'est à dire le type de compétition intra- ou interspécifique. Ainsi en plus des conditions abiotiques pouvant affecter la compétition entre espèces et les traits fonctionnels, l'identité même du compétiteur a une influence sur la réponse. La capacité de compétition est donc variable en réponse à l'identité du voisins (article 2 : figure 1) mais peut aussi être influencé par la variabilité génétique des voisins (non testé dans notre expérience,

mais mis en évidence par Fridley et al. 2007) De plus, nous avons observé des interactions génotype x environnement indiquant que les différents génotypes n'ont pas la même réponse face à un changement de l'identité des voisins (article 2 : table 1b et c). Toutefois, ces interactions peuvent aussi masquer les différences entre génotypes et permettre ainsi le maintien de ces génotypes en mélange dans une communauté / population. En effet, ces interactions ont pour conséquence le fait qu'aucun génotype ne peut être considéré comme le meilleur compétiteur par rapport aux autres, la hiérarchie fluctuant en fonction de l'identité du compétiteur. L'intransitivité résultant de cette variabilité entre les génotypes pour leurs traits en réponse à la compétition peut permettre de maintenir la diversité intraspécifique au sein des communautés. Cette variabilité a été observée pour les deux espèces, indépendamment de leur stratégie vis à vis de la compétition.

Compétition intra- versus interspécifique :

Toutefois, les deux espèces diffèrent pour leur sensibilité vis-à-vis de l'identité du compétiteur. Le dactyle, une espèce plutôt compétitrice, répond à la compétition, et sa réponse dépend de l'identité du compétiteur (Article 2 : Figure 1 et table 1a). En effet, nous avons observé que la compétition était plus sévère en réponse à des voisins de la même espèce (dactyle ; compétition intraspécifique) qu'à des voisins d'une espèce différente (agropyron ; compétition interspécifique). Cette compétition intraspécifique plus sévère est une des conditions pour la coexistence des espèces, en particulier dans des communautés avec plusieurs espèces compétitrices empêchant la sur-dominance d'une seule espèce. Toutefois, pour une espèce non compétitrice comme la seslérie, nous n'avons pas observé de différence entre compétition intra- et interspécifique, mais seulement une réponse à la présence de voisins (compétition). L'indifférence de la réponse à l'identité du voisin pourrait s'expliquer par le fait que la seslérie est une espèce de milieux dits stressants, où la compétition n'est pas importante par rapport à la facilitation. Dès lors, une compétition intraspécifique plus sévère n'est pas nécessaire pour la coexistence des espèces.

Caractérisation de la réponse à la compétition :

La réponse à la compétition peut être caractérisée par des valeurs de traits liés à la capacité compétitrice des espèces, mais aussi par leur variabilité. En effet, l'espèce avec la meilleure capacité compétitrice, le dactyle, est aussi celle qui exprime le plus de variation en réponse à la présence de voisins (article 2 : figure 2). L'espèce non compétitrice, la seslérie,

peut être décrite comme présentant une plus faible réponse, mais pas forcément une réponse moins adaptée. A l'opposé, le dactyle exprime beaucoup de variabilité pour les traits, mais la réponse des traits correspond à une meilleure adéquation des individus à leur environnement. Toutefois, les deux espèces présentent des valeurs et des réponses similaires pour le rapport F_v/F_m , un trait indicateur du stress environnemental au niveau du photosystème éprouvé par une plante. Ce trait indique que les plantes expriment un même niveau de stress en réponse à la compétition intra et interspécifique par rapport au témoin.

Dans notre expérience, la compétition apparaît comme liée à la lumière, et plus la compétition est intense, plus les traits font en sorte de maximiser la capture de la lumière. La plasticité serait donc une tactique des espèces compétitrices, et les espèces non compétitrices ne pourraient pas les égaler. A l'opposé, cette plasticité peut être désavantageuse dans les milieux stressants, raison pour laquelle ces espèces ne seraient pas présentes dans ces milieux. Par conséquent, la compétition pourrait être absente de ces milieux par l'absence d'espèces compétitrices. Seules des espèces faiblement compétitrices sont présentes, assurant un bilan proche de zéro ou positif entre compétition et facilitation.

Les traits fonctionnels présentent des variations importantes en réponse à l'identité du compétiteur. Cette réponse peut varier selon les génotypes (interaction génotype x environnement) conduisant à de l'intransitivité entre les génotypes, et le maintien de la diversité génétique.

A une échelle plus large, une compétition intra-spécifique plus sévère pour une espèce compétitrice est un mécanisme assurant la coexistence des espèces.

Les traits fonctionnels, aussi bien par leurs valeurs que par leurs variations, permettent d'affiner notre compréhension des mécanismes de réponse des espèces à la compétition, les interactions biotiques étant une force structurante des communautés végétales.

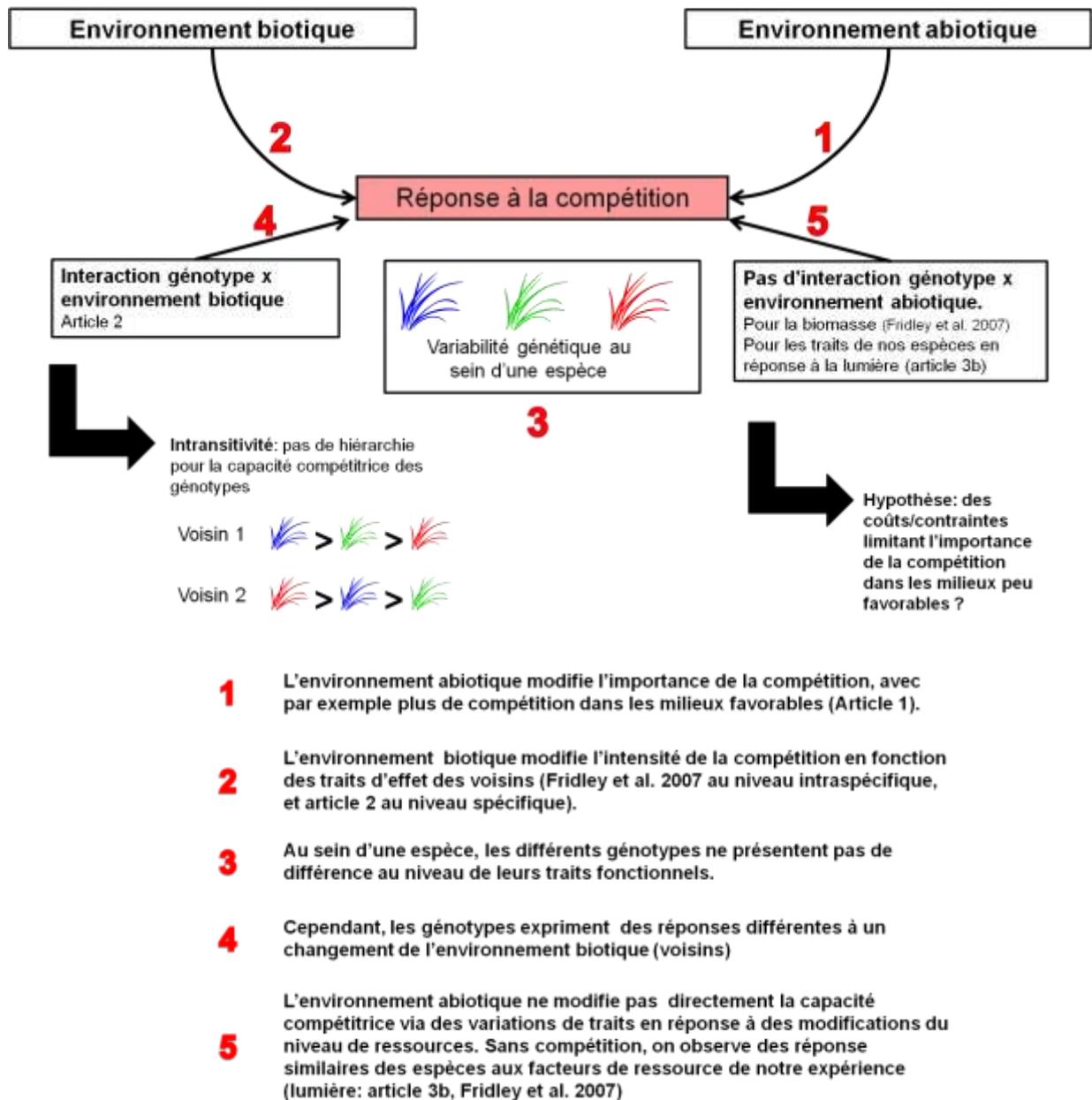


Figure 32 : représentation synthétique de nos résultats (et ceux de la littérature la plus récente) pour la variation de la réponse compétitrice des espèces et des géotypes. Ces résultats mettent en évidence l'importance de la variabilité des traits pour la prédiction des interactions biotiques.

Chapitre 2: Article 2.

Role of gene x environment interactions for functional traits in the maintenance of diversity in a competitive world.

Fabrice Grassein, Irène Till-Bottraud, Joelle Benoit and Sandra Lavorel

En préparation

Original article

Role of gene x environment interactions for functional traits in the maintenance of diversity in a competitive world.

Fabrice Grassein ^{1,2}, Irène Till-Bottraud ¹ Joelle Benoit ¹ and Sandra Lavorel ¹

¹ Laboratoire d'écologie alpine, UMR CNRS 5553, Université Joseph Fourier BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

² Station alpine Joseph Fourier, UMS CNRS 2925, Université Joseph Fourier BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

Corresponding author: Fabrice Grassein, Email: fabricegrassein@aim.com

Contributing authors: Irène Till-Bottraud, Email: irene.till@ujf-grenoble.fr

Joelle Benoit, Email: joelle.benoit@yahoo.fr

Sandra Lavorel, Email: sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

Introduction:

An old dilemma in ecology pointed out by Hutchinson (1961) is how numerous species are able to persist in the same habitat. Classical models assume that interactions go to equilibrium, food webs are composed of two trophic levels and that habitats are spatially homogeneous. Hutchinson suggested that each of these assumptions can be violated in nature, and these violations explain why numerous species can coexist. Since competition plays a major role in the structure of plant communities and in the coexistence of species, several hypotheses have been dedicated to explaining the coexistence of species in a competitive world for limited resources.

Some of these hypotheses are based on environmental variability. The niche differentiation hypothesis proposes that species avoid competition exclusion by making demands on different resource units or by avoiding critical levels of interspecific competition (Tilman 1986, Chesson 2000). Alternative hypotheses challenge the idea of niche differentiation, which states that species use generally similar resources, and that limited availability of these resources will not allow the coexistence of many species. These hypotheses often use spatial and/or temporal heterogeneity of environmental conditions to explain the coexistence of species, and include for example the null model hypothesis (Hubbell 1979, 2005), the dominant suppression hypothesis (Paine 1966), the intermediate disturbance hypothesis (Connell 1978), the environmental heterogeneity hypothesis (Grime 1979), the storage effect hypothesis (Chesson and Warner 1981) or the competition-colonisation trade-off (MacArthur and Wilson 1963) (see Tilman and Pacala 1993 for a review).

Other hypotheses to explain species coexistence are based on the variability of species competitive ability in response to the identity of neighbours or to their own genetic composition (Taylor and Aarssen 1990, Arssen 1992, Shipley and Keddy 1994). At the community level, the intransitive network hypothesis assumes that every species has a better competitor than itself, preventing the dominance of one species over the others. For example, if species A excludes species B, species B excludes species C, and species C excludes species A all three will persist in the community. At the species level, the competitive combining ability hypothesis states that competitive ability is the result of many genetic attributes and trade-offs and that no individual can be optimal for all components of competitive ability. Similarly an intransitive network should exist between the different genotypes of a species allowing their coexistence in communities (Lankau and Strauss 2007, Whitlock *et al.* 2007). As a consequence, we can hypothesise that an intransitive network at both levels (between and within species) will allow the coexistence of several genotypes and species.

Theories of species coexistence generally require that competition within species is more intense than competition between species (Tilman 1984, Holt *et al.* 1994, Chesson 2000), but little attention has been paid to the role of intraspecific variability in species competitive ability which can have important consequences for species coexistence in communities (Cahill *et al.* 2005, Johnson *et al.* 2008). The limiting similarity principle (MacArthur and Levins 1967, Abrams 1983) suggests that two similar species will evolve to differ in order to avoid exclusion. This principle could explain why intraspecific competition, i.e. when individuals are the most similar, should be more severe than interspecific competition leading to divergence between individuals, but also suggests that competitive ability is strongly dependent on the neighbours.

Massive efforts have been devoted to characterize and discuss the importance of competition along environmental or fertility gradients and their controversial consequences for the assembly of communities (Grime 1977, Tilman 1987, Craine 2005). However, in these debates little attention has been paid to the study of species competitive ability itself. The competitive ability of a species has two components, the competitive effect defined as the ability of an individual to suppress other individuals, and the competitive response defined as the ability of an individual to avoid being suppressed by the others (Goldberg 1990). The competitive ability is a combination of these two components since competitive response and effect are defined by different traits that can vary and evolve independently of each other (Goldberg and Landa 1991, Navas and Moreau-Richard 2005, Cahill *et al.* 2005).

Trait variation has two origins: phenotypic plasticity, the ability of a genotype to express different phenotypes depending on the environment (Bradshaw 1965), and genetic diversity with different phenotypes resulting from different genotypes. Therefore, the competitive ability of a species depends on environmental conditions as well as on its genetic make-up, but the latter is rarely studied. Recent studies have demonstrated the importance of the genetic composition of neighbours for predicting the outcome of competition (Profitt *et al.* 2005, Fridley *et al.* 2007, Whitlock *et al.* 2007), but studies focusing on the genetic variability of competitive ability itself remain rare (Cahill *et al.* 2005).

In this paper, we examine the hypothesis that within species phenotypic variability can have important consequences for response to competition. Our aims were to estimate the magnitude of the variability for functional traits related to species' response to competition, and to link this mechanism to available hypotheses on species coexistence in communities. Ten genotypes were sampled for two subalpine species (*Dactylis glomerata* and *Sesleria*

caerulea) at the Lautaret pass, Central French Alps (2100 m). Eight clones of each genotype were cultivated in controlled conditions at the Station Alpine Joseph Fourier (Lautaret Pass) for two growing seasons under three treatments corresponding to different mixtures (without neighbours, with intraspecific neighbours or with interspecific neighbours with a common competitor *Agropyron repens*). Eight different functional traits were measured to compare species responses to neighbour identity. In order to gain a better insight into species coexistence in communities, we compared intra vs. interspecific mixtures for the two species. Specifically, we tried to answer the following questions: 1) Is there phenotypic plasticity and genetic variability for traits that influence the competitive response ability? 2) Are biotic interactions resulting from intraspecific neighbours more severe than from interspecific neighbours? 3) As a consequence and based on the idea of limiting similarity, is there more phenotypic variability in response to intraspecific than interspecific neighbours?

Materials and methods:

Study species:

Our experiment focused on the response of two common plant species of the French Alps. *Dactylis glomerata* L. (*D. glomerata*) is a perennial species dominating in rich and well watered grasslands (Jouglet 1999). In the French Alps, this species spans over a large elevation range (from 200 to 2000 m). *Sesleria caerulea* L. (*S. caerulea*) is a perennial species tolerating nutrient-poor environments and environmental stresses explaining in part its dominance in relatively unfertile environments such as subalpine and alpine meadows (between 1600 and 2600 m) or xeric habitats at lower altitudes (300 m at Grenoble for example). The two species reproduce both sexually and clonally. These two target species

were sampled near the Lautaret pass (100 km south east of Grenoble, France, 06°21'E, 45°03'N, 1900 m a.s.l.) where different land use histories allow the coexistence of the two species over short distances, within or across community types.

To simulate interspecific competition, we chose *Agropyron repens* L., a ruderal species dominating in disturbed environments such as roadsides. *A.repens* is a stoloniferous perennial species with sexual reproduction. For this experiment, it was sampled near the two target species at the Lautaret pass

Experimental design:

For each target species, we sampled ten genotypes at least two meters apart in June 2006. Thirty ramets of each genotype were isolated, cut to five centimetres for the aerial parts and for the roots, and cultivated in plug trays (35 cells, 6 cm diameter) with a soil mixture comprising ½ potting compost (Castorama®) and ½ perlite. They were watered daily. After two weeks (July 2006) at the experimental garden of the Station Alpine Joseph Fourier (Lautaret pass, 2100 m a.s.l.), twenty four surviving clones for each genotype were weighted and planted in 20 cm diameter pots (height:15 cm, Soparco®) with a soil mixture composed of ¼ potting compost, ¼ perlite and ½ sand.

Three different neighbour treatments were tested. The first treatment (control) consisted of an individual of the target species without neighbours in the pot. The second treatment (intraspecific mixture) consisted of a pot with one individual of the target species in a matrix (3x3 individuals with the target plant in the middle) of eight individuals of the same species (*D. glomerata* or *S. caerulea* depending on the target species, but using different genotypes than each of the ten genotypes used as targets) to simulate intraspecific neighbours interactions. To simulate interspecific neighbour, the third treatment (interspecific mixture) consisted of an individual of the target species cultivated in a matrix of eight individuals of

A.repens. A total of 480 pots were grown (2 species, 10 individuals, 3 treatments and 8 replicates).

The experiment was set up in a completely randomized design since the experimental site was considered homogeneous for light and other parameters. The experiment ran for one year until August 2007 at the experimental garden of the Station Alpine Joseph Fourier. The pots spent the winter under snow from December 2006 to May 2007, and were watered every day during the growing season.

Measurements and analyses:

At the end of the experiment we measured several functional traits and performance indicators for each target individual of the species following standardised protocols (Cornelissen et al. 2003): Leaf Dry Matter Content (LDMC), Specific Leaf Area (SLA), above and below ground biomass to calculate Shoot : Root Ratio (SRR) and total biomass, and Fv/Fm ratio as an indicator of the photosynthesis efficiency that reveals induced stress (Björkman and Demmig 1987, Krause and Weiss 1991). On the individuals of the matrix, we measured the above and below ground dry biomass of the bulked 8 individuals.

Statistical analyses were performed using JMP 5 (SAS institute) and R softwares. Data were log- or arcsine square root-transformed to verify the hypotheses of normality and homogeneity of variance prior to analysis when necessary.

Two way ANOVAs were performed to test the species and mixture effects and their interaction on trait values. For each species, a two way ANOVA was then performed with mixture and genotype effects, and their interaction. Genotype was considered as random and the components of variance of the genotype and genotype x mixture effects were estimated using the Type III model of ANOVA.

To compare the severity of the intraspecific versus interspecific mixtures, we used the log-response ratio (LnRR) calculated for each genotype in response to the two types of neighbours. The LnRR was calculated for each clone of a genotype as $\text{LnRR}(\text{Trait}) = \text{Ln}[\text{Trait in mixture (intra or interspecific) for the clone} / \text{Mean trait of all clones for the genotype in control}]$. Since we did not use a block design, the clones in one mixture could not be associated with clones in the other mixture, and we used the mean of replicates in the control treatment in the calculation of LnRR for a genotype. We tested whether the LnRR values were significantly different from zero for each species in the two mixtures using a Student's test. To take into account the biomass effect that could result from different mixtures biomass, we performed an ANCOVA on the LnRR values for each trait to test the differences between mixtures with the biomass of the neighbours for each individual as a covariate in the analysis. The least square means and standard errors resulting from this analysis were plotted to represent graphically the results. If $\text{LnRR} < 0$, the competition treatment has a net negative effect on the values of the trait, if $\text{LnRR} > 0$, the net effect is positive.

To compare levels of phenotypic plasticity, a relative distance plasticity index (RDPI) ranging from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity) can be obtained for each genotype as $\text{RDPI} = \Sigma(d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$ where n is the total number of distances. For a trait x , phenotypic plasticity is considered as a random variable, each realisation being described by the absolute distance between two randomly selected replicates (j and j') of the same genotype belonging to different treatments (i and i' , where i is always different from i' , as replicates were grown in different mixtures). Therefore, relative distances $rd_{ij \rightarrow i'j'}$ are defined as $d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})$ for all pairs of replicates of a given genotype grown in different mixtures. This index gives an unbiased estimation of the levels of phenotypic variation and allows the exploration of plasticity with strong statistical power to test for differences in plasticity between genotypes and species (Valladares *et al.* 2006). One value of RDPI was calculated

for each trait and genotype across mixtures, and one way ANOVAs were performed to compare RDPI between species. Because RDPI ranges from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity), the index was arcsine square root transformed prior to analysis. We computed a value for each genotype comparing the control and each mixture. After an arcsine square root-transformation, two way ANOVAs were performed to test the effect of species, mixture and their interaction on the variability of the functional traits as quantified by RDPI. Within species, one way ANOVAs were used to compare the two mixtures.

Results:

Variability of functional traits: importance of phenotypic plasticity and genetic variability.

The species and mixture effects were significant for all traits (Table 1a) and the species x mixture interaction was significant for all traits except Fv/Fm, indicating that these traits respond differently to neighbour across the two species. For *D. glomerata* (Table 1b), all traits expressed a significant mixture effect. SLA expressed only a significant genotype effect while the other traits expressed only a significant genotype x mixture interaction. These two genetic sources of variation explained up to 43% of the phenotypic variability depending on the trait considered, while phenotypic plasticity explained between 57 and 84 % of the total variance.

For *S. caerulea* (Table 1c), only biomass, LDMC and Fv/Fm expressed a significant response to mixture. Biomass expressed only a significant genotype effect, while LDMC and SLA expressed only a significant genotype x mixture interaction. These two genetic sources of variation explained up to 17% of the phenotypic variability depending on the trait considered, and phenotypic plasticity explained between 83 and 90 % of the total variance.

Response to neighbours: intra vs. interspecific mixtures.

To compare the response to the two mixtures, we used the Log Response Ratio (LnRR) as a way to compare the individuals in each mixture type versus without neighbours to assess the effect of neighbours on individual' phenotype (Hedges et al. 1999, Oksanen et al. 2006). Negative values for LnRR indicate a decrease of the trait value in response to mixture compared to the control.

For both species, mixture effect was significant for biomass and LnRRs indicating a significant net competitive effect (translated by a reduction of biomass) in response to mixture (negative LnRR, Figure 1). In *D. glomerata*, the competitive effect is more important in the intraspecific mixture than in the interspecific mixture. For *S. caerulea*, the competitive effect was not significantly different between the two mixtures.

In *D. glomerata* all traits except SRR had significantly different responses to the two mixtures, as assessed through their LnRR (Figure 1). In intraspecific mixture, there was a significant decrease (negative LnRR) for Fv/Fm but significant net increase for SRR and SLA (positive LnRR), and no significant effect for LDMC (LnRR not significantly different from zero). In interspecific mixture, there was a significant increase for SRR and LDMC and no effect for Fv/Fm and SLA.

In *S. caerulea*, only LDMC and Fv/Fm expressed significant differences of LnRR values between the two mixtures (Figure 1). In intraspecific mixture, there was a significant decrease for LDMC and Fv/Fm, while SLA and SRR were not significantly different from zero. In interspecific mixture, there was a significant decrease for biomass and LDMC, and a significant increase for SLA and Fv/Fm. SRR did not show any significant response to interspecific neighbours.

Levels of phenotypic variability:

Relative distance plasticity index (RDPI, Valladares et al.2006) was used to compare levels of phenotypic plasticity between traits and species, with values ranging from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity). *D. glomerata* expressed higher values of RDPI, i.e. greater plasticity, than *S. caerulea* for all traits except height and number of leaves. For *D. glomerata*, RDPI was higher in the intraspecific than in the interspecific mixtures for all traits except LDMC for which the values of RDPI were the same in the two mixtures (Figure 2a). For *S. caerulea*, RDPI was greater for SLA and Fv/Fm in intraspecific mixture, whereas for Biomass, SRR and LDMC, RDPI was greater in the interspecific mixture (Figure 2b).

Discussion:

Importance of phenotypic variability for competitive response:

The two species expressed large levels of phenotypic plasticity for all traits in response to different neighbours. This observation confirms that biotic interactions can be an important source of variability for functional traits related to the competitive ability (Profitt et al. 2005, Whitlock et al. 2007, Fridley et al. 2007). In our experiment, most of the variability for functional traits was the result of the response to neighbour identity, especially for *S. caerulea* for which mixture type explained at least 80% of the variability of functional traits. These high values imply that most of the response of the two species to interactions with other plants is mediated by phenotypic plasticity rather than by genetic variability. This suggests

some limitation to the evolutionary potential of these species in response to plant-plant interactions.

Nevertheless, some genetic variability was observed within species in the form of genotype x mixture interactions, indicating that genotypes differed in their response to mixtures. *D. glomerata*, a species with traits representative of the competitive strategy (Gross et al. 2007), expressed genotype x mixture interactions for biomass and Shoot : Root Ratio, which are two relevant traits to quantify the magnitude and the nature of competition respectively (Goldberg et al. 1999), and are usually related to competitive effect (Goldberg and Landa 1991, Navas and Moreau-Richards 2005). *S. caerulea* showed genotype x mixture interactions for SLA and LDMC, and SLA has been related to competitive response of species (Gross et al. in press). Genotype x mixture interactions can be considered as an indicator of intransitivity for competitive networks between genotypes because they indicate that no genotype is best in all mixtures. This source of variation could be a mechanism allowing the maintenance of genetic diversity for *D. glomerata* by preventing the dominance by a single highly competitive genotype.

High levels of phenotypic variability for traits linked to competitive response were observed for both species, resulting from environmental and genetic sources. As a consequence, an intransitive network at the genotype level within species resulting from these variations of competitive abilities of the different genotypes is a likely mechanism of coexistence.

Comparing interspecific vs. intraspecific competition:

Our aim was to test the hypothesis that interspecific competition is less severe than intraspecific competition as a mechanism promoting species coexistence (Abrams 1983,

Chesson 2000). We will focus on two traits, biomass and Fv/Fm ratio, which reflect respectively the effects of mixtures on performance and physiological stress of plants.

Biomass is one of the most indicative traits of plant response to competition (Goldberg 1990) and expresses the global response of an individual to competition. This trait indicated that mixtures have a competitive effect on plant performance for both species and whatever the neighbour's identity. This confirms that *A. repens* as well as the two target species themselves imposed competitive effects. Differences between the two mixture types were observed only in *D. glomerata*, with a stronger biomass decrease in the intraspecific mixture. The response of *S. caerulea* did not differ between intra- and interspecific mixtures. This greater severity in intraspecific competition in *D. glomerata* cannot be attributed to a biomass effect since we accounted for the biomass of neighbours in our analyses of LnRR. This confirms our hypothesis that intraspecific competition for a competitive species like *D. glomerata* can be greater than interspecific competition.

The Fv/Fm ratio is an indicator of photosynthesis efficiency with optimal values around 0.8. A decrease of this trait indicates photoinhibition resulting from environmental stresses (Björkman and Demmig 1987, Krause and Weiss 1991). For both species, this trait indicated a greater photosynthetic stress in intra- than in interspecific mixture. In spite of the fundamental ecological differences between the two species this trait was the only one to express similar values as well as responses, indicating that intra- vs. interspecific mixtures had similar influences for both species. Therefore some additional mechanisms differed across the two species, resulting in the ultimately observed differences in patterns of biomass production (i.e. competitive outcome). In *S. caerulea*, negative effects of intraspecific competition on photosynthetic activity were thus regulated at the whole plant level, whereas this was not the case for *D. glomerata*.

On the one hand, the different responses observed for the competitive species *D. glomerata* depending on whether neighbours are conspecifics or not can explain the coexistence of several competitive species, since a greater within-species competition prevents a species from excluding all others (Tilman 1984, Holt et al 1994, Chesson 2000). An intransitive network resulting from more severe intraspecific competition could explain why so many species coexist even when competition is high, preventing the existence of a “super competitor”.

On the other hand this pattern did not apply to *S. caerulea*, a stress-tolerant species *sensu* Grime (1977). Following Grime’s theory, stress tolerant species are likely to develop adaptations to low and rare resource levels with high environmental stresses requiring metabolic adjustments (Grime 1979, Sibly and Grime 1986). As a consequence, competitive ability (effect and response) is likely to be low, and the “rule” of greater severity of intraspecific competition in order to allow species coexistence may not be relevant.

Experimental evidence supporting the hypothesis that intraspecific competition is more severe than interspecific competition is rare. A review on interspecific competition (Goldberg and Barton 1992) counted only four experiments allowing the comparison of the two types of competition. Only one study found the same result as ours while the others showed no differences. Interestingly, this study found a more severe intraspecific than interspecific competition for *Anthoxanthum odoratum*, a species found in similar habitats to *D. glomerata*, and no differences for another species, *Plantago lanceolata* (Berendse 1983). To our knowledge, no other studies have been conducted since this review. Our results suggest that intraspecific competition may be more severe for competitive species, but this observation needs to be confirmed by a greater number of experiments, as well as the variability of outcomes of intra- vs. interspecific competition across species. The dependency

of these results on the types of traits used for the assessment, and how these ultimately related to individual fitness, also needs to be assessed.

Levels of variability in response to competition

Phenotypic variability in response to competition can be large, and the severity of competition differed depending on the identity of neighbours. We hypothesised that, as a consequence of limiting similarity, a high level of competition will result in a high level of trait variation to escape this competition.

Results for both species support this hypothesis, even though the treatment under which competition is more severe differs across the two species. Indeed, greater variability was observed in response to intraspecific competition, which was the more severe competition for *D. glomerata*. For *S. caerulea*, competition was marginally more severe in response to interspecific competition, and plasticity was higher in this treatment for three traits, including biomass. Such levels of variability are in accordance with our prediction that *S. caerulea* is indifferent to the identity of neighbours. We propose that *S. caerulea* responded to competition in terms of environmental stresses resulting from neighbours rather than to the identity of the neighbours, leading to physiological adjustments rather than to a morphological response. Conversely, *D. glomerata* expressed a high variability for morphological and physiological response to competition, and this variability fluctuated depending on the severity of the competition resulting from different neighbours.

A competitive species like *D. glomerata* expressed a large sensitivity to neighbour identity by expressing a large amount of phenotypic change in response to competition and to different neighbours. Conversely, a non-competitive species like *S. caerulea* was sensitive to competition, but without differences across neighbour types. This species expressed less

phenotypic variability overall, including little phenotypic variability in response to competition, compared to *D. glomerata*. We conclude that phenotypic plasticity can not only be a means for competitive species to adapt to their abiotic environment, but also to adapt to their biotic environment by changing their phenotype according to their neighbour's identity. Competitive abilities of species can thus be influenced by environmental factors as well as by genetic factors resulting from intrinsic genetic variability or from the identity of their neighbours.

Conclusion

Our study highlights the importance of both phenotypic plasticity and genetic variability to explain the coexistence of species in spite of competitive interactions. Both the variation of the competitive ability (response) of species depending on the neighbour identity and the existence of intransitive networks at the level of genotypes and species can explain the coexistence of genotypes and species in interaction. Functional traits appear as a powerful way to study evolutionary (genetic diversity) and ecological (community functioning) consequences of species in competition.

Acknowledgements:

FG was funded by a PhD scholarship from the Cluster Environment of Région Rhône-Alpes. This work was conducted as part of the project ANR-05-BDIV-009-01 QDIV. It was conducted as part of CNRS Zone Atelier Alpes. We thank Brice Giffard and Marie Pascale Colace for assistance in plant culture and trait measurements, and the Station alpine Joseph Fourier for the logistic facilities at the Lautaret Pass.

Figure 1: Log response ratio (LnRR) for the traits of the two species in response to intraspecific and interspecific mixtures. The mean squares resulting from the ANCOVA on LnRR and their standard error were calculated for each trait in response to the two mixtures, with the total neighbour's biomass as covariate to take into account the biomass effect of the matrix. Asterisks next to the species name indicate significant differences between the two mixtures. Asterisks next to each bar indicate values that were significantly different from 0.

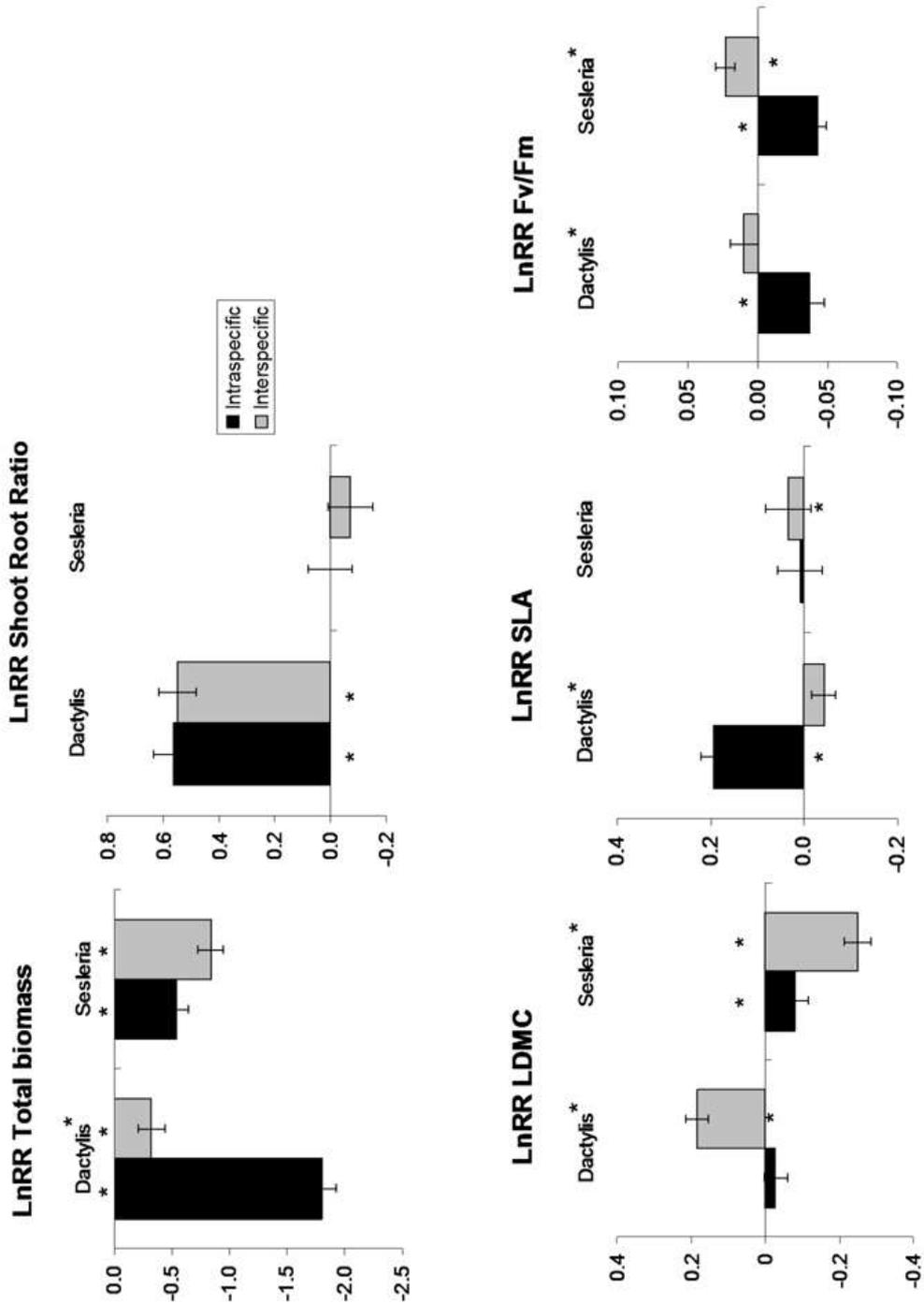


Figure 2: Relative distance plasticity index (RDPI) for traits (Btot: total biomass, SRR: Shoot : Root Ratio, LDMC: leaf dry matter content, SLA: Specific leaf area, Fv/Fm) of the two species in response to intraspecific and interspecific neighbours. Asterisks indicate significant differences between the two competition treatments.

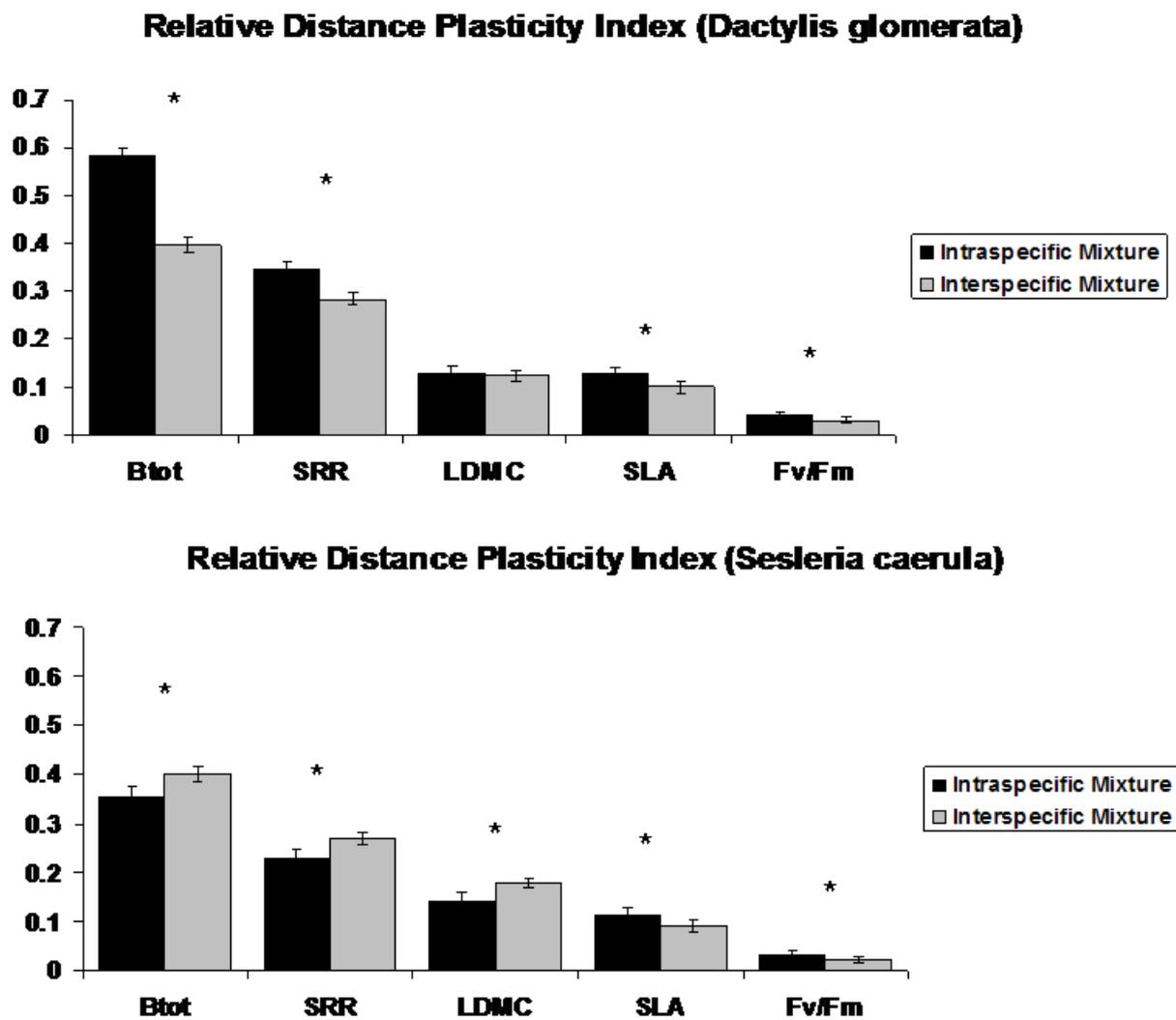


Table 1: ANOVAS for trait values.

a: effect of species, competition and their interaction on trait values.

b: effect of neighbours, genotype and their interaction on trait values for *Dactylis glomerata*

c: effect of neighbours, genotype and their interaction on trait values for *Sesleria caerulea*

The part of the variance explained by genotypic variability (H^2_G) and genotype x neighbours interaction ($H^2_{G \times T}$) are indicated as the percentage of total variance explained.

| a | | LDMC | | SLA | | Biomass | | |
|---|------------|------|----------|---------|----------|---------|----------|---------|
| | | Df | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value |
| | Species | 1 | 175,2095 | <0.0001 | 215,4012 | <0.0001 | 532,7143 | <0.0001 |
| | Neighbours | 2 | 1,5359 | 0,2166 | 5,6545 | 0,0038 | 46,2068 | <0.0001 |
| | SxN | 2 | 29,8463 | <0.0001 | 11,5754 | <0.0001 | 27,9149 | <0.0001 |

| | Df | Shoot Root Ratio | | Fv/Fm | |
|------------|----|------------------|---------|---------|---------|
| | | F ratio | p value | F ratio | p value |
| Species | 1 | 116,2746 | <0.0001 | 8,5521 | 0,0037 |
| Neighbours | 2 | 22,4192 | <0.0001 | 27,4264 | <0.0001 |
| SxN | 2 | 17,4967 | <0.0001 | 1,7083 | 0,1826 |

| b | | LDMC | | SLA | | Biomass | | |
|---|---------------------|------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | Df | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value |
| | <i>D. glomerata</i> | | | | | | | |
| | Neighbours | 2 | 7,6488 | 0,0039 | 24,4905 | <0.0001 | 34,6673 | <0.0001 |
| | Genotype | 9 | 2,1012 | 0,0857 | 5,5313 | 0,001 | 1,5395 | 0,2077 |
| | GxN | 18 | 2,4492 | 0,0014 | 1,2432 | 0,2311 | 1,9878 | 0,0123 |
| | H^2_G | | 9,563 | | 20,504 | | 4,259 | |
| | $H^2_{G \times N}$ | | 15,371 | | 2,641 | | 11,727 | |

| | Df | Shoot Root Ratio | | Fv/Fm | |
|---------------------|----|------------------|---------|---------|---------|
| | | F ratio | p value | F ratio | p value |
| <i>D. glomerata</i> | | | | | |
| Neighbours | 2 | 9,3556 | 0,0016 | 5,3737 | 0,0037 |
| Genotype | 9 | 1,2424 | 0,3307 | 1,6908 | 0,1634 |
| GxN | 18 | 5,8337 | <0.0001 | 2,0932 | 0,0076 |
| H^2_G | | 3,823 | | 5,568 | |
| $H^2_{G \times N}$ | | 39,155 | | 12,585 | |

| c | | LDMC | | SLA | | Biomass | | |
|---|--------------------|------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | Df | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value |
| | <i>S. caerulea</i> | | | | | | | |
| | Neighbours | 2 | 10,4584 | 0,0007 | 0,6016 | 0,5572 | 16,4107 | <0.0001 |
| | Genotype | 9 | 0,9742 | 0,4905 | 1,1682 | 0,3682 | 3,2825 | 0,0135 |
| | GxN | 18 | 1,7546 | 0,0361 | 1,9325 | 0,0172 | 1,2238 | 0,2494 |
| | H^2_G | | 0 | | 1,638 | | 14,106 | |
| | $H^2_{G \times N}$ | | 11,678 | | 13,781 | | 3,263 | |

| | Df | Shoot Root Ratio | | Fv/Fm | |
|--------------------|----|------------------|---------|---------|---------|
| | | F ratio | p value | F ratio | p value |
| <i>S. caerulea</i> | | | | | |
| Neighbours | 2 | 0,8761 | 0,431 | 19,8064 | <0.0001 |
| Genotype | 9 | 0,4922 | 0,8619 | 2,1251 | 0,091 |
| GxN | 18 | 1,6064 | 0,0652 | 1,3988 | 0,1511 |
| H^2_G | | 0 | | 8,055 | |
| $H^2_{G \times N}$ | | 10,119 | | 5,934 | |

References :

- Aarssen, L. W. 1992. Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. *Journal of Vegetation Science* **3**:165-174.
- Abrams, P. A. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **14**:359-376.
- Berendse, F. 1983. Interspecific competition and niche differentiation between *Plantago lanceolata* and *Anthoxanthum odoratum* in a natural hayfield. *Journal of Ecology* **71**:379-390.
- Björkman, O., and B. Demmig. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* **170**:489-504.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* **13**:115-155.
- Cahill, J., S. W. Kembel, and D. J. Gustafson. 2005. Differential genetic influences on competitive effect and response in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology* **93**:958-967.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:343-366.
- Chesson, P. L., and R. R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist* **117**:923-943.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**:1302-1310.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. TerSteege, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Craine, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* **93**:1041-1052.
- Fridley, J. D., J. P. Grime, and M. Bilton. 2007. Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. *Journal of Ecology* **95**:908-915.
- Goldberg, D. 1990. Components of resource competition in plant communities, J.B. Grace & D. Tilman edition. Academic Press Inc.

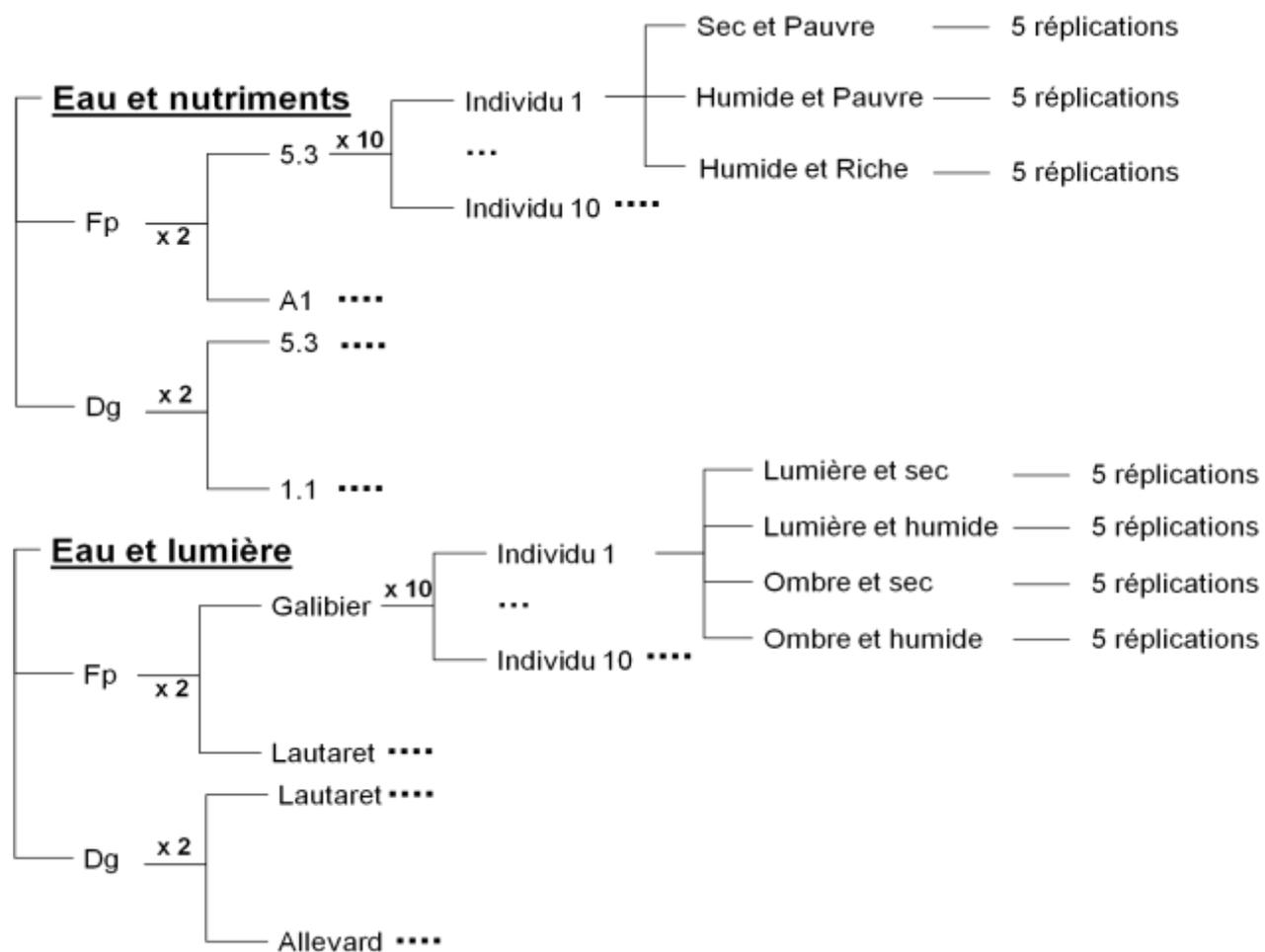
- Goldberg, D., and A. M. Barton. 1992. Patterns and consequences of interspecific competition in natural communities: A review of field experiments with plants. *The american naturalist* **139**:771-801.
- Goldberg, D., and K. Landa. 1991. Competitive effect and response: Hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of Ecology* **79**:1013-1030.
- Goldberg, D., T. Rajaniemi, J. Gurevitch, and A. Stewart-Oaten. 1999. Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* **80**:1118-1131.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The american naturalist* **111**:1169-1194.
- Grime, J. P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Gross, N., K. N. Suding, and S. Lavorel. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* **18**:289-300.
- Hedges, L., J. Gurevitch, and P. Curtis. 1999. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology* **80**:1150-1156.
- Holt, R., J. Grover, and D. Tilman. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The american naturalist* **144**:741-771.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* **203**:1299-1309.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**:166-172.
- Hutchinson, G. E. 1961. The Paradox of the Plankton. *The american naturalist* **95**:137.
- Johnson, M. T. J., R. Dinnage, A. Y. Zhou, and M. D. Hunter. 2008. Environmental variation has stronger effects than plant genotype on competition among plant species. *Journal of Ecology* **96**:947-955.
- Jouglet, J.-P. 1999. *Les végétations des alpages des Alpes françaises du Sud. Guide technique pour la reconnaissance et la gestion des milieux pâturés d'altitude*, Cemagref Editions, Grenoble edition.
- Krause, G. H., and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology* **42**:313-349.
- Lankau, R. A., and S. Y. Strauss. 2007. Mutual feedbacks maintain both genetic and species diversity in a plant community. *Science* **317**:1561-1563.

- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The american naturalist* **101**:377-385.
- MacArthur, R. H., and E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**:373-387.
- Navas, M.-L., and J. Moreau-Richard. 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species. *Acta oecologia* **27**:107-114.
- Oksanen, L., M. Sammul, and M. Magi. 2006. On the indices of plant-plant competition and their pitfalls. *Oikos* **112**:149-155.
- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The american naturalist* **100**:65.
- Proffitt, E. C., R. L. Chiasson, A. B. Owens, K. R. Edwards, and S. E. Travis. 2005. *Spartina alterniflora* genotype influences facilitation and suppression of high marsh species colonizing an early successional salt marsh. *Journal of Ecology* **93**:404-416.
- Shipley, B., and P. Keddy. 1994. Evaluating the evidence for competitive hierarchies in plant communities. *Oikos* **69**:340-345.
- Sibly, R. M., and J. P. Grime. 1986. Strategies of resource capture by plants — Evidence for adversity selection. *Journal of theoretical biology* **118**:247-250.
- Taylor, D. R., and L. W. Aarssen. 1990. Complex competitive relationships among genotypes of three perennial grasses: implications for species coexistence. *The american naturalist* **136**:305-327.
- Tilman, D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology* **65**:1445-1453.
- Tilman, D. 1986. Nitrogen limited growth in plants from different successional stages. *Ecology* **67**:555-563.
- Tilman, D. 1987. The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The american naturalist* **129**:769-774.
- Tilman, D., and S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pages 13-25 in R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago press, Chicago.
- Valladares, F., D. Sanchez-Gomez, and M. A. Zavala. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**:1103-1116.
- Whitlock, R. A. J., J. P. Grime, R. Booth, and T. Burke. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. *Journal of Ecology* **95**:895-907.

Chapitre 3 : Variabilité en réponse à des changements du niveau des ressources (eau, lumière, nutriments).

Expériences en conditions contrôlées





Récapitulatif des différentes espèces transplantées, avec les populations échantillonnées pour chaque espèce. Pour chaque population, dix individus ont été prélevés dans deux populations à des altitudes différentes. Après une période de multiplication végétative, des clones de chaque individu ont été replantés dans les deux sites de prélèvement pour chaque espèce. Une modalité avec ou sans voisins (suppression de la végétation avoisinante) a été mise en place. Pour simplifier la lecture, des pointillés indiquent une arborescence similaire à celle de la branche sœur.

Chapitre 3 : Réponse à des changements du niveau des ressources (eau, lumière, nutriments)

Démarche scientifique et objectifs :

Le facteur complexe que représente un changement altitudinal peut être caractérisé par la combinaison d'une multitude de facteurs de ressources plus simples (Austin 1976). De même, la compétition et, d'une manière plus globale les interactions biotiques, impliquent des réponses conditionnées (cf Tilman/Grime) par les facteurs de ressource, la compétition se faisant en général pour une ressource limitante (lumière par exemple). Ainsi, mieux comprendre la réponse des espèces aux conditions locales de l'environnement nécessite une meilleure connaissance de la réponse aux facteurs simples et essentiels responsables de ces conditions locales : les ressources.

Dans ce but, nous avons mis en place pour deux espèces (*Dactylis glomerata* et *Festuca paniculata*) des expériences visant à estimer la variabilité de leurs traits fonctionnels en fonction du niveau de ressources. Nous avons testé différents facteurs : un gradient de productivité par manipulation simultanée de l'eau et des nutriments (3a) et différentes combinaisons du niveau d'eau et de lumière (3b). Ainsi nous avons pu tester si ces facteurs ont la même importance pour les deux espèces (H1). En effet, puisque ces deux espèces diffèrent par leur écologie et leur stratégie d'utilisation des ressources, nous attendons des différences pour les valeurs de traits fonctionnels et leurs variabilités (H2). Dans la continuité du chapitre 1, nous avons comparé des populations provenant de parcelles avec des pratiques agricoles contrastées ou provenant d'altitudes différentes afin de comprendre si le maintien de populations avec différentes valeurs de traits pouvait être expliqué par des réponses différentes aux facteurs de ressource (H3).

Le choix de ces facteurs environnementaux a été fait pour tenir compte des processus importants expliquant la structuration de la végétation, c'est-à-dire les pratiques agricoles, modifiant l'utilisation des terres et les niveaux de ressources, et l'altitude dont les variations majeures sont reliées à des gradients d'humidité/pluviométrie et de lumière⁵ (figure 33).

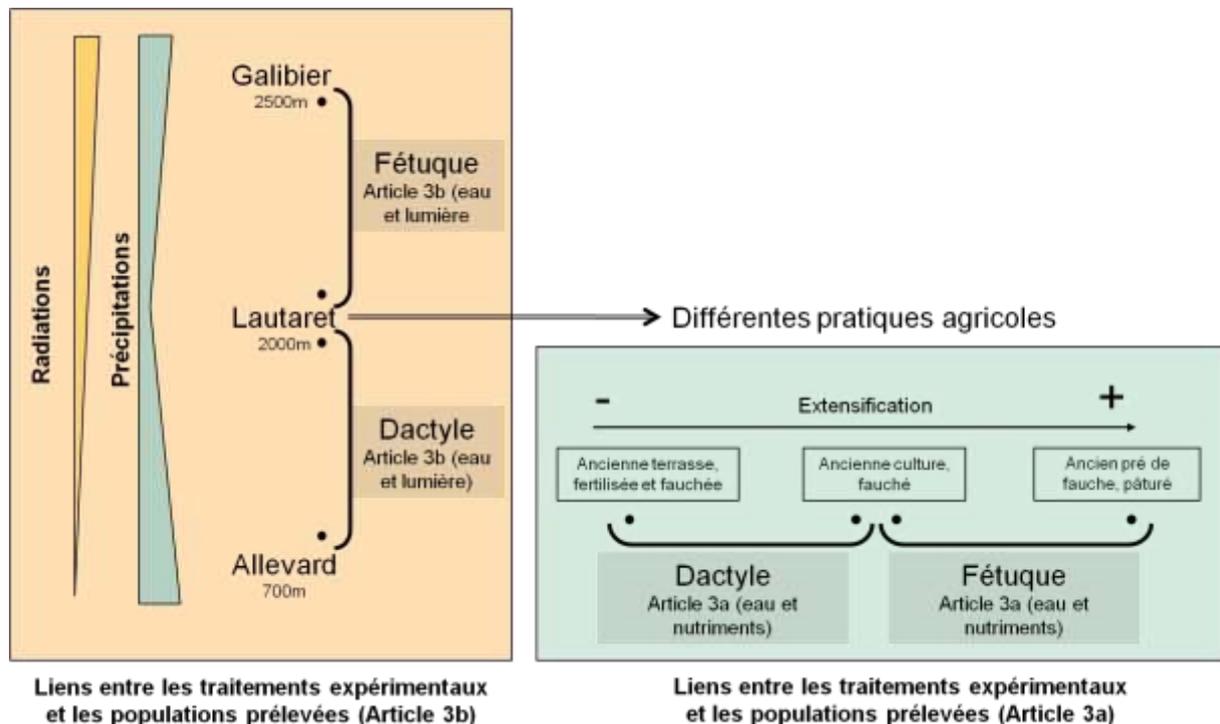


Figure 33 : Présentation synthétique des différences environnementales entre les populations prélevées en conditions naturelles pour les deux espèces, en lien avec les traitements environnementaux appliqués en conditions contrôlées.

Production scientifique :

Grassein F., Till-Bottraud I. and Lavorel S. Resource use strategies for plants: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. En préparation pour *Annals of Botany*.

⁵ La température est un facteur important le long d'un gradient altitudinal, mais complexe à manipuler en conditions contrôlées. La lumière est aussi un paramètre modifié par les pratiques agricoles, mais de manière indirecte par la structure de la végétation en réponse à une croissance des plantes dans des milieux riches par exemple (Quetier 2006).

Grassein F., Lavorel S., Kebli, S. and Till-Bottraud I. Response of two herbaceous species to light and water availabilities. When one ecophysiological trait (SLA) is sufficient to summarise resource use strategy differences. En préparation pour Functional Ecology.

Synthèse :

H1 : Réponse des espèces à différents facteurs de ressource.

Comme en réponse à l'altitude, les deux espèces expriment une réponse importante aux manipulations des ressources. Cependant, l'intensité de la réponse dépend de l'espèce et de la ressource considérée. Tandis qu'une forte réponse est observée pour *Dactylis glomerata* face à une modification de la disponibilité en eau, en lumière ou en nutriments, *Festuca paniculata* ne montre une variabilité importante qu'en réponse à la lumière, la réponse étant beaucoup plus faible voire absente à la disponibilité en nutriments et en eau respectivement. *Dactylis glomerata* exprime donc une variabilité en réponse à plus de facteurs de ressources que *Festuca paniculata* ainsi qu'une plasticité phénotypique plus importante.

H2 : Des différences selon les stratégies

En accord avec la stratégie d'utilisation des ressources de chaque espèce, nous avons observé des valeurs moyennes de traits pour la surface spécifique (SLA) et pour la teneur en matière sèche (LDMC) des feuilles différentes entre les deux espèces. Toutefois, la réponse globale des deux espèces semble passer par différents traits. Par exemple la LDMC répond à la lumière pour la fétuque mais pas pour le dactyle dans les mêmes conditions. De même en réponse à un gradient de productivité, certains traits répondent pour le dactyle mais pas pour la fétuque, et inversement pour d'autres traits. Il serait pertinent d'approfondir ce lien entre réponse des traits et stratégie des espèces, car si la réponse aux modifications de l'environnement est permise par différents traits en fonction de la stratégie considérée, on peut imaginer que des réponses similaires en termes de performance (valeur sélective) puissent être réalisables par différentes combinaisons de traits, rejoignant l'idée de design alternatifs (Marks et Lechowicz 2006).

Nous avons observé que la variabilité intraspécifique, souvent considérée comme négligeable, est très présente pour les traits fonctionnels, et parfois suffisamment importante pour surpasser les différences entre espèces. C'est le cas avec la LDMC qui, le long du

gradient de productivité, peut varier pour le dactyle de manière à ce que les valeurs soient égales à celles de la fétuque, malgré des stratégies différentes. Il est donc important d'étudier la réponse de ces traits à l'environnement en ce qui concerne leurs valeurs moyennes mais aussi de considérer l'environnement où les traits sont mesurés, les valeurs pouvant varier en fonction des conditions environnementales.

H3 : Différence entre populations

Dans le chapitre 1, nous n'avons pas observé d'adaptation locale malgré des différences de valeurs de traits entre populations. En réponse à différents niveaux de disponibilité en ressources, nous n'avons observé que peu de différences entre les populations pour leurs valeurs de traits, que celles-ci proviennent de différents usages dans un paysage, ou de différentes altitude. En lien avec l'article 1, les différences entre populations observées pour la fétuque et le dactyle en réponse à un changement d'altitude ne semblent pas être expliquées par des différences liées à la réponse à la disponibilité des ressources. En revanche, les différentes populations au sein d'une espèce expriment des niveaux de plasticité phénotypique ainsi que d'intégration phénotypique différents. Pour la fétuque aussi bien que pour le dactyle, nous avons pu observer pour les populations d'altitude moins élevée plus de plasticité et moins d'intégration phénotypique que dans les populations de plus haute altitude. Toutefois, la réponse à la disponibilité des ressources n'est pas différente pour les différentes populations, avec des valeurs similaires pour la plupart des traits fonctionnels dans les différents traitements. La seule différence que nous avons pu observer entre les différentes populations se fait donc pour les capacités ou les limitations à exprimer de la variabilité en réponse à un changement environnemental.

Un résultat important à considérer cependant est que les corrélations entre traits sont elles aussi plastiques, et le réseau de corrélations entre traits peut ainsi être modifié en fonction des conditions environnementales mais aussi des espèces. Nous avons ainsi observé (figure 34) que pour des conditions environnementales similaires, les deux espèces étudiées exprimaient des niveaux d'intégration différents, avec des minima et des maxima correspondant à des traitements différents. Il est donc essentiel de tenir compte des valeurs aussi bien que de la variabilité des traits fonctionnels pour comprendre avec précision comment se répartissent les populations ainsi que les espèces le long des gradients écologiques.

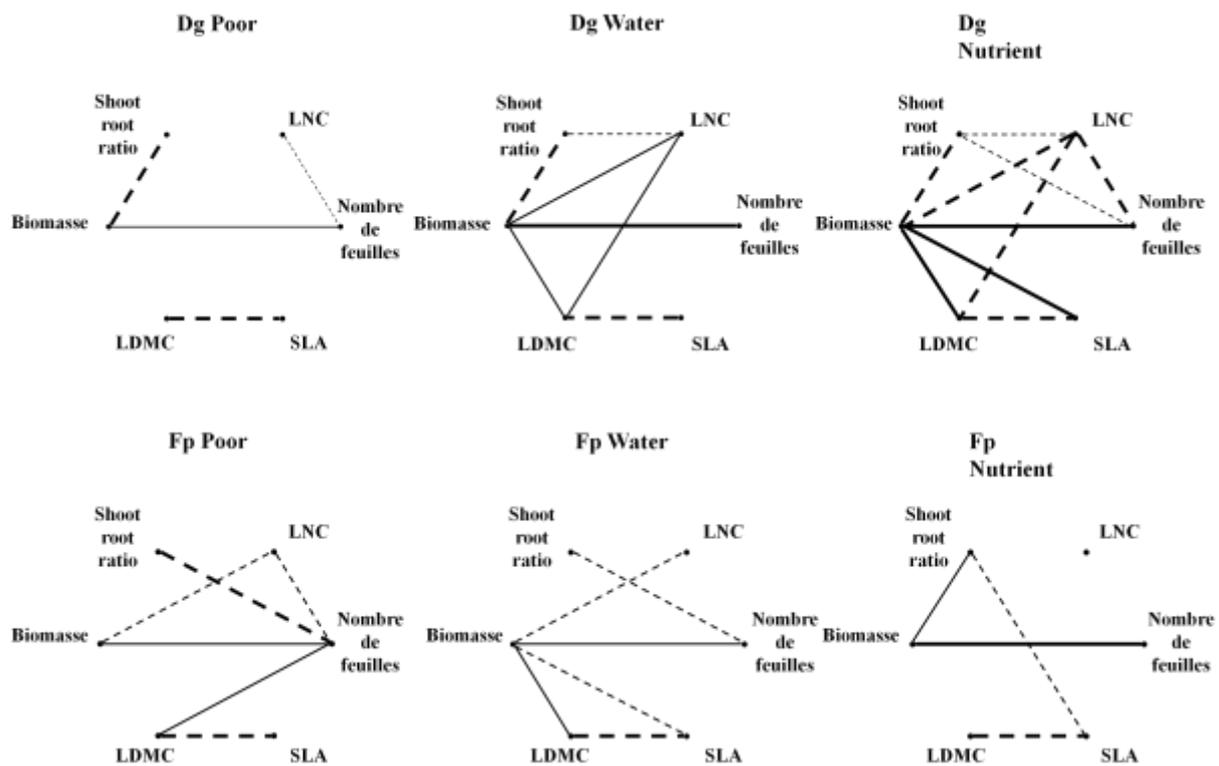


Figure 34 : Corrélations phénotypiques entre les traits fonctionnels dans trois traitements pour le dactyle (Dg) et la fétuque paniculée (Fp) (article 3a pour les conditions de l'expérience). Les traits pleins indiquent une corrélation positive et les traits en pointillés une corrélation négative. Une ligne fine indique une corrélation significative au seuil d'erreur de 5% et une ligne épaisse au seuil d'erreur de 1%.

Chapitre 3: Article 3a.

Resource use strategies for plants: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species.

Fabrice Grassein, Irène Till-Bottraud and Sandra Lavorel

En préparation pour *Annals of Botany*

Original article

Resource use strategies for plants: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species.

Fabrice Grassein¹, Irène Till-Bottraud¹ and Sandra Lavorel^{1,2}

¹ Laboratoire d'écologie alpine, CNRS UMR 5553, Université Joseph Fourier, BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

² Station alpine Joseph Fourier, CNRS UMS 2925, Université Joseph Fourier, BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

Corresponding author: Fabrice Grassein, Email: fabricegrassein@aim.com

Telephone : +33476635733

Fax : +33476514279

Contributing authors: Irène Till-Bottraud, Email: irene.till@ujf-grenoble.fr

Sandra Lavorel, Email: sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

Running title: Resource use strategies for plants: the importance of phenotypic plasticity

fabricegrassein@aim.com

Abstract:

Background and aim: Functional traits are indicators of plants interactions with their environment and an increasing literature indicates that the resource use strategies of species can be defined with some key functional traits. However little information is available about their variability in response to environmental changes. We investigated the importance of genetic variability and phenotypic plasticity in the phenotypic variability of two subalpine species in response to a similar environmental change.

Methods: In a greenhouse experiment, *Dactylis glomerata* and *Festuca paniculata* with different resource use strategies were submitted to a productivity gradient. Functional traits were measured on different genotypes to quantify and compare the magnitude of phenotypic plasticity and genetic variability. Levels of plasticity were also compared for the two species.

Key Results: Phenotypic plasticity and genetic variability explain phenotypic variation, with larger amounts of variability resulting from phenotypic plasticity. The exploitative species, *Dactylis glomerata*, expressed more plasticity than the conservative species, *Festuca paniculata*. Only three functional traits (specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC) and leaf dry matter content (LDMC)) expressed different patterns of constancy or plasticity between species. Therefore values but also responses of these three traits, already noticed as relevant predictor of the resource use strategy, may be linked to species' strategies.

Conclusions: Our results demonstrate that genetic variability and phenotypic plasticity allow phenotypic variation, and suggest that constancy/plasticity as well as the values for SLA, LNC and LDMC can be used to characterise species resource use strategies.

Key words: plant functional traits, resource use strategy, phenotypic plasticity, genetic variability, *Dactylis glomerata*, *Festuca paniculata*, productivity gradient, constancy, subalpine grasslands.

Introduction

In order to understand the relationships between species diversity and environmental processes, some ecological analyses simplify the existing diversity by grouping species into homogeneous groups called “functional groups” according to their structural and functional characteristics (traits) (Gitay and Noble, 1997). Taking a different view point, evolutionary biology shows that the keystone of evolution is diversity, and that species are extremely variable for many traits. Far from being exclusive, ecological and evolutionary concepts can be used together for the study of functional traits in order to bring new insights in functional ecology. This study contributes to this endeavour by studying the response abilities of plant species to environmental gradients in terms of their functional traits.

Functional traits are indicators of plant responses to environmental factors and species can be grouped depending on similarities in their response to given environmental changes (Lavorel *et al.*, 1997) and can be used to predict the consequences of global changes (Chapin 2003). Important efforts have been devoted to study the relationships between functional traits and environmental factors, leading to the identification of several axes, of which a major one is related to the resource use strategy and leaf life span of species (Chapin *et al.*, 1980; Reich *et al.*; 2003; Diaz *et al.*, 2004; Wright *et al.*; 2004). At one end of this axis, species are dominant in resource rich habitats and are characterised by short leaf life span with fast tissue turnover, high resource capture and fast growth abilities. This resource exploitation strategy is characterised by some functional traits related to leaf life span and to the ability to acquire resources, such as a high specific leaf area (SLA), photosynthetic capacity (A_{mass}) related to photosynthetic efficiency, or leaf nitrogen content (LNC) correlated with plant growth rate (Reich *et al.*, 1997, 1999; Wright *et al.*, 2004). At the other end of this axis, species have slower tissue turnover with longer leaf life span and are characterized by lower SLA and LNC

(Reich *et al.*, 1992). Their resource conservative strategy involves some other traits that enhance nutrient conservation, (Chapin *et al.*, 1980; Poorter and Garnier, 1999). One example is a large investment in high density tissues for which leaf dry matter content (LDMC) is a good estimator (Ryser and Urbas, 2000). The importance and the relevance of these three leaf traits referred to “functional markers” (LNC, SLA and LDMC, Garnier *et al.*, 2004) in the characterisation of the two strategies have been globally and locally demonstrated (Garnier *et al.*, 2001; Wright *et al.*, 2004; Diaz *et al.*, 2004).

No environment can be considered constant and plants have to cope with spatial and/or temporal environmental heterogeneity leading to phenotypic variability. This variability is produced by two mechanisms. The first one is genetic variability: different genotypes produce different phenotypes and as a consequence are selected in contrasted environments depending on their traits values. Natural selection, shaping the association between genotype and environment by selecting the genotype expressing the most appropriate phenotype, can lead to the creation of different ecotypes in different environments over small scales (Linhart and Grant, 1996; Joshi *et al.*, 2001). Genetic variability will be expressed among individuals of the same species, but will not enable a single genotype to be present in different environments. The second mechanism, phenotypic plasticity, is the ability of one genotype to express different phenotypes depending on environmental conditions and can allow a genotype to be present in different environments (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986; Pigliucci, 2001; De Witt and Scheiner, 2004; Sultan 2004). Both mechanisms are important. Natural selection is acting on existing genetic variability and the time lag between the cue and the response can be long, especially for long-lived species. Conversely phenotypic plasticity does not require genetic variation and allows a more precise and quicker response to environmental change, but is usually considered as unsuitable to support extreme phenotypic

changes. These two mechanisms appear thus as complementary responses of species to environmental heterogeneity.

In the study of resource use strategies, trait variability is usually not considered, and sometimes avoided to allow a better constancy of species rankings (Garnier *et al.*, 2001). However, exploitative species are dominant in favourable environments thanks to their ability to respond to nutrient availability. They are supposed to be more variable and specifically to express more phenotypic plasticity than conservative species in order to be able to exploit the supply of nutrients (Crick and Grime, 1987; Lavorel *et al.*, 2008). Bradshaw (1965) recognized two forms of phenotypic plasticity, morphological and physiological plasticity, each of them associated with different costs and ecological consequences. Morphological plasticity is hypothesised to be prominent in resource rich environments while physiological plasticity will be expressed in more stressful environments (Crick and Grime, 1987; Grime and Mackey, 2002). As a consequence, morphological traits should be more plastic than physiological traits for exploitative species, whereas conservative species should express more phenotypic plasticity for physiological traits.

Alpine grasslands are a relevant model to study global changes (Sala *et al.*, 2000; Körner, 2003; Thuiller *et al.*, 2005). A large diversity of habitats can occur over short distances, mainly in relation to altitudinal gradients with diversified environmental conditions and to human activities influencing the distribution of grassland types and also their species composition. This could be responsible for community-level trait variation in response to management change as observed by Quetier *et al.* (2007). As plant life span (typically in the order of decades) is probably longer than the rapid recent land use dynamics, and as habitats are very close to each other, we expect that phenotypic plasticity will be the most important source of variation for functional traits. Local adaptation is less likely but could also occur in

contrasted habitats if natural selection is strong enough to counter the homogenising effects of gene flow.

We studied the phenotypic response of two coexisting species of subalpine grasslands of the French Alps to a productivity gradient in a greenhouse experiment. Our aim was to compare the patterns of response and the sources of trait variation (genetic variability and phenotypic plasticity) for two species with contrasted resource use strategies, one exploitative, *Dactylis glomerata* L., and one conservative, *Festuca paniculata* (L.) Schinz and Thell. More specifically, we tested the following predictions.

1) The response of functional traits to environment can be mediated by different sources of variation: 1a) little genetic differentiation is present between populations under contrasted management but within short distances and 1b) most of the phenotypic variability for functional traits will be the result of phenotypic plasticity rather than genetic variability.

2) The two species differ in their level of variability, with more variability for the exploitative species. Morphological traits are expected to express more variability than physiological traits for the exploitative species. The opposite is predicted for the conservative species.

Our results suggest that resource exploitation strategies are characterized by different trait values but also by different patterns of response to a fertility gradient, a hypothesis that needs testing over larger sets of exploitative vs. conservative species.

Materials and Methods

Study species and origin of plant material

Festuca paniculata (Fp) and *Dactylis glomerata* (Dg) are two common species in the French Alps, with different altitudinal ranges but coexisting in subalpine grasslands, such as

at the Lautaret Pass (2100 m, 100 km south east of Grenoble). This site was chosen because past and present grassland management types form a fine-grained mosaic (Quétier, 2006) and the two species are dominant in different fields depending on their management. *Fp* dominates in less fertile, never ploughed grasslands while *Dg* dominates sites with moderate to high water and nutrient availabilities, usually formerly ploughed and subsequently fertilized grasslands. Management activities can have a strong effect on grassland processes and can influence the species composition. As a consequence, these two species are able to coexist in some sites thanks to recent management dynamics (Quétier *et al.*, 2007). Both species are tall cespitose grasses with sexual and vegetative reproduction by tillering. They however differ in their resource use strategy and associated traits: *Dg* is described as an exploitative species while *Fp* is a conservative species (Gross *et al.*, 2007).

Experimental design

During September 2004, we sampled for each species two populations at the Lautaret Pass in two sites separated by at least 3 kilometres and differing in their management and their dominant species. Sites for *Fp* were one formerly cultivated site and nowadays mowed and one never ploughed site, mowed until ca. 20 years ago and now under extensive grazing. This last site was also sampled for *Dg*, and compared to a formerly ploughed site managed with fertilization and mowing for at least 50 years.

For each species and population, ten genotypes (at least two meters apart) were collected in the fall and cultivated in a common garden at Grenoble during the winter in order to decrease the contrast between the different environments of origin and allow vegetative multiplication.

During February 2005, twenty four ramets of each genotype were isolated, cut to three centimetres for the aerial parts and five centimetres for the roots and planted in plug trays (35 cells, 6 cm diameter). To further reduce the conditioning effect of the environment of origin,

plants were cultivated in a greenhouse in Grenoble with a soil mixture of ½ potting compost (Castorama®) and ½ perlite, and were watered every other day. After one month, surviving ramets were standardized to 5 cm (for aerial parts and roots) and fresh biomass (later used as initial biomass) was measured before planting in 9 x 9 cm pots with a soil mixture composed of 2/3 sand, ¼ perlite and 1/12 potting compost. This mixture corresponds to the lower range of nutrient availability measured in the study site's grasslands (Gross *et al.*, 2007).

After two weeks of acclimation in the greenhouse with watering every two or three days, three treatments were applied:

1- Low levels of water and nutrients (“poor” treatment): 25 ml of tap water twice a week during April and May, increased to 50 ml twice a week during June and July to adjust to the warmer temperatures.

2- High level of water and low level of nutrients (“water” treatment): 100 ml of tap water twice a week, 200 ml in June and July.

3- High levels of water and nutrients (“nutrient” treatment): 100 ml of KNOP solution (2 g $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, 2g KNO_3 , 0.5 g KH_2PO_4 , 0.5 g $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ and FeCl_3 as trace elements, in 10 L of water) twice a week, 100 ml of KNOP solution and 100 ml of water during June and July.

These three treatments represent a productivity gradient. The low water and high nutrient combination was not used because the aim of this experiment was not to predict the response of species to water and nutrients, but only to compare the response of species to the environmental gradient observed in natural conditions where these species occur. This combination is almost equivalent to the poor treatment (Volis *et al.*, 2002), and is moreover not representative of available habitats in natural systems (nutrient availability is usually limited by water availability).

One clone from each genotype was set in a randomly assigned position in one of six (*Dg*) or five (*Fp*) glasshouse blocks in a randomised complete block design. The difference in the number of blocks was due to a lower survival of *Fp* after transplantation. Each experimental block included the three treatments in a split plot design, each treatment (main plot) containing one clone of each genotype (subplot) (Underwood, 1997). All genotype x treatment combinations were present only once in each block, and so replicated five or six times for *Fp* and *Dg* respectively. The experiment ran from mid-April to mid-July 2005 (13 weeks). The two species were grown in separate areas of the greenhouse.

Measurements and analyses

At the end of the experiment, we measured several functional traits on each plant following standardised methods (Cornelissen *et al.*, 2003): height, number of leaves, length and width of the last mature leaf, Leaf Dry Matter Content (LDMC), Specific Leaf Area (SLA), above and belowground biomass to calculate Shoot : Root Ratio and total biomass. Leaf Nitrogen Content (LNC) was measured using a CHONS microanalyser (Carlo Erba 1500). LDMC, LNC and SLA were considered as soft ecophysiological traits (Hogdson *et al.*; 1999) and as markers of plant functions like resource use or photosynthesis (Lambers and Poorter, 1992; Wright *et al.*, 2004), while the other traits are morphological traits.

Statistical analyses were performed using JMP 5 (SAS institute). When necessary, data were log- or arcsine square root-transformed to conform to the hypotheses of normality and homogeneity of variance. Initial biomass was used as a covariate.

To compare levels of phenotypic plasticity, a relative distance plasticity index (RDPI, Valladares *et al.* 2006) ranging from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity) can be obtained for each genotype as $RDPI = \frac{\sum(d_{ij} \rightarrow i'j') / (x_{i'j'} + x_{ij})}{n}$ where n is the total number of distances. For a trait x , phenotypic plasticity is considered as a random variable, each

realisation being described by the absolute distance between two randomly selected replicates (j and j') of the same genotype belonging to different treatments (i and i' , where i is always different from i' , as replicates were grown in different treatments). Therefore, relative distances $rd_{ij \rightarrow i'j'}$ are defined as $d_{ij \rightarrow i'j'}/(x_{i'j'} + x_{ij})$ for all pairs of replicates of a given genotype grown in different treatments. This index gives an unbiased estimation of the levels of phenotypic variation and allows the exploration of plasticity with strong statistical power to test for differences in plasticity between genotypes and species (Valladares *et al.*, 2006). One value of RDPI was calculated for each trait and genotype across treatments, and one way ANOVAs were performed to compare RDPI between species. Because RDPI ranges from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity), the index was arcsine square root transformed prior analysis.

Type III analyses of variance (ANOVA) were used to identify the sources of variation of functional traits in order to separate genetic and environmental (i.e. plasticity) effects on phenotypic variation, and to detect potential population differentiation. We tested the effects of block, treatment, population and genotype nested within population and all their possible interactions. Genotype and block were considered as random factors, and error terms were corrected accordingly. The population effect was tested in order to detect a genetic adaptation of genotypes to their environment of origin (maternal effects and local adaptation).

Broad sense heritabilities were calculated as $H^2 = V_G/V_P$, where V_G and V_P are the genetic and total components variance respectively estimated in the previous ANOVA (Falconer and Mackay, 1996). The broad sense heritabilities were used to estimate the part of the phenotypic variability due to differences between genotypes without influences of treatment, bloc and population.

Results

Mean values for all traits except height were significantly different between the two species (Table 1), and consistent with previously described strategies (Gross *et al.*, 2007). *Dg* was bigger with a greater number of leaves, greater biomass, longer and wider leaves. *Dg* had also higher values of LNC and SLA and lower values of LDMC compared to *Fp*.

Sources of phenotypic variation

Only few traits expressed a significant difference between populations. No trait was significantly different between populations for *Fp* (Table 2). For *Dg*, only leaf length and Shoot : Root Ratio expressed a significant population differentiation. There was a significant population x environment interaction in *Dg* for total biomass only.

For most traits, a significant part of the variation was the result of genetic variability in both species, and more so for *Dg* (Table 2). Broad sense heritabilities ranged from 0 to 0.25 depending on species and traits (Table 3). The genotype effect was significant in *Dg* for all traits except height. Conversely, genotypic differentiation in *Fp* was significant for 5 traits out of 9 (height, leaf length, leaf width, total biomass and Shoot : Root Ratio). The genotype x environment interaction was significant for only four traits: number of leaves and total biomass for both species, and leaf width or leaf length for *Dg* and *Fp* respectively.

All traits varied significantly across treatments (Table 2) except LNC in *Dg* and SLA and LDMC in *Fp*. For morphological traits (Figure 1a-f), the patterns of response were consistent across species, with an increase in trait values along the productivity gradient, although strongest and most significant changes were observed in response to increased fertility from the water to the nutrient treatment. Species differed only in the magnitude of

their response, with a stronger response to fertility for *Dg* compared to *Fp* (Figure 1 and Table 1, significant species x treatment interactions) for all traits except height and Shoot : Root Ratio. Leaf ecophysiological traits showed contrasted patterns across species (Figure 1 g and i). SLA and LDMC expressed no variation across treatments for *Fp* but expressed some response for *Dg*. Conversely, no significant variation was observed for LNC in *Dg* in response to treatments, while there was a significantly lower value of LNC for *Fp* in the water treatment compared to the other two treatments.

Levels of phenotypic variation

We observed high values of RDPI for most functional traits (Figure 2). When comparing the levels of plasticity between traits, all morphological traits except leaf width were more plastic than ecophysiological traits (SLA, LNC, LDMC), and this was true for both species (see Figure 2). We also found significant interspecific differences in RDPI for all traits (Figure 2), with all traits except LNC being more plastic for *Dg* than for *Fp*.

Discussion

Along a productivity - resource availability gradient, both species expressed a large amount of phenotypic variability for functional traits. As hypothesised, little genetic differentiation for functional traits between populations was detected in this experiment. Moreover we cannot exclude that the population differentiation is the result of different environments of origin since the different populations are under contrasted management, and preformation of leaf structures is common in alpine species (Diggle, 1997; Meloche and Diggle, 2001). Most of the variability observed was the result of phenotypic plasticity rather

than genetic variability that never explained more than 25% of the variation. Such a high level of phenotypic plasticity compared to genetic variability is quite uncommon (Pigliucci and Kolodynska, 2002) but highlights the importance of environmental variation on plants in heterogeneous environments. However, genetic variability was also significant confirming that phenotypic plasticity and genetic variability are not mutually exclusive in explaining intraspecific trait variation (Pigliucci 2001; De Witt and Scheiner, 2004).

The exploitative *D.glomerata* was significantly more plastic than *F.paniculata*, except for one trait LNC, and morphological traits were more plastic than ecophysiological traits in both species. Plasticity for ecophysiological traits was not restricted to the conservative species *F.paniculata*, but was also found in the exploitative species *D.glomerata*. This plasticity may allow the exploitative species to adapt finely to local environments in order to efficiently use the available resources and to express strong plasticity for morphological traits that may play a role in competitive interactions. As a matter of fact, although the relationships between growth and ecophysiological traits remain correlative ('soft' traits; Hodgson *et al.*, 1999), numerous studies indicate that fast growth is associated with specific physiological and structural adjustments in the acquisition and use of resources (Garnier, 1991; Glimskär and Ericsson, 1999; Poorter and Nagel, 2000; Grime and Mackey, 2002; Wright *et al.*, 2004).

Similarly to two previous studies conducted at the same study site (Gross *et al.*, 2007; Quétier *et al.*, 2007), the two species expressed values consistent with their ecological strategies, *D.glomerata* had high values for LNC and SLA and *F.paniculata* had high values for LDMC. All morphological traits increased along the resource gradient for both species, with a stronger response of *D.glomerata* to resource availability. However, species differed in their responses for ecophysiological traits, with a response to treatment for SLA and LDMC

in *D.glomerata* and only for LNC in *F.paniculata*. We therefore hypothesise that exploitative species are characterised by the ability to express high and constant values for LNC, while conservative species are characterised by high and constant values of LDMC across a gradient of resource availability. These results were confirmed in an inter-site analysis across the French Alps, where three exploitative species (*Dactylis glomerata*, *Agrostis capillaris*, *Phleum alpinum*) showed significant variability in LDMC in response to plot-level fertility, while LDMC was invariant in three more conservative species (*Bromus erectus*, *Nardus stricta*, *Sesleria caerulea*) (Lavorel *et al.*, 2008).

Plant response to environmental variation includes passive limitation of growth under low resource conditions as well as active developmental plasticity that enhances resource acquisition in each resource environment (Sultan and Bazzaz, 1993; Sultan, 1995). Phenotypic plasticity is not always adaptive (Gould and Lewontin 1979, Van Kleunen and Fischer, 2005; Valladares *et al.*, 2007) and is often associated with costs (De Witt *et al.*, 1998; Winn, 1999) that should be greater in unfavourable environments (Dorn *et al.* 2000; Van Kleunen *et al.*, 2000; Steinger *et al.*, 2003). Phenotypic plasticity could therefore be favoured in resource rich environments corresponding to the optimum of the exploitative strategy while phenotypic constancy would be favoured in stressful conditions where a conservative strategy is more likely. However, additional experiments on a wider array of species and conditions are required to generalise our observation that exploitative species express different values as well as more plasticity for ecophysiological traits than conservative species.

The importance of these traits has already been stressed (Garnier *et al.*, 2001), but rather than comparing mean trait values between species, the strategy of a species could be further defined by its response to an experimental resource gradient as part of screening procedures. Trait variation should tell us more than simple average values in delimiting

species ecological strategies. The consequences of different responses to the same environmental change for coexisting species with contrasted strategies needs to be clarified (Reich *et al.*, 2003; Griffith and Sultan, 2006), especially in the perspective of global environmental changes.

Acknowledgements

FG was funded by a PhD scholarship from the Cluster Environment of Région Rhône-Alpes. This work was conducted as part of the project ANR-05-BDIV-009-01 QDIV. It contributes to CNRS GDR 2574 Traits and was conducted as part of CNRS Zone Atelier Alpes. We thank Florian Alberto and Marie Pascale Colace for assistance in plant culture and trait measurements, Geneviève Girard for chemical analyses, the PDC Laboratory for the greenhouse facilities, Nicolas Gross and Pierre Liancourt for technical and statistical advice about the experimental design, Mélanie Burylo and Sebastien Lavergne for their valuable comments on the manuscript.

References

- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* **13**:115-155.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **11**:233-260.
- Chapin, F. S. 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany* **91**:455-463.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. TerSteege, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy

- measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Crick, J. C., and J. P. Grime. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* **107**:403-414.
- De Witt, T. J., and S. M. Scheiner. 2004. Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches. Oxford University Press.
- Diaz, S., J. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. Cornelissen, A. Alili, Montserrat-Marti, J. G; Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. Asri, S. Basconcelo, P. Castro-Diez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Hoshnevi, N. Perez-Harguindeguy, M. Perez-Rontome, F. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Oustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martinez, A. Romo-Diez, S. Shaw, B. Siavash, P. Illar-Salvador, and M. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of vegetation science* **15**:295-304.
- Diggle, P. K. 1997. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis. *Am. J. Bot.* **84**:154-169.
- Dorn, L. A., E. Hammond Pyle, and J. Schmitt. 2000. Plasticity to light cues and resources in *Arabidopsis thaliana*: testing for adaptive value and costs. *Evolution* **54**:1982-1994.
- Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to quantitative genetics, fourth edition. Pearson Prentice Hall.
- Garnier, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology & Evolution* **6**:126.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M.-L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neil, and J.-P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**:2630-2637.
- Gitay, H., and I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them? Pages 3–19 in H. H. S. F. I. W. T.M. Smith, editor. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Glimskär, A., and T. Ericsson. 1999. Relative nitrogen limitation at steady-state nutrition as a determinant of plasticity in five grassland plant species. *Annals of Botany* **84**:413-420.
- Gould, S. J., and R. C. Lewontin. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proc Royal Society London B* **205**:581-598.

- Griffith, T. M., and S. E. Sultan. 2006. Plastic and constant developmental traits contribute to adaptive differences in co-occurring *Polygonum* species. *Oikos* **114**:5-14.
- Grime, J. P., and J. M. L. Mackey. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary ecology* **16**:299-307.
- Gross, N., K. N. Suding, and S. Lavorel. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of vegetation science* **18**:289-300.
- Hodgson, J. G., P. J. Wilson, R. Hunt, J. P. Grime, and K. Thompson. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* **85**:282-294.
- Joshi, J., B. Schmid, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. Good, R. Harris, A. Hector, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, A. Minns, C. P. H. Mulder, J. S. Pereira, A. Prinz, M. Scherer-Lorenzen, A.-S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, and J. H. Lawton. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* **4**:536-544.
- Körner, C. 2003. Limitation and stress always or never? *Journal of vegetation science* **14**:141-143.
- Lambers, H., and H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research* **23**:187-261.
- Lavorel, S., S. Gachet, A. Sahl, S. Gaucherand, and R. Bonet. 2008. A plant functional traits data base for the Alps - Understanding functional effects of changed grassland management. *in* C. K. E. Spehn, editor. *Georeferenced biological databases as a tool for Understanding Mountain Biodiversity*. CRC Press.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:474-478.
- Linhart, Y. B., and M. C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **27**:237-277.
- Meloche, C. G., and P. K. Diggle. 2001. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (Rosaceae). *Am. J. Bot.* **88**:980-991.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and the nurture*. The john hopkins university press.
- Pigliucci, M., and A. Kolodynska. 2002. Phenotypic plasticity and integration in response to flooded conditions in natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany* **90**:199-207.

- Poorter, H., and E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Pages 81-120 *in* F. I. V. Pugnaire, F., editor. Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, Inc., New-York.
- Poorter, H., and O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology **27**:595-607.
- Quétier, F. 2006. Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres. Application aux prairies subalpines de Villar d'Arène, France. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier, France.
- Quétier, F., A. Thébault, and S. Lavorel. 2007. Linking vegetation and ecosystem response to complex past and present land use changes using plant traits and a multiple stable state framework. Ecological Monographs **77**:33-52.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, and W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. Ecology **80**:1955-1969.
- Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs **62**:365-392.
- Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. PNAS **94**:13730-13734.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. M. Craines, J. Oleksyn, M. Westoby, and M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. International Journal of Plant Science **164**:143-1664.
- Ryser, P., and P. Urbas. 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. Oikos **91**:41-50.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, iacute, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100 Science **287**:1770-1774.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **17**:667-693.
- Steinger, T., B. A. Roy, and M. L. Stanton. 2003. Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. Journal of evolutionary biology **16**:313-323.
- Sultan, S. E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. Acta botanica neerlandica **44**:363-383.

- Sultan, S. E. 2004. Promising directions in plant phenotypic plasticity. Perspectives in plant ecology evolution and systematics **6**:227-233.
- Sultan, S. E., and F. A. Bazzaz. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* III The evolution of ecological breadth for nutrient environment. Evolution **47**:1050-1071.
- Thuiller, W., S. Lavorel, M. B. Araujo, M. T. Sykes, and I. C. Prentice. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. PNAS **102**:8245-8250.
- Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology. Cambridge university press.
- Valladares, F., E. Gianoli, and J. M. Gomez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. New Phytologist **176**:749-763.
- Valladares, F., D. Sanchez-Gomez, and M. A. Zavala. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. Journal of Ecology **94**:1103-1116.
- van Kleunen, M., and M. Fischer. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. New Phytol **166**:49-60.
- van Kleunen, M., M. Fischer, and B. Schmid. 2000. Costs of plasticity in foraging characteristics of the clonal plant *Ranunculus reptans*. Evolution **54**:1947-1955.
- Volis, S., S. Mendlinger, and D. Ward. 2002. Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* Koch along a gradient of environmental productivity and predictability: plasticity in response to water and nutrient stress. Biological Journal of the Linnean Society **75**:301-312.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature **428**:821-827.

List of figures

Figure 1: Norms of reaction for the two populations of each species in the three treatments. Mean and standard errors are presented for each treatment. Only population 2 is the same location for both species.

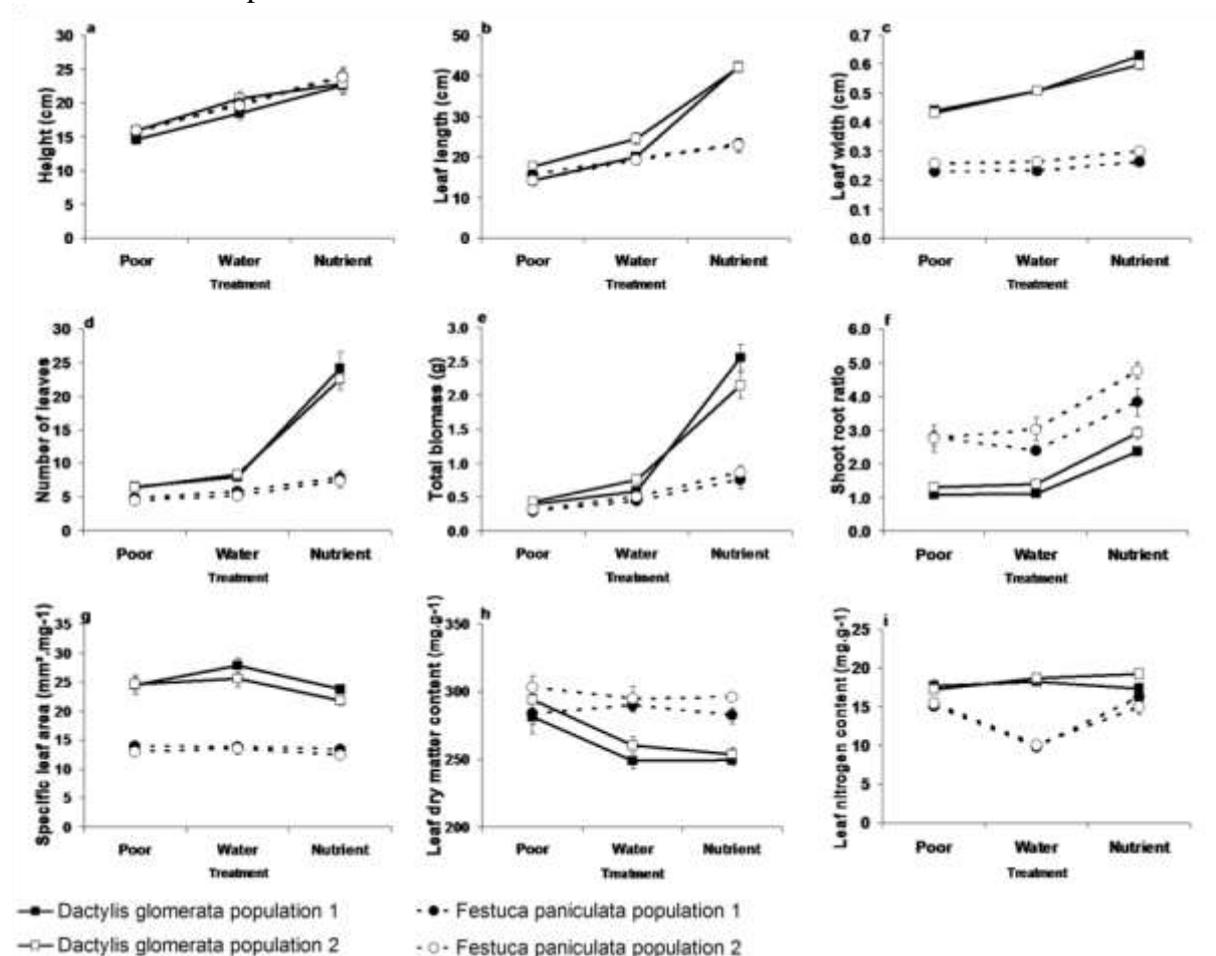


Figure 2: Relative distance plasticity index (RDPI) estimated for each species. RDPI was calculated for each genotype across the three treatments. The figure shows the mean and the standard error for the two species. Different uppercase and lowercase letters indicate significant differences between traits for *Dactylis glomerata* and *Festuca paniculata* respectively (Tuckey post hoc, error 5%). Asterisks below each functional trait indicate a significant difference between the two species.

BTOT: total biomass, SRR: Shoot Root Ratio, NL: number of leaves, LF: Leaf length, H: Height, LNC: Leaf Nitrogen Content, WF: leaf width, SLA: Specific Leaf Area, LDMC: Leaf Dry Matter Content.

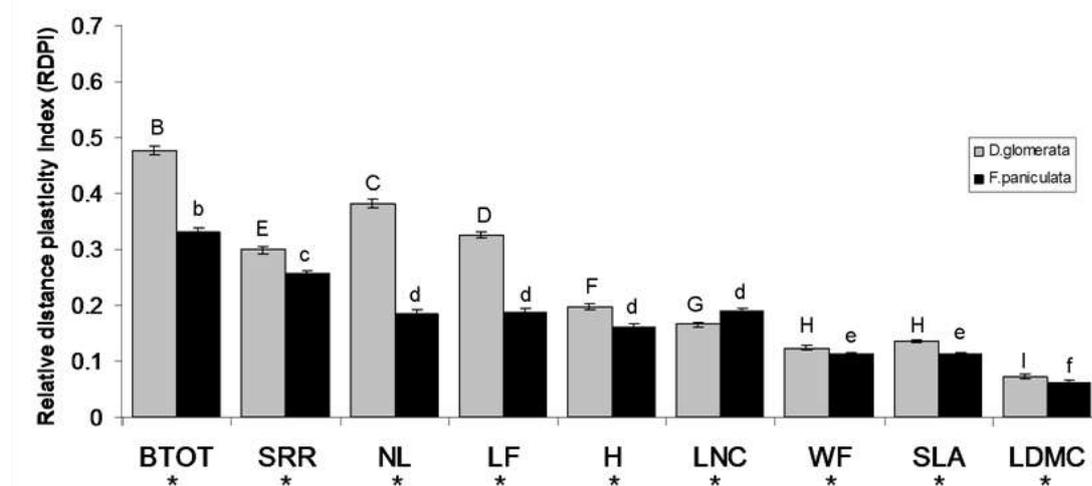


Table 1: Two way ANOVA for functional traits in the greenhouse experiment. Species, treatment effects and their interaction (S x T) were considered as fixed effects.

| | | Height | | Leaf length | | Leaf width | |
|-----------|------|----------|----------|-------------|----------|------------|----------|
| Source | d.f. | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
| Species | 1 | 1,38 | 0,2415 | 204,16 | <0.001 | 1963,12 | <0.001 |
| Treatment | 2 | 92,11 | <0.001 | 378,21 | <0.001 | 114,29 | <0.001 |
| S x T | 2 | 0,24 | 0,7865 | 110,55 | <0.001 | 44,19 | <0.001 |

| | | Number of leaves | | Total Biomass | | Shoot : root ratio | |
|-----------|------|------------------|----------|---------------|----------|--------------------|----------|
| Source | d.f. | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
| Species | 1 | 339,81 | <0.001 | 187,64 | <0.001 | 223,24 | <0.001 |
| Treatment | 2 | 290,67 | <0.001 | 299,32 | <0.001 | 88,76 | <0.001 |
| S x T | 2 | 146,54 | <0.001 | 102,79 | <0.001 | 0,49 | 0,6124 |

| | | SLA | | LDMC | | LNC | |
|-----------|------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| Source | d.f. | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
| Species | 1 | 433,15 | <0.001 | 72,84 | <0.001 | 99,03 | <0.001 |
| Treatment | 2 | 6,43 | 0,0018 | 16,28 | <0.001 | 15,40 | <0.001 |
| S x T | 2 | 2,85 | 0,0588 | 9,40 | <0.001 | 23,12 | <0.001 |

Table 2: Effects of environmental and genetic (genotype G and population P) factors and block (B) on traits measured for the two species. Initial biomass was used as a covariate.

| <i>Dactylis glomerata</i> | d.f. | Height | | Leaf length | | Leaf width | | | | |
|---------------------------|------|--------|--------|-------------|--------|------------|------|--------|--------|-----|
| | | F | P | F | P | F | P | | | |
| Initial biomass | 1 | 0,01 | 0,9394 | 16,18 | <.0001 | *** | 9,38 | 0,0025 | ** | |
| Bloc | 5 | 1,09 | 0,4224 | 0,37 | 0,858 | | 1,29 | 0,3418 | | |
| Treatment | 2 | 12,48 | 0,0011 | ** | 77,06 | <.0001 | *** | 48,57 | <.0001 | *** |
| B x T | 10 | 2,91 | 0,0019 | | 7,68 | <.0001 | | 4,21 | <.0001 | |
| Population | 1 | 3,66 | 0,072 | | 11,99 | 0,003 | ** | 1,33 | 0,2656 | |
| P x T | 2 | 0,61 | 0,5519 | | 8,04 | 0,002 | ** | 0,25 | 0,7803 | |
| Genotype (population) | 16 | 1,26 | 0,2814 | | 3,22 | 0,002 | ** | 3,63 | 0,0009 | *** |
| G x T | 32 | 1,46 | 0,0603 | | 1,26 | 0,168 | | 1,74 | 0,0111 | * |

| <i>Festuca paniculata</i> | d.f. | Height | | Leaf length | | Leaf width | | | | |
|---------------------------|------|--------|--------|-------------|--------|------------|------|--------|--------|----|
| | | F | P | F | P | F | P | | | |
| Initial biomass | 1 | 3,13 | 0,0798 | 0,92 | 0,3394 | | 1,09 | 0,2996 | | |
| Bloc | 4 | 0,23 | 0,9143 | 0,93 | 0,4918 | | 0,35 | 0,8356 | | |
| Treatment | 2 | 20,42 | 0,0004 | *** | 18,19 | <.0001 | *** | 12,31 | 0,0045 | ** |
| B x T | 8 | 2,76 | 0,0085 | | 1,83 | 0,0811 | | 1,36 | 0,2246 | |
| Population | 1 | 0,31 | 0,588 | | 1,10 | 0,3143 | | 4,30 | 0,0571 | |
| P x T | 2 | 0,59 | 0,5614 | | 0,63 | 0,5388 | | 0,15 | 0,8628 | |
| Genotype (population) | 11 | 4,06 | 0,0021 | ** | 2,49 | 0,0312 | | 3,44 | 0,0054 | ** |
| G x T | 22 | 1,36 | 0,1518 | | 2,47 | 0,0013 | ** | 1,06 | 0,4056 | |

| <i>Dactylis glomerata</i> | d.f. | Number of leaves | | Total biomass | | Shoot : root ratio | | | | |
|---------------------------|------|------------------|--------|---------------|--------|--------------------|------|--------|--------|-----|
| | | F | P | F | P | F | P | | | |
| Initial biomass | 1 | 2,29 | 0,1316 | 22,57 | <.0001 | *** | 6,08 | 0,0144 | * | |
| Bloc | 5 | 0,28 | 0,9159 | 0,86 | 0,5375 | | 0,60 | 0,6987 | | |
| Treatment | 2 | 75,87 | <.0001 | *** | 73,66 | <.0001 | *** | 57,51 | <.0001 | *** |
| B x T | 10 | 9,64 | <.0001 | | 13,36 | <.0001 | | 3,04 | 0,0012 | |
| Population | 1 | 0,05 | 0,8305 | | 0,02 | 0,8821 | | 9,80 | 0,0062 | ** |
| P x T | 2 | 0,15 | 0,8616 | | 9,18 | 0,0007 | *** | 2,52 | 0,0959 | |
| Genotype (population) | 16 | 3,72 | 0,0007 | *** | 3,21 | 0,0022 | ** | 6,51 | <.0001 | *** |
| G x T | 32 | 3,44 | <.0001 | *** | 1,63 | 0,0226 | * | 0,52 | 0,9862 | |

| <i>Festuca paniculata</i> | d.f. | Number of leaves | | Total biomass | | Shoot : root ratio | | | | |
|---------------------------|------|------------------|--------|---------------|--------|--------------------|------|--------|--------|----|
| | | F | P | F | P | F | P | | | |
| Initial biomass | 1 | 2,61 | 0,1097 | 11,25 | 0,0011 | ** | 8,75 | 0,0039 | ** | |
| Bloc | 4 | 0,42 | 0,7888 | 0,36 | 0,8337 | | 0,20 | 0,9287 | | |
| Treatment | 2 | 12,13 | 0,0005 | *** | 27,50 | <.0001 | *** | 10,39 | 0,0032 | ** |
| B x T | 8 | 0,61 | 0,7687 | | 2,04 | 0,0495 | | 2,33 | 0,0249 | |
| Population | 1 | 1,30 | 0,2743 | | 0,60 | 0,4525 | | 4,37 | 0,0553 | |
| P x T | 2 | 0,28 | 0,7602 | | 0,66 | 0,5248 | | 0,31 | 0,7386 | |
| Genotype (population) | 11 | 0,96 | 0,5044 | | 2,42 | 0,0365 | * | 2,41 | 0,0352 | * |
| G x T | 22 | 4,69 | <.0001 | *** | 3,47 | <.0001 | *** | 1,54 | 0,0796 | |

| | d.f. | SLA | | LDMC | | LNC | | |
|---------------------------|------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----|
| | | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | <i>F</i> | <i>P</i> | |
| <i>Dactylis glomerata</i> | | | | | | | | |
| Initial biomass | 1 | 0,01 | 0,9211 | 0,87 | 0,3511 | 4,59 | 0,0332 | * |
| Bloc | 5 | 0,98 | 0,4729 | 1,11 | 0,4133 | 0,20 | 0,9541 | |
| Treatment | 2 | 4,92 | 0,0303 | 10,86 | 0,0028 | 0,02 | 0,9788 | ** |
| B x T | 10 | 2,80 | 0,0027 | 3,50 | 0,0003 | 40,40 | <.0001 | |
| Population | 1 | 1,76 | 0,2029 | 2,42 | 0,1389 | 0,40 | 0,5348 | |
| P x T | 2 | 0,26 | 0,7759 | 0,80 | 0,4592 | 2,99 | 0,0643 | |
| Genotype (population) | 16 | 3,36 | 0,0015 | 3,71 | 0,0007 | 3,32 | 0,0016 | ** |
| G x T | 32 | 1,19 | 0,2365 | 1,13 | 0,2951 | 0,69 | 0,8969 | |
| <i>Festuca paniculata</i> | | | | | | | | |
| Initial biomass | 1 | 6,51 | 0,0123 | 6,61 | 0,0116 | 0,73 | 0,394 | * |
| Bloc | 4 | 3,40 | 0,0655 | 1,78 | 0,2253 | 2,66 | 0,1102 | |
| Treatment | 2 | 0,34 | 0,7184 | 0,51 | 0,6135 | 42,51 | <.0001 | *** |
| B x T | 8 | 2,21 | 0,0327 | 1,61 | 0,1306 | 1,02 | 0,4288 | |
| Population | 1 | 2,73 | 0,1183 | 1,68 | 0,2146 | 0,37 | 0,5498 | |
| P x T | 2 | 1,28 | 0,2964 | 1,62 | 0,218 | 1,27 | 0,298 | |
| Genotype (population) | 11 | 1,55 | 0,1802 | 1,84 | 0,1046 | 2,14 | 0,0581 | |
| G x T | 22 | 1,58 | 0,0673 | 1,59 | 0,0628 | 1,30 | 0,1876 | |

Table 2: end

Table 3: Broad sense heritabilities for *Dactylis glomerata* (Dg) and *Festuca paniculata* (Fp) estimated as the ratio of the genetic variance to the total phenotypic variance.

| | Height | Leaf length | Leaf width |
|----|------------------|---------------|--------------------|
| Dg | 0.02 | 0.11 | 0.17 |
| Fp | 0.25 | 0.19 | 0.19 |
| | Number of leaves | Total biomass | Shoot : root ratio |
| Dg | 0.24 | 0.11 | 0.15 |
| Fp | 0 | 0.21 | 0.14 |
| | SLA | LDMC | LNC |
| Dg | 0.13 | 0.14 | 0.04 |
| Fp | 0.05 | 0.09 | 0.11 |

Chapitre 3: Article 3b.

Response of two herbaceous species to light and water availabilities. When one ecophysiological trait (SLA) is sufficient to summarise resource use strategy differences despite large amount of phenotypic plasticity.

Fabrice Grassein, Sandra Lavorel, Sofien Kebli and Irène Till-Bottraud

En préparation

Original article

Response of two herbaceous species to light and water availabilities. When one ecophysiological trait (SLA) is sufficient to summarise resource use strategy differences despite large amount of phenotypic plasticity.

Fabrice Grassein^{1,2}, Sandra Lavorel^{1*}, Sofien Kebli and Irène Till-Bottraud¹

¹ Laboratoire d'écologie alpine, CNRS UMR 5553, Université Joseph Fourier, BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

² Station alpine Joseph Fourier, CNRS UMS 2925, Université Joseph Fourier, BP53, 38041 Grenoble, Cedex 9, France.

*Corresponding author: Mailing Adress: Laboratoire d'écologie alpine, Université de Grenoble, Bat D Biologie, 2233 rue de la Piscine, BP53, 38041 Grenoble cedex 9, France.
Fax : +33(0) 476 514 279. Tel : +33 (0) 476 635 661. Email: Sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

Contributing authors: Irène Till-Bottraud, Email: irene.till@ujf-grenoble.fr

Sandra Lavorel, Email: sandra.lavorel@ujf-grenoble.fr

Introduction

Phenotypic variability has been frequently observed in plants and can be the result of either genetic variability between individuals coding for distinct phenotypes, or phenotypic plasticity, the capacity of a genotype to express different phenotypes depending on the environmental conditions. This latter source of phenotypic variation appears as a way to cope with environmental heterogeneity (Bradshaw 1965, Sultan 2000) and has drawn the attention of researchers for several decades (Schlichting 1986, West-Eberhard 1989, Scheiner 1993, Pigliucci 2001, Scheiner and DeWitt 2004). Important advances have been made in the understanding of the genetic basis and potential adaptive value of phenotypic plasticity (Via *et al.* 1995), indicating that plasticity can be selected (Scheiner and Lyman 1989, 1991, Schlichting and Levin 1990). Plastic response to environmental change can be a consequence of a passive response to resource limitation (Coleman *et al.* 1994, Van Kleunen and Fischer 2005, Bell and Galloway 2007), but can also be an adaptive response enhancing individual fitness (Schmitt and Dudley 1996, Van Buskirk *et al.* 1997, Valladares and Pearcy 1998, Donohue *et al.* 2003, Nussey *et al.* 2005), even though examples of maladaptive plasticity exist (Sanchez-Gomez *et al.* 2006, Ghalambor *et al.* 2007). Two well-studied examples of adaptive plasticity in plants are shade tolerance and drought resistance, which are mediated by morphological and physiological adjustments (but see Franklin 2003 and Valladares and Niinemets 2008 for a review of the response to these two factors). However, these responses involve several traits that are common to different environmental factors. Most of these studies focused on relatively simple environmental settings, and combinations of several factors are rarely used (Volis *et al.* 2002, Dudley 2004). More effort must be devoted to study the plastic response and its mechanisms in complex environmental changes, and ideally in

natural conditions, given that expected environmental changes will be multi-factorial (Norby *et al.* 2007).

Moreover experiments usually measure the response of a single species to different environmental factors, however the accumulation of these experiments allows the identification of syndromes of repeatable trends at global scale (Diaz *et al.* 2004, Wright *et al.* 2004). However at more local scale, there is some evidence that plant species and populations differ in the extent of their plasticity (Schlichting and Levin 1984, Valladares *et al.* 2000, Balaguer *et al.* 2001, Sultan 2001, Volis *et al.* 2002, Gianoli 2004, Gianoli and Gonzalez-Teuber 2005), but comparative studies and syntheses of the magnitude of these responses across species are lacking. For example, for resource use strategies, exploitative species are supposed to express higher levels of plasticity than conservative species, which would express only plasticity for physiological traits (Grime and Mackey 2002). Following the same idea that differentiation for mean traits between populations and species can be the consequence of selection, differences in plasticity may reflect different selective pressures on plasticity as well as differential limitations acting upon the maximization of plasticity (De Witt *et al.* 1998, Givnish 2002). Phenotypic plasticity is quite ubiquitous but abiotic and biotic factors are likely to limit the occurrence of phenotypic plasticity in plants (Valladares and Niinemets 2008). For instance, phenotypic plasticity is considered to be greater for species in more productive environments than in poorer conditions (Crick and Grime 1987), or in their optimum rather than in their marginal locations (Bradshaw 1965) , such as the extreme of their elevation range.

In this paper we explore, for two grass species (*Dactylis glomerata* and *Festuca paniculata*) with contrasted resource use strategies and altitudinal optima, the sources of variation of their functional traits in response to a combination of water and light

availabilities. For each species, we sampled plants from populations at two altitudes in order to estimate the differentiation across populations and species in trait values, levels of plasticity and genetic correlations between traits that could limit their evolutionary response (Falconer and Mackay 1996). We measured morphological and physiological traits assumed to be relevant descriptors of plant response to light and water availability, as well as being associated with resource-use strategies. We asked the following questions:

Do the two species, a conservative and an exploitative species with different altitudinal optima, differ in their trait values?

Are the different trait values observed in different populations the result of genetic variability or phenotypic plasticity?

Do the two species differ in their responses to light and water availability for functional traits ?

Can we observe differences between populations of the same species species in their ability and pattern of response to light and water availability?

To what extent species and population differ in the amplitude of their plastic response as well as their levels of constraint?

Methods:

Festuca paniculata Schinz and Tell (*Fp*) and *Dactylis glomerata* L. (*Dg*) are two common species in the French Alps, with different altitudinal ranges and optima. Both species are tall cespitose grasses with sexual and vegetative reproduction by tillering. *Dg* is described as an exploitative species which dominates in habitats with intermediate nutrient and water availability, especially in low elevation meadows (200-1900 m in the French Alps).

Fp is described as a conservative species dominating subalpine grasslands of the Central French Alps (1600-2100 m in the French Alps) (Gross et al. 2007).

For each species, two populations were sampled in October 2006 at two different elevations for each species. For *Dg*, ten genotypes at least two meters apart were sampled near Saint Pierre d'Allevard (650 m asl, 35 km north of Grenoble, France) and ten genotypes were sampled near the Lautaret Pass (1700 m asl, 90 km east of Grenoble, France). For *Fp*, ten genotypes were sampled near the Lautaret Pass (2000 m asl) and ten other genotypes near the Galibier Pass (2500 m asl, 10 km east of the Lautaret Pass, France). For each species, the second population is located at the upper range limit, and the first population represents the "optimum" of the species. All individuals were cultivated in a common garden in Grenoble during winter in order to decrease the contrast between the different environments of origin and allow vegetative multiplication.

During April 2007, thirty ramets of each genotype were isolated, cut to three centimetres for the aerial parts and five centimetres for the roots and planted in plug trays (35 cells, 6 cm diameter). Plants were cultivated in a greenhouse in Grenoble with a soil mixture of ½ potting compost (Castorama®) and ½ perlite, and were watered every other day during two weeks to further reduce the conditioning effect of the environment of origin.

During May 2007, clones from each genotype were set in a randomly assigned position in five blocks in a randomised complete block design. Each experimental block included the two species exposed to four treatments in a split plot design, each treatment (subplot) containing one clone of each genotype of each species (Underwood 1997). All genotypes of the two populations were present in each species x treatment combination. Before planting, ramets were standardized to 5 cm (for aerial parts and roots) and fresh biomass (later used as initial biomass) was measured. Ramets were planted in 9 x 9 cm pots with a soil mixture composed of 1/5 sand, 1/5 perlite and 3/5 potting compost.

The four treatments corresponded to the combination of two levels of light and water resources.

- 1- Light Dry: Light availability corresponded to 100% of sun light available and plants were watered to field capacity only once every three days.
- 2- Light wet: Light availability corresponded to 100% of sun light available and plants were watered to field capacity twice every day.
- 3- Shade dry: Light availability corresponded to 25% of sun light available and plants were watered to field capacity only once every three days.
- 4- Shade wet: Light availability corresponded to 25% of sun light available and plants were watered to field capacity twice every day.

Water availability was manipulated using an automatic irrigation system for each plant (Gardena ®) after an estimation of the field capacity of our substrate. Experiments ran in the experimental garden of the Joseph Fourier Alpine Station at Grenoble (200 m asl) and temperature and light level were not regulated. Glass windows were used to intercept rainfall. Light availability was reduced with a shade cloth that removed 75% of incident sunlight. Light was manipulated by shading half of the blocks.

Measurements

The experiment ran from mid-May to the end of July 2007. At the end of the experiment, we measured several functional traits on each plant following standardised methods (Cornelissen *et al.* 2003): Leaf Dry Matter Content (LDMC), Specific Leaf Area (SLA), above and belowground biomass to calculate shoot : root ratio and total biomass. Leaf Nitrogen Content (LNC) was measured using a CHONS microanalyser (Carlo Erba 1500). LDMC, LNC and SLA were considered as soft ecophysiological traits (Hodgson *et al.* 1999) and as markers of plant functions such as nutrient use or photosynthesis (Lambers & Poorter

1992, Wright *et al.* 2004), while the other traits are referred to as morphological traits. The Fv/Fm ratio (also called maximal PSII quantum yield) was measured using a Pam chlorophyll fluorometer (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Germany) after a dark adaptation period of thirty minutes between 10:00 and 12:00 am. Measurement was performed for all individuals at the same hours in lab conditions, and each block was measured on a different day to avoid variability between individual resulting from differences of weather conditions between the different days of measurement. The Fv/Fm ratio is an indicator of the photosynthesis efficiency with decreasing values revealing environmental induced stress (Björkman and Demmig 1987, Krause and Weiss 1991). Leaf chloroplast pigment (chlorophylls a and b, carotenoids) concentrations influencing light absorption ability (Larcher, 2003) were measured using acetone extraction and concentrations were estimated using Arnon's equations (Arnon 1949) after measurement of the absorption at 453, 647, 664 and 750 nm with a spectrophotometer. Leaf chlorophyll a/b ratio was calculated, leaf chlorophyll and carotenoid contents were estimated on a dry mass basis.

Statistical analyses:

Statistical analyses were performed using JMP 5 (SAS institute) and the R softwares (R cran). When necessary, data were log- or arcsine square root-transformed to conform to the hypotheses of normality and homogeneity of variance. Because block effects were not significant in the following analyses, we removed these effects from further analyses.

Analyses of variance (ANOVA) were used to test differences between species, treatments and their interaction in traits values. For each species, we conducted two-way ANOVAs to estimate their response to light and water treatments independently, and their interaction. Since no interactions were significant, we will test the effect of a single factor as the four combinations of the two levels of each factor in further analyses.

ANOVAs were used to identify the sources of variation of functional traits in order to separate genetic and environmental (i.e. plasticity) effects on phenotypic variation, and to detect potential population differentiation. Initial biomass was used as a covariate. We tested the effects of treatment, population and genotype nested within population and all their possible interactions. Genotype was considered as a random factor, and error terms were corrected accordingly. The population effect was tested to detect a population differentiation and genetic adaptation of genotypes to their environment of origin (local adaptation). The component of variance of the genotype effect was estimated to compute the broad sense heritability of functional traits (Falconer and Mackay 1996).

To compare levels of phenotypic plasticity, a relative distance plasticity index (RDPI) (Valladares *et al.*, 2006) ranging from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity) can be obtained for each genotype as $RDPI = \Sigma(d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$ where n is the total number of distances. For a trait x , phenotypic plasticity is considered as a random variable, each realisation being described by the absolute distance between two randomly selected replicates (j and j') of the same genotype belonging to different treatments (i and i' , where i is always different from i' , as replicates were grown in different treatments). Therefore, relative distances $rd_{ij \rightarrow i'j'}$ are defined as $d_{ij \rightarrow i'j'} / (x_{i'j'} + x_{ij})$ for all pairs of replicates of a given genotype grown in different treatments. This index gives an unbiased estimation of the levels of phenotypic variation and allows the exploration of plasticity with strong statistical power to test for differences in plasticity between genotypes and species. One value of RDPI was calculated for each trait and genotype across treatments, and one way ANOVAs were performed to compare RDPI between species. Because RDPI ranges from 0 (no plasticity) to 1 (maximal plasticity), the index was arcsine square root transformed prior to analysis.

Genetic correlations were approximated using Pearson's correlation on the means of the different genotypes for each combination of traits in each population and treatment.

Results:

Sources of phenotypic variability:

LNC, Fv/Fm ratio, chlorophyll and carotenoid contents were not significantly different across the two species (Table 1). Total biomass and SLA were significantly higher for *D. glomerata* while *F. paniculata* had greater LDMC, shoot : root ratio and chlorophyll a/b ratio.

All traits responded significantly to treatment except shoot : root ratio for *F. paniculata* and chlorophyll a/b ratio for both species (Table 2). Treatment did not interact with other effects (genotype or population) for any traits except for chlorophyll a/b ratio for *F. paniculata*.

A significant population differentiation was observed in *D. glomerata* with higher values for Fv/Fm ratio and LNC, and lower values for SLA, chlorophyll and carotenoid contents in the high population. A population x treatment interaction was significant for shoot : root ratio in *D. glomerata*. For *F. paniculata*, biomass, shoot : root ratio and SLA expressed a significant population differentiation, with higher values in the high population except for SLA.

Genotype effects were observed for LDMC, chlorophyll a/b ratio and chlorophyll and carotenoid contents in *D. glomerata*, and for shoot : root ratio, LNC and Fv/Fm ratio in *F. paniculata*.

Patterns of response to light and water availability

All traits except shoot : root ratio and the chlorophyll a/b ratio responded significantly to treatments. Treatment responses differed across the two species for Fv/Fm ratio, LNC, total

biomass and shoot : root ratio (Table 1). Since there was no interaction between water and light levels except for shoot : root ratio and only in *D. glomerata*, we can consider these two factors independently (Table 3, Figure 1).

Except for the chlorophyll a/b ratio and LDMC, all traits of *D. glomerata* expressed an increase in response to increased water availability. In response to increased light availability, the Fv/Fm ratio, SLA, LNC, chlorophyll and carotenoid contents decreased while LDMC and biomass increased for *D. glomerata*.

For *F. paniculata*, only three traits responded to water availability. LDMC decreased while LNC and chlorophyll content increased with increased water availability. Fv/Fm ratio, SLA, chlorophyll and carotenoid contents decreased with increased light availability, while LDMC and biomass increased.

Levels of phenotypic plasticity:

F. paniculata expressed higher RDPI values than *D. glomerata* for biomass, shoot : root ratio, SLA and LDMC, while RDPI values were higher in *D. glomerata* for the Fv/Fm ratio and LNC (Figure 2). No significant differences across species were observed for total biomass, the chlorophyll a/b ratio, chlorophyll and carotenoid pigment content.

RDPI values were higher in the low population for total biomass of both species, for the Fv/Fm ratio, LNC, chlorophyll and carotenoid contents of *D. glomerata* and for SLA, chlorophyll and carotenoid contents of *F. paniculata*. LNC for *F. paniculata* is the only trait for which we observed higher values of RDPI for the high population.

Genetic correlations:

For *D. glomerata*, no clear patterns of genetic correlations appeared across treatments, with similar number of correlation whatever the conditions for water and light level (Figure

3a). In contrast, *F. paniculata* showed more correlations in the dry than in the wet treatment for both populations. For *D. glomerata*, we observe a large difference in the number of correlation between the two populations in shade wet treatment compared to the other treatments while we observe almost the same number of correlations for the two populations of *F. paniculata* in this treatment.

The sum of correlations in all treatments for each population and species reveals a greater number of correlations for *F. paniculata* than for *D. glomerata* (Figure 3b).

Discussion

Species traits and responses to light and water manipulation

In our experiment, species differed by their trait values for some important traits that can be related to species resource use strategies (Reich et al. 1997, Wright et al. 2004). *D. glomerata*, an exploitative species, expressed higher biomass with high SLA and low LDMC and a strong allocation to below ground biomass compared to *F. paniculata*. Indeed, this species is described as a conservative species (Gross et al. 2007) and expressed lower biomass and SLA with greater LDMC and allocation to aerial part.

We surprisingly observed the same response of ecophysiological traits to treatments for both species. In fact, species differed in their responses to water rather than to light, with most of the traits not responding significantly to the water treatment for *F. paniculata*. The response of *D. glomerata* to increased water availability was an increase in total biomass and in correlated traits like SLA, LNC or Chlorophyll content. This response is congruent with well-known patterns of response to water availability (Sultan et al. 1996b, Gianoli et al. 2004).

The common response of plant growth in light compared to shade conditions is an increase of chlorophyll content by unit of mass as well as a greater number of chloroplasts and thicker leaves (Björkman 1981). Consistent with the shade avoidance syndrome to maximize interception and acquisition of light (Sultan and Bazzaz 1996a, Larcher 2003, Bell and Galloway 2007, Valladares and Niinemets 2008), both species expressed an increase of SLA and chlorophyll content in response to shading, indicating a better photosynthetic efficiency, as well as an increase in plant spread to maximize light interception. This response represents a leaf level acclimation to irradiance characteristic of sun species like grassland species (Murchie and Horton 1997). Indeed, chlorophyll and carotenoid contents did not differ across the two species, and responded consistently to treatments. This was also the case for leaf nitrogen content which could also play a role in photosynthetic efficiency (Poorter and Evans 1998).

The response of ecophysiological traits to light is informative about species ecology. If LNC and SLA are identified as key functional traits in the resource use strategy continuum (Wright et al 2004, Diaz et al 2004), these two traits have been also largely studied regarding the sun and shade adaptation of plants. Correlations have been observed between photosynthetic rate and LNC (Field and Mooney 1986, Evans 1989, Reich et al. 1994), with faster-growing (higher LNC) species having higher photosynthetic rates (Lambers and Poorter 1992, Chapin et al. 1993, Wright et al. 2004, Poorter et al. 2005). However, only SLA differed across the two species, as opposed to chlorophyll contents and nitrogen content. Then, the greater photosynthetic rate of *D. glomerata* should result from its greater SLA. The conjunction of higher SLA, and as a consequence lower nitrogen and chlorophyll content per area basis should then provide *D. glomerata* a higher photosynthetic efficiency per unit of dry

mass than *F. paniculata* by maximising its Rubisco activity (Poorter and Evans 1998, Evans 1999, Evans and Poorter 2001).

Lastly, *D. glomerata*'s higher SLA and lower chlorophyll a/b ratio compared to *F. paniculata* were consistent with a shade tolerance syndrome. As the two species are dominant in open grasslands, this could reflect *D. glomerata*'s adaptation to shading as a way to respond more positively to competition for light than *F. paniculata*. *D. glomerata* also occurs overall at lower elevation than *F. paniculata* which is thus exposed to higher levels of radiation. Lower SLA and higher chlorophyll a/b ratio such as observed in *F. paniculata* are common adaptive responses to high irradiance (Bjorkmann 1987). Likewise its relatively high LNC values for a conservative species may also be explained by altitude and the resulting short growing season (Woodward et al. 1986, Körner 1999).

Ecophysiological traits related to performance ?

The observed plastic responses of ecophysiological traits are more likely to be adaptive to light availability since they are independent of plant size (Moriucchi and Winn 2005, Bell and Galloway 2008), contrary to morphological traits like biomass or number of leaves that decrease and could be a passive response to resource limitation (Coleman et al. 1994). We did not observe any variations for the shoot : root ratio in response to light, contrary to the hypothesis of stress response predicting a greater allocation to the acquisition of the limited resource, which is the aerial part in our case (Moriuchi and Winn 2005, Valladares and Niinemets 2008).

Biomass can be considered as the closest estimator of fitness for perennials (Violle et al. 2007). It expressed different values as well as responses to treatments across the two studied species, with variable associations with ecophysiological traits considered to enhance photosynthetic performance. Light increase was correlated with increased biomass for both

species, but this was accompanied by a decrease in SLA, LNC and Chlorophyll content. In response to greater water availability, *D. glomerata*'s biomass increased with a concurrent increase in these ecophysiological traits, while for *F. paniculata*, neither biomass nor ecophysiological traits responded to increased water availability. These observations indicate that species responses can differ or be similar depending on the environmental factor considered. In addition, a positive response at the whole organism level (biomass) can be associated with a negative or positive response at the leaf level (ecophysiological traits), and therefore of some short term physiological process such as photosynthesis.

The Fv/Fm ratio is an indicator of plant stress in response to environmental variation (Björkman and Demmig 1987, Krause and Weiss 1991), and illustrates the fact that a high biomass is not always related to the good health of individuals. Indeed, *F. paniculata* and *D. glomerata* produced less biomass in response to treatments for which the Fv/Fm ratio was high (shade wet and dry treatments), indicating low levels of photosynthetic stress compared to treatments with higher biomass. The Fv/Fm ratio thus appears as an interesting trait to understand species responses to environmental changes at the leaf level since this trait has a consistent response with other structural ecophysiological traits, including SLA. SLA is often considered as a good indicator of the plant leaf economics spectrum (Wright et al. 2004) but Fv/Fm provides immediate information about the “health” of leaves, and is not destructive, allowing repeated measurements throughout the course of an experiment. Correlations between SLA and other functional traits should be documented across a greater range of conditions in order to confirm its potential as a functional marker for experimental studies of plant responses to environmental change.

Within species variability

Our results highlight the importance of taking into account morphological as well as ecophysiological traits to study species responses to environmental variations. An emerging concept is the integrated phenotype including the idea that the individual's response is a whole organism response requiring metabolic, physiological and morphological adjustments (Schlichting 1989).

Evidence for this integration can be observed with the levels of phenotypic plasticity. Higher values of RDPI were observed for morphological traits like biomass compared to physiological traits like SLA. This could indicate that the variability of morphological traits can be the result of variability for ecophysiological traits (related to carbon gain or nitrogen use efficiency for example), but also suggests greater canalisation for physiological traits. Indeed, we observed some genetic variability within species, but all genotypes as well as species or populations had similar responses to treatments. In fact despite large elevation and climatic differences between populations for both species, only few differences between populations were observed in trait values or in response to treatment. The main difference observed between populations was a greater plasticity for the low elevation population for both species, as predicted but not tested by Bradshaw (1965) and rarely observed (Emery et al. 1994). More experiments are needed to confirm this observation, which could be explained by more favourable conditions at lower elevation allowing phenotypic plasticity. Indeed, phenotypic plasticity is often considered to be adaptive in favourable environments (low elevation) but can be disadvantageous in harsher environment (high elevation). Costs can be associated to the potential to produce an equivalent phenotype by a plastic phenotypes compared to a fixed phenotype or can be due to maladaptation in heterogeneous or temporally variable environments (Taylor and Aarssen 1988, vanTienderen 1991, deWitt et al. 1998). As a correlate, phenotypic integration is supposed to be more present in stressful habitats

(Schlichting 1986, Gianoli 2004), which was consistent with the larger number of (negative) correlations for *F. paniculata*, which lives in overall more stressful conditions than *D. glomerata*.

The experimental response of species revealed few differences across populations in their trait values or in their responses to environmental change, but demonstrates the interest of observing constraints and sources of variation for functional traits in addition to mean trait values. As recently shown (Heschel et al. 2004, Griffith and Sultan 2005, Marks and Lechowicz 2006), alternative functional phenotypes could have similar fitnesses in a given environment, illustrating the importance of the integration of many functional traits for the measure of individual performance. Phenotypic plasticity for some traits can also buffer environmental variability for other parameters like relative growth rate (Meziane and Shipley 1999), confirming the importance to consider the complexity of the response of species to their environment.

Acknowledgements:

FG was funded by a PhD scholarship from the Cluster Environment of Région Rhône-Alpes. This work was conducted as part of the project ANR-05-BDIV-009-01 QDIV. It was conducted as part of CNRS Zone Atelier Alpes. We thank Florence Baptist, Marie Pascale Colace, Bruno Couchaud, Ozgur Kilinc, Angelique San Miguel and Peter Streb for assistance in plant culture and trait measurements, and the Station alpine Joseph Fourier for the helpful experimental facilities at Grenoble.

References:

- Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* **24**:1-15.
- Balaguer, L., E. Martinez-Ferri, F. Valladares, M. E. Pérez-Corona, F. J. Baquedano, F. J. Castillo, and E. Manrique. 2001. Population divergence in the plasticity of the response of *Quercus coccifera* to the light environment. *Functional Ecology* **15**:124-135.
- Bell, D. L., and L. F. Galloway. 2007. Plasticity to neighbour shade: fitness consequences and allometry. *Functional Ecology* **21**:1146-1153.
- Bell, D. L., and L. F. Galloway. 2008. Population differentiation for plasticity to light in an annual herb: Adaptation and cost. *Am. J. Bot.* **95**:59-65.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. Pages 57-107 in L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler, editors. *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12.4. *Physiological plant ecology. I, Responses to the physical environment*. Springer-Verlag, Berlin.
- Björkman, O., and B. Demmig. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* **170**:489-504.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics* **13**:115-155.
- Chapin, F. I., K. Autumn, and F. Pugnaire. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The american naturalist* **142**:78-92.
- Coleman, J. S., K. D. M. McConnaughay, and D. D. Ackerly. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:186.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. TerSteege, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Crick, J. C. a. G., J.P. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* **107**:403-414.
- De Witt, T. J., A. Sih, and D. S. Wilson. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**:77-81.
- Diaz, S., J. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. Cornelissen, A. Alili, Montserrat-Marti, J. G; Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. Asri, S. Basconcelo, P. Castro-Diez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Hoshnevi, N. Perez-Harguindeguy, M.

- Perez-Rontome, F. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Oustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martinez, A. Romo-Diez, S. Shaw, B. Siavash, P. Illar-Salvador, and M. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of vegetation science* **15**:295-304.
- Donohue, K. 2003. Setting the stage: phenotypic plasticity as habitat selection. *International Journal of Plant Science* **164**:S579-S592.
- Dudley, S. A. 2004. The functional ecology of phenotypic plasticity in plants. Pages 151-172 in S. M. Scheiner and T. J. DeWitt, editors. *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*. Oxford University Press, New York.
- Evans, J. R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* **78**:9-19.
- Evans, J. R. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. *New Phytologist* **143**:93-104.
- Evans, J. R., and H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* **24**:755-767.
- Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to quantitative genetics*, fourth edition. Pearson Prentice Hall.
- Franklin, K. A. 2008. Shade avoidance. *New Phytologist* **179**:930-944.
- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, and D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**:394-407.
- Gianoli, E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Science* **165**:825-832.
- Gianoli, E., and M. E. Gonzalez-Teuber. 2005. Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evolutionary ecology* **19**:603-613.
- Gianoli, E., P. Inostroza, A. Zuniga-Feest, M. Reyes-Diaz, L. Cavieres, L. Bravo, and L. Corcuera. 2004. Ecotypic Differentiation in Morphology and Cold Resistance in Populations of *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) from the Andes of Central Chile and the Maritime Antarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36**:484-489.
- Givnish, T. J. 2002. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary ecology* **16**:213-242.

- Griffith, T. M., and S. E. Sultan. 2005. Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist* **166**:141-148.
- Grime, J. P., and J. M. L. Mackey. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary ecology* **16**:299-307.
- Gross, N., K. N. Suding, and S. Lavorel. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of vegetation science* **18**:289-300.
- Heschel, M. S., S. E. Sultan, S. Glover, and D. Sloan. 2004. Population differentiation and plastic responses to drought stress in the generalist annual *Polygonum persicaria*. *International Journal of Plant Science* **165**:817-824.
- Hodgson, J. G., P. J. Wilson, R. Hunt, J. P. Grime, and K. Thompson. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* **85**:282-294.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life - Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, 2nd édition edition. Springer, Heidelberg.
- Krause, G. H., and E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology* **42**:313-349.
- Lambers, H., and H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in ecological research* **23**:187-261.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag, Berlin and Heidelberg.
- Marks, C. O., and M. J. Lechowicz. 2006. Alternative design and the evolution of functional diversity. *The American Naturalist* **167**:55-66.
- Meziane, D., and B. Shipley. 1999. Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology* **13**:611-622.
- Moriuchi, K. S., and A. A. Winn. 2005. Relationships among growth, development and plastic response to environment quality in a perennial plant. *New Phytologist* **166**:149-158.
- Murchie, E. H., and P. Horton. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment* **20**:438-448.
- Norby, R. J., L. E. Rustad, J. S. Dukes, D. S. Ojima, W. J. Parton, S. J. Del Grosso, R. E. McMurtrie, and D. A. Pepper. 2007. Ecosystem Responses to Warming and Interacting Global Change Factors. Pages 23-36 in J. G. Canadell, D. E. Pataki, and L. F. Pitelka, editors. *Global Change: Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg.

- Nussey, D. H., E. Postma, P. Gienapp, and M. E. Visser. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* **310**:304-308.
- Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and the nurture. The john hopkins university press.
- Poorter, H., and A. S. Evans. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* **116**:26-37.
- Poorter, H., C. P. E. van Rijn, T. K. Vanhala, K. J. F. Verhoeven, Y. E. M. de Jong, P. Stam, and H. Lambers. 2005. A genetic analysis of relative growth rate and underlying components in *Hordeum spontaneum*. *Oecologia* **142**:306-377.
- Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *PNAS* **94**:13730-13734.
- Reich, P. B., M. B. Walters, D. S. Ellsworth, and C. Uhl. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia* **97**:62-72.
- Sánchez-Gómez, D., F. Valladares, and M. A. Zavala. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* **170**:795-806.
- Scheiner, S. M. 1993. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **24**:35-68.
- Scheiner, S. M., and T. J. DeWitt. 2004. Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches. Oxford University Press, New York.
- Scheiner, S. M., and R. F. Lyman. 1989. The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. *Journal of evolutionary biology* **2**:95-107.
- Scheiner, S. M., and R. F. Lyman. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of evolutionary biology* **4**:23-50.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **17**:667-693.
- Schlichting, C. D. 1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience* **39**:460-464.
- Schlichting, C. D., and D. A. Levin. 1984. Phenotypic plasticity of annual phlox: test of some hypotheses. *American journal of botany* **71**:252-260.
- Schlichting, C. D., and D. A. Levin. 1990. Phenotypic plasticity in *Phlox*. III. Variation among natural populations of *P. drummondii*. *Journal of evolutionary biology* **3**:411-428.
- Schmitt, J., and S. Dudley. 1996. Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis for Plant Responses to Neighbors. *Plant Species Biology* **11**:59-67.

- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**:537-542.
- Sultan, S. E. 2001. Phenotypic plasticity for fitness components in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Ecology* **82**:328-343.
- Sultan, S. E., and F. A. Bazzaz. 1993a. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* II Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* **47**:1032-1049.
- Sultan, S. E., and F. A. Bazzaz. 1993b. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria* I Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* **47**:1009-1031.
- Taylor, D. R., and L. W. Aarssen. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (graminae). *American journal of botany* **75**:401-413.
- Valladares, F., and U. Niinemets. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**:237-257.
- Valladares, F., and R. W. Pearcy. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment* **20**:25-36.
- Valladares, F., D. Sanchez-Gomez, and M. A. Zavala. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**:1103-1116.
- Valladares, F., S. J. Wright, E. Lasso, K. Kitajima, and R. W. Pearcy. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology* **81**:1925-1936.
- Van Buskirk, J., S. A. McCollum, and E. E. Werner. 1997. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution* **51**:1983-1992.
- van Kleunen, M., and M. Fischer. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytol* **166**:49-60.
- Van Tienderen, P. H. 1991. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* **45**:1317-1331.
- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. De Jong, S. M. Scheiner, C. D. Schlichting, and P. H. Van Tienderen. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:212-217.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Volis, S., S. Mendlinger, and D. Ward. 2002. Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* Koch along a gradient of environmental productivity

and predictability: plasticity in response to water and nutrient stress. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**:301-312.

West-Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **20**:249-278.

Woodward, F., C. Körner, and R. Crabtree. 1986. The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges I. Field observations on temperature responses at one altitude. *Oecologia* **70**:222-226.

Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827.

Figure 1 : Reaction norms of the traits showing the population means for each species in the four treatments. Solid lines represent *Dactylis glomerata* (open square: high population, solid square: low population). Dashed lines represent *Festuca paniculata* (open circle: high population, solid circle: low population).

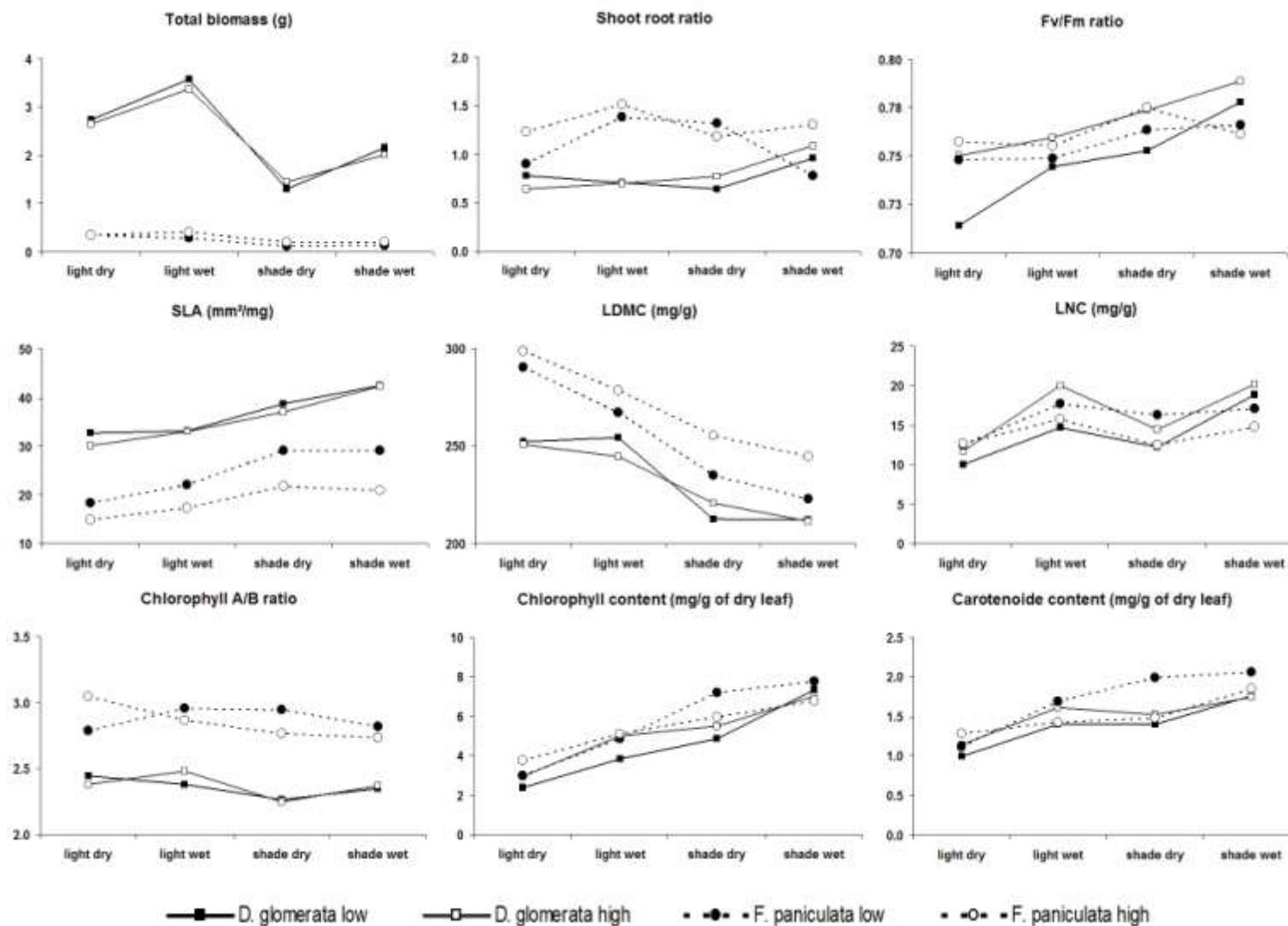


Figure 2 : Relative distance plasticity index (RDPI) estimated for each species. RDPI was calculated for each genotype across the four treatments. The figure shows the mean and the standard error for each population of the two species. Asterisks indicate significant differences between the two populations for the trait RDPI at a 5% confidence level. If a species expressed greater values than the other, it is indicated under the abscise axis between the two species. Black columns are for the low population and white columns for the high population for both species.

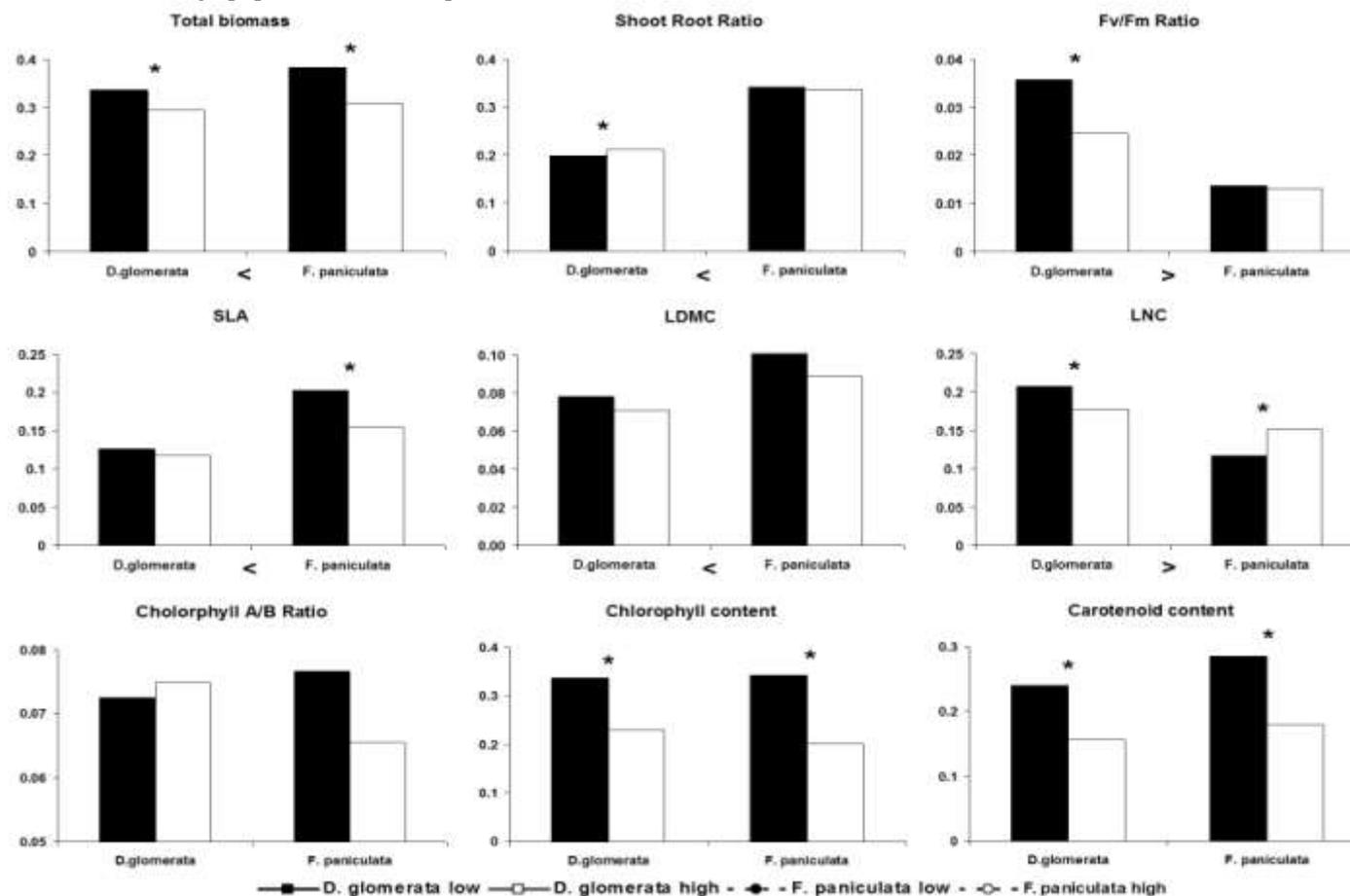


Figure 3a : Number of significant genetic correlations estimated for each population and species in the four treatments. Low population and high population are represented in black and grey respectively.

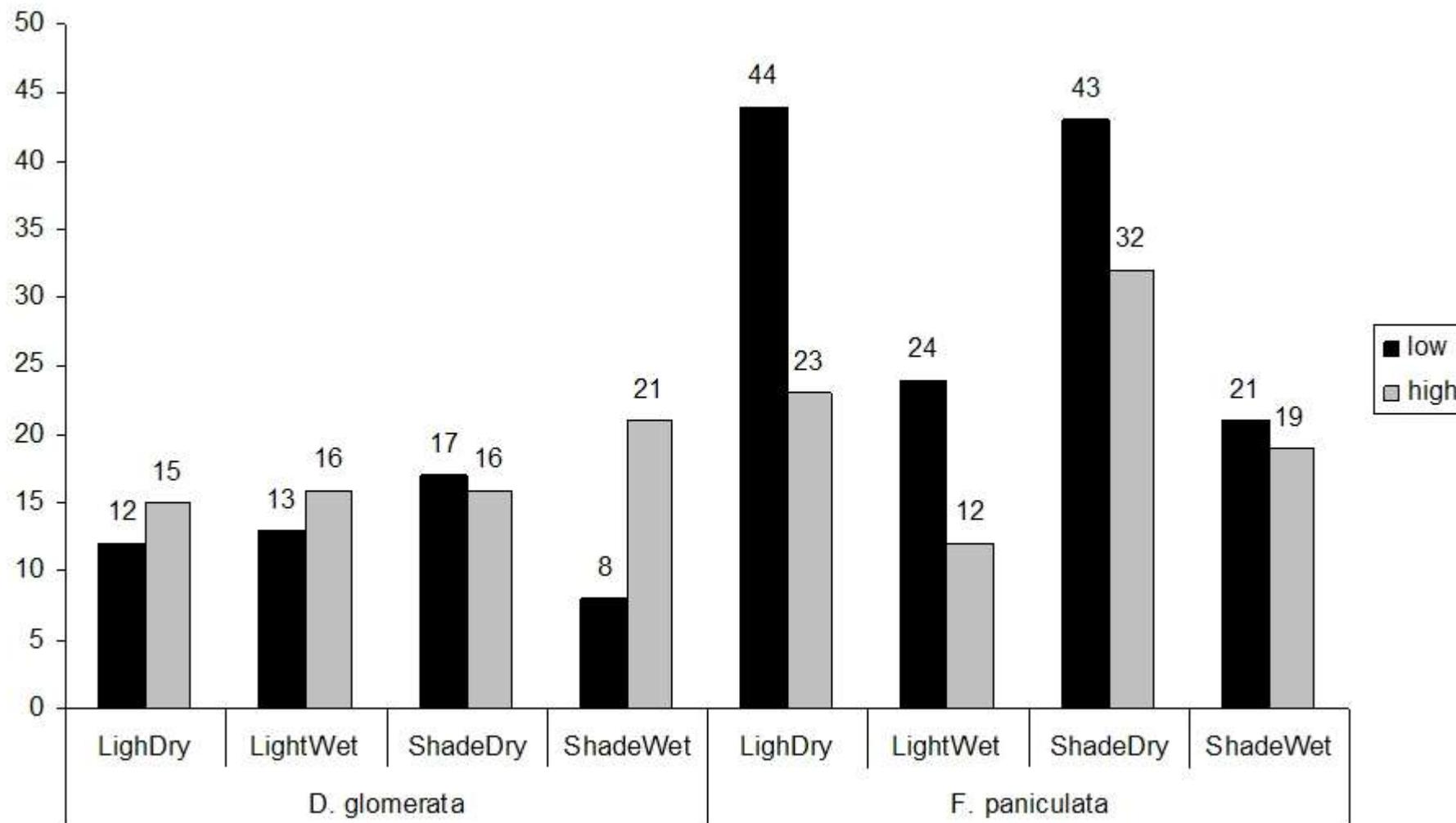


Figure 3b : Total number of significant genetic correlations in the four treatments for each population and species. The low and high populations are represented in black and grey respectively. Percentages over each bar indicate the proportion of negative correlations.

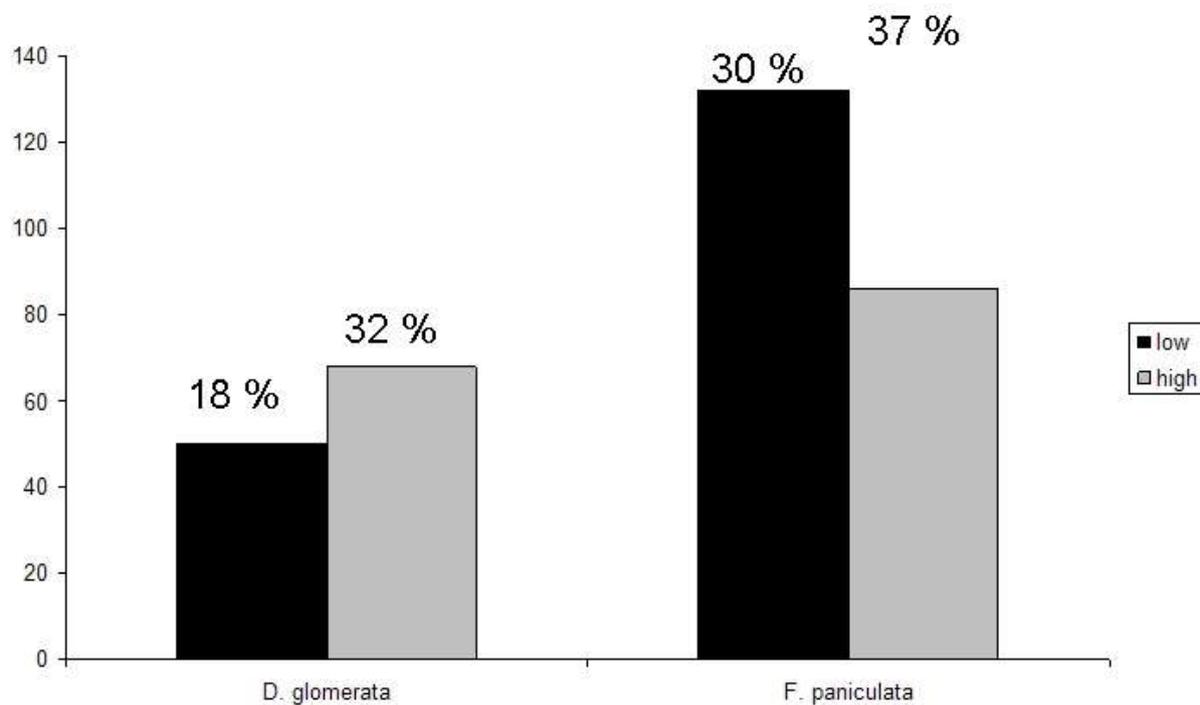


Table 1 : Two way anova for functional traits testing species (S) and treatment (T) effects, and their interaction. D.f.: degree of freedom. SLA: specific leaf area, LDMC: leaf dry matter content, LNC: leaf nitrogen content.

| Effect | D.f. | Biomass | Shoot : root ratio | SLA | LDMC | LNC |
|-----------|------|---------|--------------------|---------|---------|---------|
| Species | 1 | <0.0001 | <0.0001 | <0.0001 | <0.0001 | 0.7984 |
| Treatment | 3 | <0.0001 | 0.7665 | <0.0001 | <0.0001 | <0.0001 |
| S*T | 3 | 0.0024 | <0.0001 | 0.1964 | 0.3138 | <0.0001 |

| Effect | D.f. | Fv/Fm ratio | Chlorophyll A/B ratio | Chlorophyll content | Carotenoid content |
|-----------|------|-------------|-----------------------|---------------------|--------------------|
| Species | 1 | 0.8763 | <0.0001 | 0.0562 | 0.4434 |
| Treatment | 3 | <0.0001 | 0.4582 | <0.0001 | <0.0001 |
| S*T | 3 | <0.0001 | 0.6344 | 0.5549 | 0.6294 |

Table 2 : Effects of treatment (T) and genetic (genotype G and population P) factors on traits measured for the two species. Initial biomass was used as a covariate. Genotype was considered as a random effect, and was nested in the population effect.

| Dactyle | | Biomass | | Shoot : root ratio | | Sla | | Ldmc | | Lnc | |
|-----------------|----|-------------|---------|-----------------------|---------|---------------------|---------|--------------------|---------|---------|---------|
| | | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value |
| Initial biomass | 1 | 4,6205 | 0,0336 | 0,0243 | 0,8765 | 0,1454 | 0,7036 | 0,2244 | 0,6366 | 2,9513 | 0,0884 |
| Population | 1 | 1,7154 | 0,215 | 0,3396 | 0,5688 | 0,3523 | 0,5647 | 0,0127 | 0,9128 | 13,7855 | 0,0035 |
| Treatment | 3 | 36,613 | <.0001 | 18,4683 | <.0001 | 19,4235 | <.0001 | 41,0304 | <.0001 | 73,4123 | <.0001 |
| P*T | 3 | 0,3711 | 0,7745 | 4,3364 | 0,0134 | 0,5564 | 0,6487 | 1,9436 | 0,148 | 1,889 | 0,1574 |
| Genotype(popu | 8 | 1,4912 | 0,2081 | 1,3201 | 0,2753 | 1,7504 | 0,1336 | 5,0501 | 0,0007 | 1,8908 | 0,1051 |
| G*T | 24 | 0,861 | 0,6527 | 0,5688 | 0,9447 | 0,9094 | 0,5892 | 0,6071 | 0,9213 | 0,9669 | 0,5141 |
| | | Fv/Fm ratio | | Chlorophyll A/B ratio | | Chlorophyll content | | Carotenoid content | | | |
| | | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | | |
| Initial biomass | 1 | 0,1457 | 0,7033 | 7,9387 | 0,0057 | 0,8102 | 0,3699 | 0,3762 | 0,5408 | | |
| Population | 1 | 8,8746 | 0,0106 | 0,3311 | 0,5777 | 7,6265 | 0,018 | 3,8714 | 0,0717 | | |
| Treatment | 3 | 22,7779 | <.0001 | 2,3435 | 0,097 | 79,5715 | <.0001 | 20,2179 | <.0001 | | |
| P*T | 3 | 1,1183 | 0,3601 | 0,7938 | 0,5088 | 1,5979 | 0,2143 | 0,2936 | 0,8296 | | |
| Genotype(popu | 8 | 1,7593 | 0,1294 | 3,3085 | 0,0094 | 2,7164 | 0,0241 | 2,6164 | 0,0277 | | |
| G*T | 24 | 0,5675 | 0,9453 | 0,7184 | 0,8243 | 0,5318 | 0,9624 | 0,4134 | 0,9927 | | |
| Fetuque | | Biomass | | Shoot : root ratio | | Sla | | Ldmc | | Lnc | |
| | | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value |
| Initial biomass | 1 | 8,3628 | 0,005 | 18,5646 | <.0001 | 2,5963 | 0,1114 | 0,0368 | 0,8483 | | |
| Population | 1 | 18,6564 | 0,0009 | 6,1487 | 0,0395 | 37,2203 | <.0001 | 1,4639 | 0,2602 | 3,0375 | 0,1265 |
| Treatment | 3 | 17,3781 | <.0001 | 1,1387 | 0,3529 | 20,2748 | <.0001 | 24,6915 | <.0001 | 11,0428 | <.0001 |
| P*T | 3 | 0,9229 | 0,4437 | 0,3757 | 0,7713 | 0,6216 | 0,6081 | 0,2932 | 0,8299 | 0,4885 | 0,6931 |
| Genotype(popu | 7 | 0,4258 | 0,8769 | 2,7693 | 0,0291 | 0,2839 | 0,9538 | 1,2227 | 0,3298 | 3,4568 | 0,0147 |
| G*T | 21 | 0,7339 | 0,7845 | 0,9428 | 0,5404 | 1,4927 | 0,1071 | 1,1967 | 0,28 | 0,6987 | 0,7994 |
| | | Fv/Fm ratio | | Chlorophyll A/B ratio | | Chlorophyll content | | Carotenoid content | | | |
| | | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | F ratio | p value | | |
| Initial biomass | 1 | 1,9842 | 0,1632 | 1,1492 | 0,2873 | 0,4005 | 0,5288 | 0,003 | 0,9562 | | |
| Population | 1 | 0,1331 | 0,7254 | 0,1481 | 0,7109 | 0,123 | 0,7339 | 0,2095 | 0,6557 | | |
| Treatment | 3 | 11,1915 | <.0001 | 0,5065 | 0,6817 | 21,0359 | <.0001 | 10,6993 | <.0001 | | |
| P*T | 3 | 0,933 | 0,4379 | 0,2747 | 0,843 | 1,937 | 0,1481 | 2,122 | 0,1211 | | |
| Genotype(popu | 7 | 6,7722 | 0,0001 | 1,4836 | 0,2233 | 1,24 | 0,3182 | 0,6154 | 0,7382 | | |
| G*T | 21 | 0,5373 | 0,9446 | 1,9745 | 0,0175 | 0,6705 | 0,8477 | 0,6256 | 0,8864 | | |

Table 3 : Water and light effect for each species tested using one way ANOVA. The higher and lower modalities are indicated. On the left is indicated the response of the two species to a light or water increase.

| | D. glomerata | | F. paniculata | | D. glomerata | | F. paniculata | |
|-----------------------|--------------------|------------------------|-------------------|------------------------|--------------|-------|---------------|-------|
| | Water | Light | Water | Light | Water | Light | Water | Light |
| Total biomass | <0.0001 Wet>Dry | <0.0001 Light>Shade | 0.4816 | <0.0001 Light>Shade | + | + | 0 | + |
| Shoot root ratio | 0.0054 Wet>Dry | 0.0081 Shade>Light | 0.4941 | 0.529 | + | - | 0 | 0 |
| Fv/Fm ratio | 0.0003 Wet>Dry | <0.0001 Shade>Light | 0.2997 | 0.0069 Shade>Light | + | - | 0 | - |
| SLA | 0.005 Wet>Dry | <0.0001 Shade>Light | 0.0919 | <0.0001 Shade>Light | + | - | 0 | - |
| LDMC | 0.2423 | <0.0001 Light>Shade | 0.0054 Dry>Wet | <0.0001 Light>Shade | 0 | + | - | + |
| LNC | <0.0001 Wet>Dry | <0.0001 Shade>Light | 0.0002 Wet>Dry | 0.3443 | + | - | + | 0 |
| Chlorophyll A/B ratio | 0.1787 | 0.0832 | 0.3732 | 0.3938 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Chlorophyll content | <0.0001 Wet>Dry | <0.0001 Shade>Light | 0.0089 | <0.0001 Shade>Light | + | - | + | - |
| Carotenoid content | 0.0003 Wet>Dry | 0.0003 Shade>Light | 0.0643 | 0.0002 Shade>Light | + | - | 0 | - |

Conclusion générale

Principaux résultats en lien avec les problématiques de départ et la littérature, limites et perspectives.



VI. Conclusion

Dans l'étude de la relation entre les espèces et leur environnement, des disciplines comme la phytosociologie ont conduit à considérer les végétaux comme des organismes inféodés à des conditions particulières de l'environnement. Ceci a mené à la description d'un milieu en fonction des espèces l'occupant. Mais cette vision a aussi un côté pernicieux qui restreint la notion d'espèce végétale à un organisme sessile, et par extension peu enclin à s'adapter de manière « dynamique » à son environnement, mais plutôt à le subir de manière « passive » selon le dicton « ça passe ou ça casse ». Et cette idée est bien renforcée par le corolaire que les animaux, organismes non sessiles à quelques exceptions près, sont capables de s'adapter par « choix » à leur environnement. Un auteur à succès a repris dans ses livres (Weber 1994, 2000) l'idée qu'il existait une classification dans le monde entre minéral, végétal et animal, le dernier étant en quelque sorte le stade ultime de l'évolution et le plus à même de faire des « choix ». Bien que du domaine de la science fiction, ces ouvrages illustrent les confusions entre religion et science, comme peut le refléter le débat historique entre créationnisme et évolutionnisme⁶. Le travail de cette thèse se situe clairement dans la seconde vision basée sur l'idée que les espèces, végétales et animales, évoluent principalement par le biais de la sélection naturelle qui favorise en général les individus avec le meilleur phénotype en fonction de l'environnement, et que la source nécessaire pour cela est la variabilité génétique (Darwin 1859). Dans cette idée, il est important de concevoir les espèces végétales comme des organismes variables, et cela à différentes échelles de temps allant de la saison à la génération.

Prévoir les conséquences des changements globaux sur la biodiversité des écosystèmes nécessite de mieux comprendre la réponse potentielle des espèces (Figure 35), et ce à court et long terme. En effet, les espèces présentes en un lieu donné forment une biodiversité locale particulière que l'on peut souhaiter préserver. Mais si la connaissance des exigences des espèces est un pré-requis pour prévoir leur distribution future, avoir une idée de leur capacité à supporter des changements de leur environnement dans les « queues » de distribution des espèces (Hewitt 2000, Hampe et Petit 2005) où les conditions climatiques vont être modifiées pour ne plus correspondre à la niche des espèces (trailing edge) et à coloniser de nouveaux

⁶ J'ai volontairement choisi de ne citer que deux courants, parmi ceux pouvant exister dans les différentes sociétés et religion. Ex : le pastafarisme, bouddhisme.

habitats où les conditions climatiques sont nouvellement favorables (leading edge) est nécessaire pour prévoir les conséquences sur les communautés actuelles, préoccupation importante des acteurs locaux⁷.

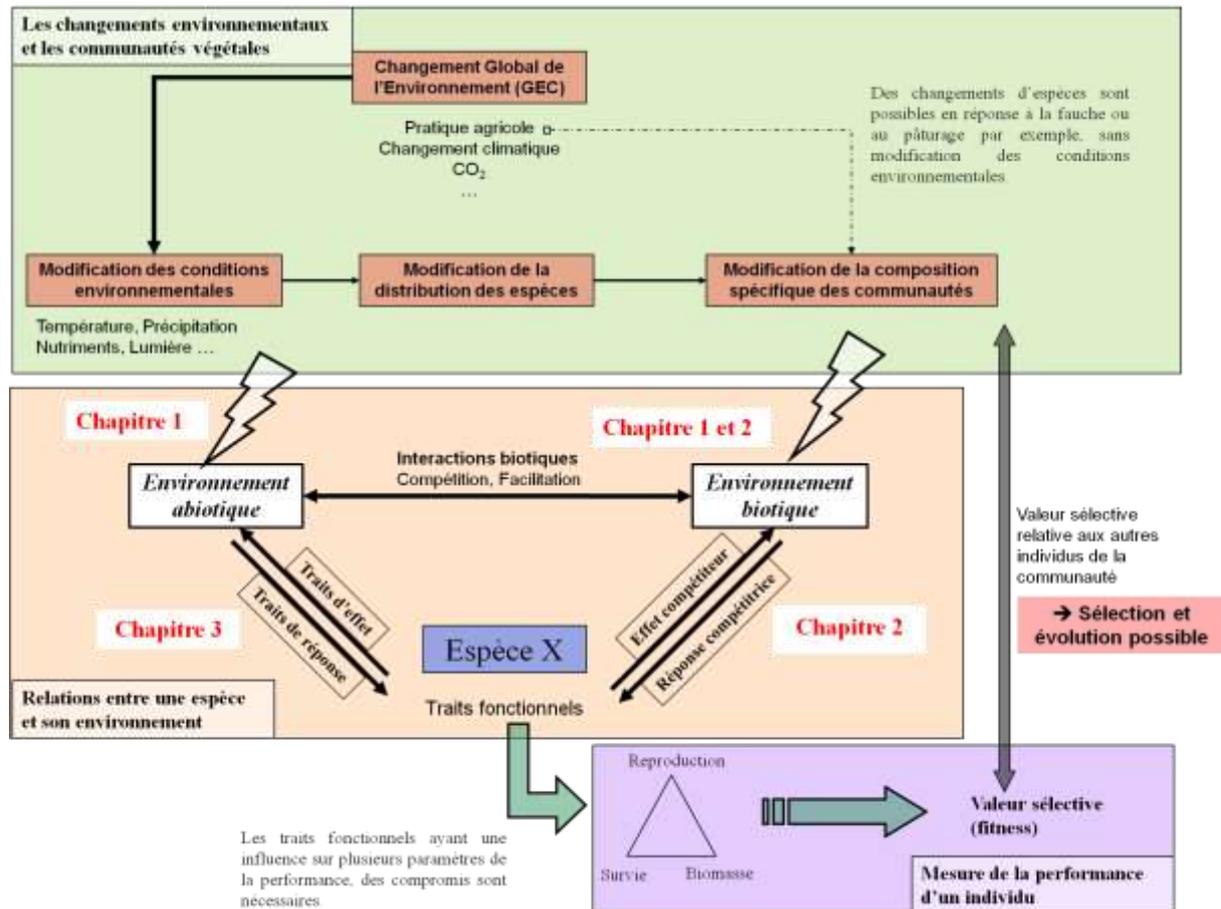


Figure 35 : Représentation simplifiée des relations entre changements globaux de l'environnement, conséquences pour les communautés végétales, les différents changements d'environnement pour une espèce, et de quelle manière les traits fonctionnels permettent d'étudier la réponse de l'espèce dans un contexte évolutif. Les différents chapitres du manuscrit sont représentés à côté de l'aspect de la réponse des espèces auquel ils se rapportent.

⁷ Dans le terme acteurs locaux, j'incorpore aussi bien les collectivités locales telles que la région Rhône Alpes qui a soutenu mon travail, que les habitants, agriculteurs et touristes qui se sont montrés très intéressés par les différentes études menées sur leur site pour comprendre le fonctionnement de leurs prairies et avides de prospectives sur le devenir de leurs champs. Les différents échanges avec ces différents partenaires m'ont permis de me rendre compte de l'intérêt que portent ces personnes à leur environnement, ainsi que la somme de connaissances que peut apporter ces rencontres. Cf travail de Fabien Quétier.

1. Leading et trailing edge, ou la capacité des espèces à supporter des conditions environnementales modifiées et à répondre à de nouvelles conditions environnementales.

L'hypothèse couramment avancée pour décrire la réponse des espèces végétales au réchauffement global est une modification de l'aire de répartition des espèces. Dans le cas des espèces de montagne, on devrait observer une élévation en altitude de la répartition des espèces, avec une colonisation de nouveaux milieux à plus haute altitude (leading edge) et une disparition des milieux à plus basse altitude (trailing edge). Cette tendance a été observée pour les plantes alpines avec une élévation de la distribution de certaines espèces, mais surtout une mise en évidence d'une augmentation de la richesse spécifique sur les sommets étudiés à long terme (Walther et al. 2005), augmentation résultant à la fois du maintien des espèces précédemment présentes et de l'arrivée de nouvelles espèces dans ces milieux qui leurs sont devenus favorables. Cette dernière observation met en évidence que si les espèces sont capables de coloniser les nouveaux milieux devenus climatiquement favorables à plus haute altitude, elles sont également capables de tolérer de nouvelles conditions, en l'occurrence un climat plus « chaud ». Ceci montre bien l'importance de mieux comprendre la capacité des espèces végétales à répondre à des changements environnementaux, en particulier vis-à-vis de leur tolérance à de nouvelles conditions (trailing edge) et de leur capacité à s'adapter, coloniser et survivre (leading edge) à de nouvelles conditions climatiques (figure 36). La réponse des espèces pouvant être plus ou moins rapide, il est nécessaire d'estimer la capacité de réponse à court et plus long terme que représentent respectivement la plasticité phénotypique et la variabilité génétique.

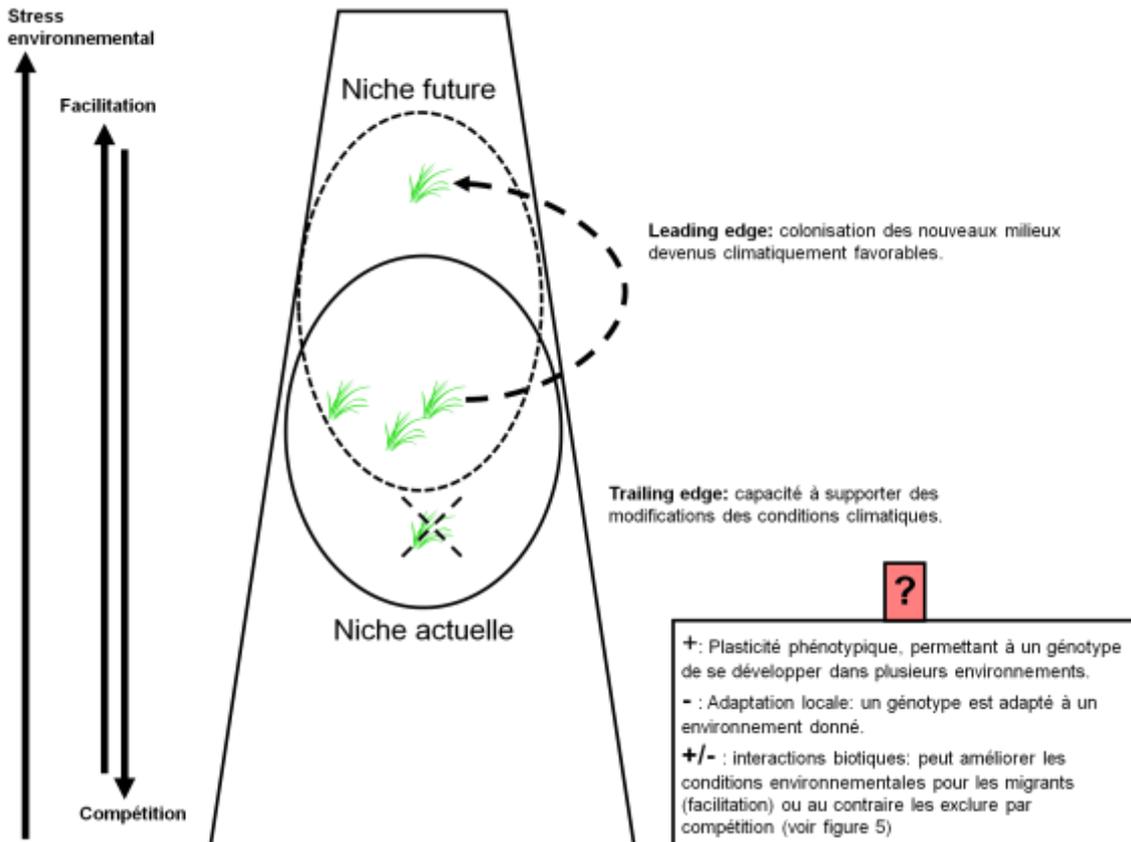


Figure 36: Représentation schématique des concepts de leading et trailing edge le long d'un gradient altitudinal. Les différents paramètres pouvant influencer la réponse des individus est représentée à gauche (Stress gradient hypothesis, Bertness et Callaway 1994). Le cartouche présente les questions abordées durant la thèse sur le rôle de l'adaptation locale, de la plasticité phénotypique et des interactions biotiques sur la performance des espèces transplantées.

Les résultats du chapitre 1 nous ont permis de mettre en évidence une variabilité importante en réponse à un changement d'altitude pour la performance des espèces. Cependant, nous manquons d'information sur les paramètres environnementaux à l'échelle locale de nos sites. Nos trois sites sont situés à des altitudes différentes, mais ne peuvent être considérés comme faisant partie d'un continuum écologique analogue à un changement climatique. En effet, la pluviométrie est censée augmenter avec l'altitude, tandis que la température décroît. Nos sites se répartissant entre Alpes externes (Allevard) et internes (Lautaret et Galibier), ils diffèrent par leur pluviométrie de sorte que le site d'Allevard est le plus bas mais aussi celui avec les précipitations les plus abondantes. De ce fait, la différence d'altitude entre le site d'Allevard et les deux autres implique à la fois une baisse de la température mais aussi de la quantité de précipitations lorsque l'altitude augmente. Cette distinction Alpes internes/externes est d'ailleurs caractérisée par une sécheresse estivale plus marquée au Lautaret pouvant expliquer la forte mortalité que nous avons observée. Le patron de réponse est donc bien celui attendu mais nous ne pouvons conclure sur les facteurs

responsables de cette réponse. Le Lautaret et le Galibier, deux sites à des altitudes différentes dans les Alpes internes, seraient plus à même de représenter un changement climatique, mais la réponse observée des espèces est contraire à l'hypothèse d'une amélioration de la performance des individus en réponse à une baisse d'altitude (une baisse d'altitude permettant de simuler un réchauffement, entre autres chose (Körner 1999). Cela pourrait s'expliquer par des changements plus locaux (discutés au chapitre 1) liés à l'humidité du sol principalement pouvant résulter de phénomènes micro climatiques aussi bien que des effets de la végétation en place (Gross et al. 2008).

Nos résultats apparaissent en opposition avec la littérature basée sur des modèles d'enveloppes bioclimatiques montrant la réponse des espèces à l'altitude et aux changements climatiques (Thomas et al. 2004, Parmesan 2006, Thuiller et al. 2004, 2008) et sur la base de laquelle on attendrait que la performance des espèces soit reliée de manière plus significative aux facteurs associés à l'altitude (température et précipitations). Ces divergences peuvent s'expliquer par la différence de réponse observée. Ces modèles se basent, dans une très large majorité, sur des occurrences alors que nous avons choisi de nous baser sur des indices de performance. Cette distinction est importante dans la mesure où nous avons observé des résultats contrastés entre, par exemple, survie et biomasse des espèces, indiquant qu'il y a des compromis entre ces différents indicateurs. La question se pose alors de la pertinence du choix de ces indicateurs (occurrence, biomasse...) pour estimer la réponse des espèces. Si l'occurrence d'une espèce permet d'estimer sa niche en fonction des conditions environnementales des habitats occupés, la présence seule ne peut renseigner sur sa capacité à répondre à des changements environnementaux. En effet, la présence n'est pas indicatrice de la performance, un individu pouvant être présent à un endroit sans pour autant exprimer sa performance maximale, et tous les endroits favorables à une espèce ne sont pas forcément occupés par cette espèce (Pulliam 2000). Cette idée est largement répandue en génie écologique (restauration, gestion, conservation) où une espèce présente peut être menacée sans qu'il soit possible d'y remédier. Les raisons sont multiples, allant de l'existence de goulots d'étranglement ou de taille efficace des populations trop faible pour des exemples de causes génétiques ou bien à la disparition des habitats favorables ou par exclusion compétitive pour des exemples plus écologiques. Ces phénomènes pouvant être lents à se manifester, l'inadéquation entre l'espèce et l'environnement n'est donc pas immédiatement observable.

Une meilleure estimation de cette adéquation est la valeur sélective d'un individu ou fitness, mais nécessite de mettre en œuvre des moyens plus lourds pour son estimation. Derrière cette valeur sélective se retrouve l'idée de survie, de biomasse et de reproduction (Violle et al. 2007, Figure 11), ces trois processus étant à considérer pour expliquer la présence d'un individu / d'une population, mais aussi pour mieux comprendre les compromis liées à l'investissement en énergie dans ces fonctions de la plante. Ces trois composantes n'ont pas forcément la même importance au cours de la vie d'un individu (Figure 37), ni la même vitesse de réponse comme nous avons pu l'observer dans nos expériences, la survie étant une mesure plus « instantanée » que la biomasse (Chapitre 1). Toutefois une composante que nous n'avons pas pu estimer durant ce travail concerne l'investissement dans la reproduction des espèces.

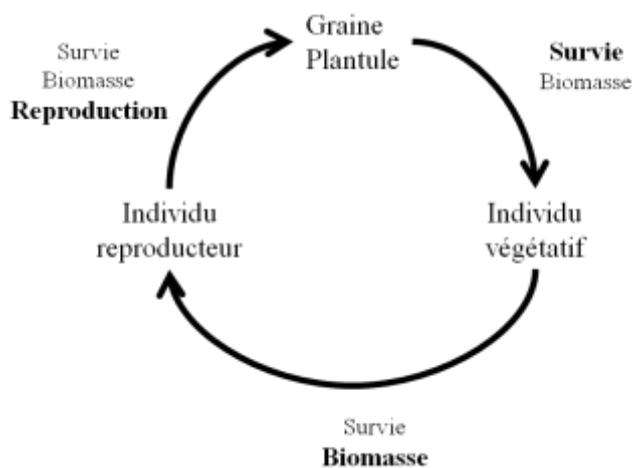


Figure 37: Cycle simplifié de la vie de la plante. Trois stades principaux sont représentés. Les paramètres importants (Survie, Biomasse, Reproduction) sont indiqués pour les individus entre les stades. En gras, le paramètre a priori le plus important relativement aux autres est représenté.

En effet, la prédiction des lieux d'occurrence des espèces dans les modèles aussi bien que l'occupation des nouveaux habitats devenus favorables pour une espèce supposent leur capacité à coloniser ces nouveaux milieux. Cette capacité de colonisation passe d'une part par la production de graines, or nous n'avons observé qu'une part de reproduction très faible pour les espèces dans les différentes expériences. Cette absence peut s'expliquer par le temps nécessaire à la réponse des espèces pour la survie, ce qui laisse penser qu'il peut être nécessaire de mettre en place des expériences à plus long terme pour observer des réponses plus nettes pour la biomasse et pour la reproduction, ou alors utiliser des espèces au cycle de vie plus court (annuelles). La capacité de colonisation passe aussi par la survie des graines. Nous n'avons pas travaillé à partir de graines et ne possédons donc pas d'informations sur la phase de recrutement germinatif en réponse à un changement climatique. Toutefois la présence d'une espèce au stade adulte est liée à des conditions environnementales qui peuvent être différentes de celles nécessaires à la germination (Viard-Crétat 2008), et les taux

importants de mortalité que nous avons observés pour certaines espèces au stade adulte non reproducteur laissent penser que la germination des graines est une étape critique. Cela suggère que la modélisation de la réponse des espèces nécessite de tenir compte de la niche de régénération des espèces (Grubb 1977, Coomes et Grubb 2003) aussi bien que de la dynamique des espèces, comme par exemple les flux entre populations ou les problèmes de dispersion. Néanmoins, ces derniers points commencent à être pris en considération pour le développement de nouveaux modèles basés sur les enveloppes climatiques (Andersson et al. 2009).

Si les conditions climatiques et leur variation sont une explication majeure de la répartition des espèces, la variabilité intraspécifique peut aussi influencer sur la réponse des espèces. Le long des gradients environnementaux, une grande hétérogénéité des conditions environnementales peut être accompagnée d'une adaptation locale des espèces (Linhart et Grant 1996). Nombreuses sont les études expérimentales ayant mis en évidence ce phénomène en réponse à différents paramètres de l'environnement tels que la nature du sol (Wright et al. 2006), le niveau hydrique (Bennington et McGraw 1995, Lenssen et al. 2004) ou le long d'autres gradients environnementaux complexes (Waser et Price 1985, Galen et al. 1991, Gauthier et al. 1998, Joshi et al. 2001, Stinson 2004, Byars et al. 2007, Gonzalo-Turpin et Hazard 2009). Comme souvent, les études montrant des différences sont plus nombreuses que les études rapportant l'absence d'adaptation (Schmidt et Levin 1985, Galloway et Fenster 2000, Callahan et Pigliucci 2002, Geber et Eckhart 2005). Pourtant, différents facteurs tels que les flux de gènes, les interactions biotiques ou bien encore la plasticité phénotypique (Galloway et Fenster 2000, Sultan et Spencer 2002, Kawecki et Ebert 2004) peuvent empêcher une adaptation locale. Dans le cadre de notre expérience de transplantation réciproque, nous n'avons mis en évidence une meilleure performance des populations dans leur environnement d'origine pour aucune espèce. Bien que des différences entre les populations soient observables pour la survie ou la performance en réponse à un changement d'altitude, aucun avantage pour la population locale n'a été observé. En revanche, nous avons montré une meilleure performance (survie et biomasse) pour la population originaire d'un site où l'espèce est dominante et que l'on peut considérer comme proche de l'optimum, et ce même quand les individus de cette population sont cultivés dans des conditions plus sévères. Ces résultats montrent bien qu'il est nécessaire de considérer une espèce comme une entité exprimant de la variabilité génétique ainsi que de la plasticité phénotypique (Bradshaw 1984, Bazzaz 1986), la large répartition d'une espèce pouvant s'expliquer par l'existence de

plusieurs génotypes plutôt qu'un seul génotype généraliste⁸ (van Tienderen 1991, Bolnick et al. 2003).

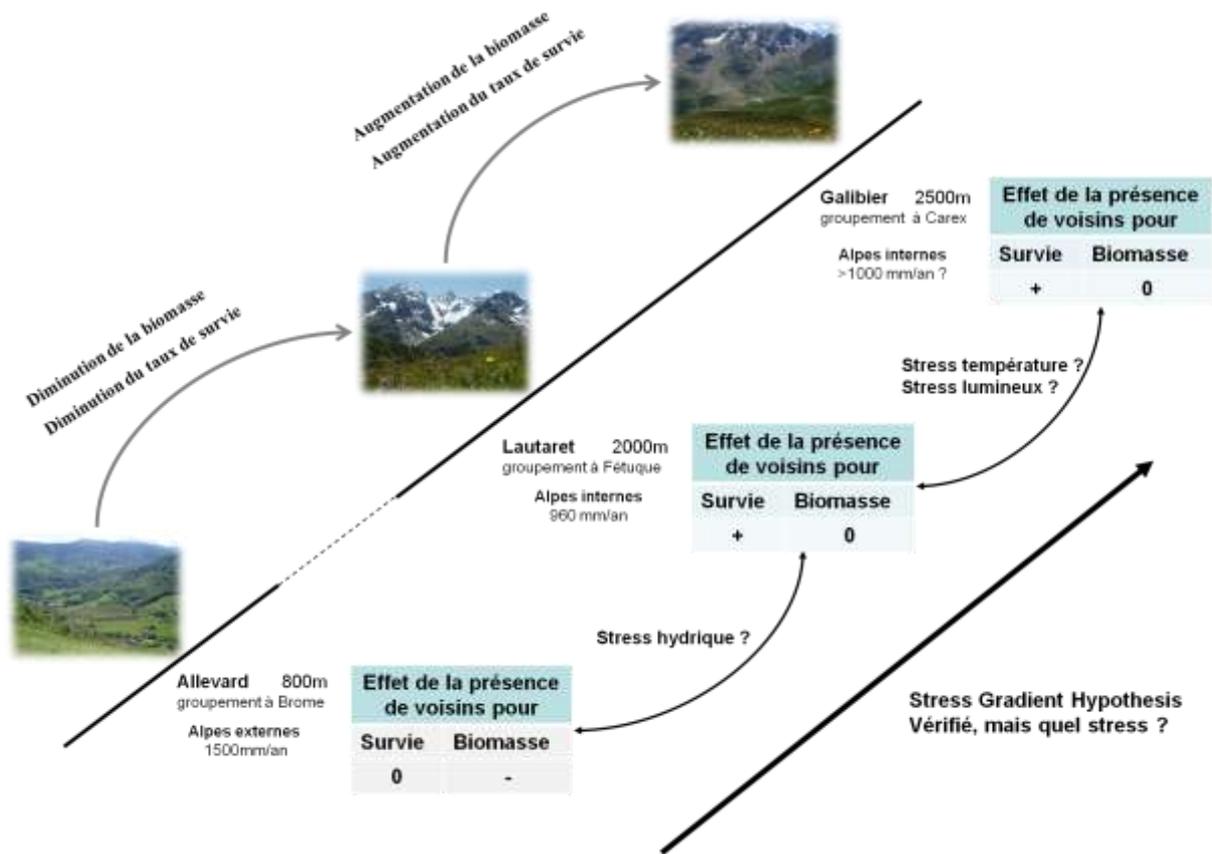


Figure 38: Synthèse de la réponse des espèces à un changement altitudinal (chapitre 1) en termes de survie et de biomasse. L'effet global des voisins pour chaque site est indiqué dans les tableaux.

Enfin, la présence de voisins peut modifier la réponse des espèces aux changements climatiques, en tamponnant ou en amplifiant les conséquences d'un changement d'environnement sur la réponse des espèces (Pulliam 2000, Knight et Miller 2004). Toutefois, à partir de nos résultats, il semble nécessaire de faire la distinction entre survie et biomasse d'une part, et entre les différents environnements d'autre part. En effet, les voisins peuvent jouer un rôle bénéfique (facilitation) pour la survie des espèces dans les conditions les plus difficiles (subalpin en particulier), alors que cet effet bénéfique n'est pas forcément visible dans des conditions plus favorables (collinéen par exemple) (Figure 38). A l'opposé, nous n'avons pas observé de facilitation pour la biomasse, mais plutôt de la compétition bien que

⁸ J'ai utilisé le terme généraliste par opposition au terme spécialiste précédemment utilisé, ces deux notions ayant fait l'objet d'une présentation succincte en introduction, et faisant l'objet d'un paragraphe dans la suite du manuscrit. Toutefois, dans son article, Peter van Tienderen utilise le terme « multi purpose » que l'on pourrait traduire plus littéralement par « multi-usages » ou bon à tout faire.

cela soit surtout visible pour les espèces de basse altitude (dactyle et brome), les autres espèces ne semblant pas affectées en terme de biomasse par la présence ou l'absence de voisins. L'effet des interactions biotiques semble donc bien dépendant des conditions environnementales (Choler et al. 2001) mais aussi des espèces (Grime 1977, Liancourt et al. 2005a), et n'affecte pas de la même façon la survie ou la biomasse, rendant difficile la prédiction d'une réponse globale.

Prévoir la réponse des espèces à des changements climatiques globaux présente un certain nombre de difficultés qui commencent seulement à être mises en évidence par l'expérimentation et la modélisation. En premier lieu, s'il est clair que la présence/absence n'est pas une information suffisamment précise pour l'étude de la réponse des espèces, il est toutefois difficile de déterminer un indicateur pertinent tant la réponse peut être complexe en termes de biomasse, de reproduction ou de survie, et des compromis existants entre ces trois paramètres (Stearns 1992, Silvertown et Charlesworth 2001). Dans ce contexte, l'utilisation des traits fonctionnels pour approfondir nos connaissances sur ces compromis et mieux comprendre les stratégies mises en œuvre par les espèces serait intéressante (Violle et al. 2007). Dans un deuxième temps, il est nécessaire d'essayer d'établir une hiérarchie des différents facteurs environnementaux, tous n'ayant pas la même influence sur les espèces (Macel et al. 2007), mais en gardant à l'esprit que les facteurs globaux et locaux peuvent interagir dans la réponse des espèces à un changement environnemental (Chapitre 1). Les différentes espèces que nous avons étudiées diffèrent dans leur réponse intrinsèque, que ce soit le résultat de différences entre populations, de leur réponse à la présence de voisins ou bien d'une manière plus générale dans leur vitesse de réponse. Les espèces peuvent aussi présenter des réponses différentes aux facteurs biotiques et abiotiques corrélés à un facteur complexe tel que l'altitude, ces facteurs locaux pouvant être plus pertinents pour expliquer la performance des individus.

- Prévoir la réponse globale d'une espèce à un changement d'environnement nécessite de comprendre les compromis liés à la fitness concernant la reproduction, la survie et la production de biomasse.
- Il est nécessaire de tenir compte des réponses espèce-dépendantes face aux micro-conditions environnementales (biotiques et abiotiques), celles-ci pouvant moduler la réponse des espèces aux macro-changements environnementaux régissant la distribution des espèces.
- Une variabilité intraspécifique importante est présente pour les espèces étudiées, en réponse à des changements environnementaux mais aussi pour des populations différentes. Souvent considérée comme faible, cette variabilité et ses conséquences devraient mieux être appréhendées dans la prédiction de la réponse des espèces aux changements globaux.

2. Rôle des facteurs abiotiques ou l'importance de l'environnement en tant que source de variabilité intraspécifique.

L'importance de la variabilité environnementale pour les plantes est largement reconnue, et peut permettre aux espèces de répondre de manière plastique pour tamponner les variations environnementales (Bradshaw 1965, Pigliucci 2001). Pour autant, l'importance de l'environnement comme source de variabilité pour les traits fonctionnels n'a pas souvent été prise en compte pour l'étude de la relation entre les espèces et leurs environnements.

La plasticité phénotypique est incorporée dans les théories récentes de l'évolution comme un mécanisme pouvant, selon les cas, ralentir ou accélérer l'évolution génétique (Price et al. 2003), voire même la remplacer le temps que des variations de phénotype d'origine environnementale deviennent fixées (Lande 2009). Cette notion, souvent reconnue sous le terme d'assimilation génétique (Waddington 1942, Pigliucci et Murren 2003), est parfois mise en opposition avec l'effet Baldwin (Baldwin 1896), qui considère plutôt que la plasticité est sélectionnée. Une synthèse récente (Crispo 2007) met en évidence que l'opposition entre ces deux théories repose sur la fréquence de la plasticité phénotypique ainsi que sur son caractère adaptif, en particulier dans son équilibre entre coûts et bénéfices. Toutefois, ces deux visions considèrent la plasticité comme permettant aux individus de coïncider avec les différents pics d'un paysage adaptif hétérogène (Price et al. 2003).

Dans les différentes expériences mises en place, la plasticité phénotypique est apparue comme une source de variation très importante pour les traits fonctionnels des différentes espèces en réponse à différents types de changements environnementaux locaux (Chapitre 2 et 3). En effet, les différences entre populations et entre génotypes expliquent au mieux 30% de la variabilité des traits. Bien souvent, malgré des échantillonnages dans des localités bien distinctes, des valeurs plus faibles sont même obtenues. Cette observation soulève la question de savoir si les mesures de traits que l'on peut faire dans la nature sont représentatives de l'espèce, de la population ou de l'individu mesuré, ou si elles sont simplement représentatives des conditions locales de l'environnement.

La plupart des traits que nous avons mesurés répondent avec une amplitude importante à des changements de facteurs de ressources. En fonction du niveau de nutriments ou de lumière par exemple, la variabilité des traits peut mener à ce que deux espèces différentes aient la même valeur de trait, mais dans des traitements différents (cas de la teneur en matière sèche des feuilles - LDMC, Chapitre 3a). A l'inverse, pour quelques traits, nous avons

observé des valeurs moyennes et des réponses similaires pour deux espèces. En particulier, dans le chapitre 3b, des traits importants comme le contenu en chlorophylle ou la teneur en azote foliaire (LNC), que l'on peut relier à la capacité photosynthétique des espèces (Reich et al. 1994) ou bien encore à leur stratégie d'utilisation des ressources (Wright et al. 2004, Diaz et al. 2004), ne diffèrent pas significativement entre les espèces. Dans ce cas, seule la surface spécifique foliaire (SLA) permet d'expliquer les différences de stratégies et de croissance.

Outre l'importance intrinsèque de ces traits écophysologiques (LNC, SLA...) dans le fonctionnement des plantes, ils sont aussi utilisés pour définir les stratégies des espèces (Grime et al. 1997, Wright et al. 2004), en se basant sur l'hypothèse que leur variation intraspécifique est relativement faible comparée aux différences entre espèces (Garnier et al. 2001). Pour autant, la grande variabilité observée pour ces traits ne remet pas en cause leur utilisation en tant qu'indicateurs des stratégies. En effet, les traits écophysologiques que nous avons mesurés semblent des briques élémentaires de la réponse des espèces à leur environnement. En conséquence, il aurait été étonnant d'observer des réponses différentes de ces traits à des changements d'environnement identiques pour des espèces relativement similaires (graminées prairiales). La hiérarchie des espèces est donc conservée, nos résultats ne font qu'illustrer qu'une mesure ponctuelle ne peut suffire à caractériser la stratégie d'une espèce (Figure 39).

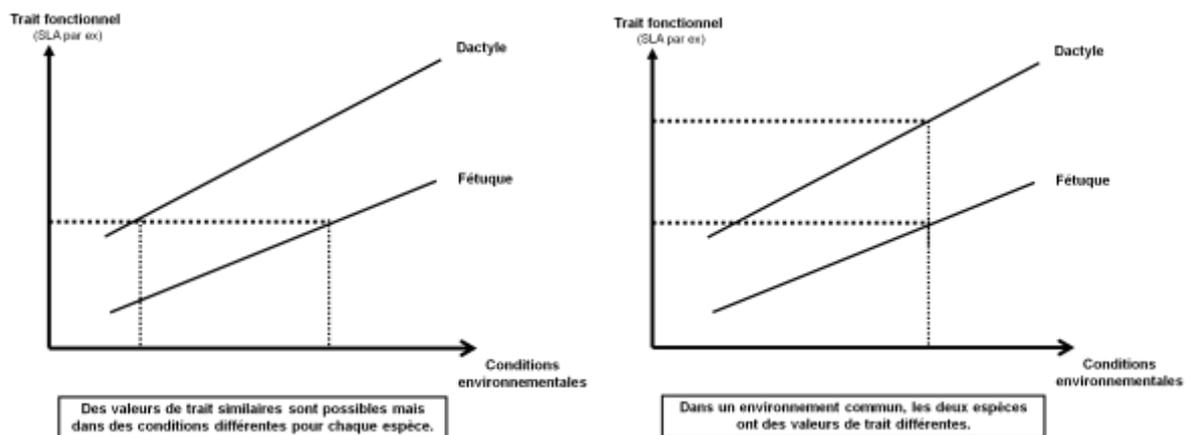


Figure 39: Illustration de la réponse de deux espèces à un facteur environnemental (article 3b). Il est possible de mesurer des traits similaires pour deux espèces, mais dans des environnements différents.

Les différences entre espèces sont surtout marquées au niveau des traits morphologiques liés à la production de biomasse, comme le nombre de feuilles, ou plus synthétiquement les biomasses aérienne et racinaire produites. Nous avons choisi de comparer la réponse de deux espèces avec des capacités de croissance différentes : le dactyle, une

espèce à croissance rapide et à stratégie d'acquisition des ressources, et la fétuque, une espèce à croissance plus lente et à stratégie de conservation des ressources (Gross et al. 2007). L'une des hypothèses de départ était que le dactyle, une espèce de milieux riches, présenterait surtout une réponse plastique au niveau des traits morphologiques, alors que la fétuque, dominante dans des milieux plus pauvres, aurait une réponse plastique au niveau des traits écophysologiques plutôt que morphologiques (Grime et Mackey 2002). Cette hypothèse n'a pas été confirmée dans nos expériences, les deux espèces exprimant de la plasticité à la fois pour les traits morphologiques et écophysologiques (Chapitre 3).

Cependant, l'étude de Grime et Mackey est certainement l'une des premières à suggérer des différences du niveau de la réponse plastique en fonction des stratégies des espèces. En particulier, la notion de niche écologique et son caractère multidimensionnel en fonction des différents facteurs environnementaux a relancé le besoin de connaître la gamme d'environnements occupés par une espèce selon sa stratégie. Une espèce exploitatrice pourrait ainsi se caractériser par la capacité de profiter de hauts niveaux de ressources édaphiques ou hydriques (milieu riche), et en même temps supporter des niveaux de ressources plus faibles grâce à une variabilité importante. A l'opposé, on peut décrire les espèces conservatrices comme des espèces de milieux pauvres et peu disposées à profiter d'un large éventail de niveaux de ressources. Ces deux axes sont bien illustrés dans nos expériences par une réponse moins marquée de la fétuque aux nutriments ou à la lumière, voire par l'absence de réponse aux variations hydriques. Dans le jargon de la niche, on aurait donc une large niche pour les espèces exploitatrices et une niche moins large pour les espèces conservatrices (Figure 40).

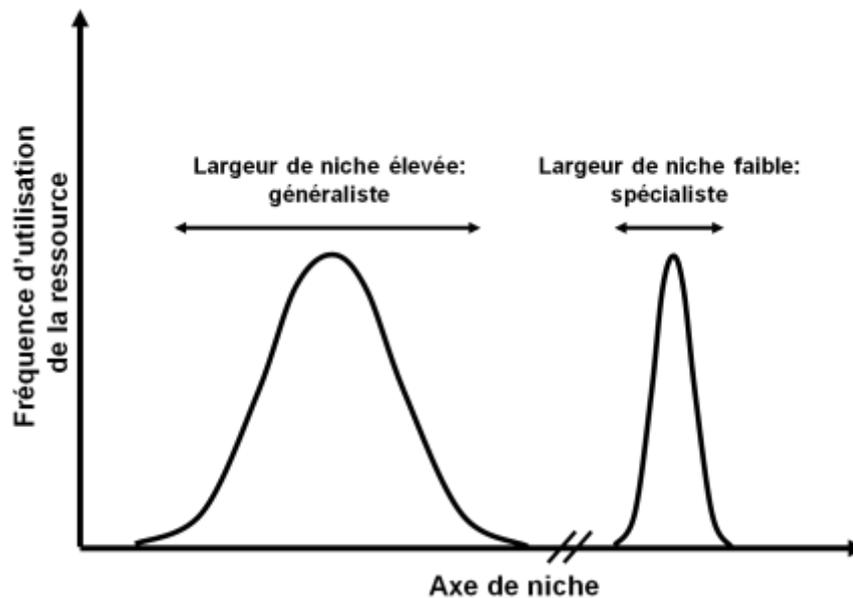


Figure 40: Représentation schématique d'un individu généraliste et d'un individu spécialiste en fonction de la largeur de leur niche respective.

La notion de largeur de niche peut faire penser aux notions de spécialiste et généraliste, ces derniers ayant une niche plus large que les spécialistes en relation avec une plus grande répartition écologique (van Tienderen 1991, Bolnick et al. 2003). Les espèces généralistes sont ainsi définies comme des espèces présentes sur une grande gamme environnementale. Il nous est difficile de dire de manière rigoureuse quelle espèce, du dactyle ou de la fétuque, est la plus généraliste. Nos différentes observations visuelles de ces espèces sur le terrain nous conduisent à penser que les deux espèces sont des généralistes du point de vue de la répartition écologique, chose que la répartition géographique ne reflète pas forcément. En effet, le dactyle est présent dans l'ensemble des Alpes françaises alors que la fétuque paniculée est surtout localisée dans les Alpes du Sud. Pourtant d'un point de vue écologique, le dactyle se trouve aussi bien en prairie riche qu'en sous bois et moins quand le milieu devient sec. La fétuque se rencontre à des altitudes plus élevées mais aussi sur des milieux très variés comme en sous bois de mélèze ou bien dans d'anciennes terrasses agricoles, mais aussi dans des milieux plus secs avec des sols beaucoup plus superficiels. Au col du Lautaret, sa répartition va de l'adret sur des parcelles fauchées, pâturées ou d'anciennes terrasses, ainsi qu'à l'ubac en pleine lumière ou avec les aulnes verts. Dès lors, ces deux espèces peuvent être considérées comme des généralistes du point de vue de leur exigences écologiques, avec toutefois des répartitions altitudinales différentes qui pourrait résulter de

capacité compétitrices différente, limitant la fétuque à des altitudes plus élevées où la compétition est moins importante. Toutefois, une meilleure connaissance de la fétuque paniculée, en particulier vis-à-vis de sa niche fonctionnelle ainsi que de sa variabilité génétique est nécessaire. En effet, le dactyle peut occuper une grande répartition géographique en partie grâce à des écotypes et des niveaux de ploïdies différents.

Dans nos différentes expériences, nous avons mesuré des valeurs de traits confirmant le caractère plus conservateur de la fétuque et exploitateur du dactyle. Nous proposons donc de caractériser la fétuque comme une espèce généraliste conservatrice et le dactyle comme une espèce généraliste exploitatrice. Cette distinction n'est pas sans rappeler celle proposée pour les compétiteurs (Michalet 2001), entre compétiteur exploitateur et compétiteur conservateur selon la disponibilité en ressources (Liancourt 2005). La distinction, se faisant sur la richesse édaphique, est illustrée par la réponse importante du dactyle à une augmentation de la fertilité comparée à celle de la fétuque (Chapitre 3a). Ainsi, conservateur et exploitateur diffèrent par leur sensibilité aux variations environnementales. Que ce soit dans notre expérience de transplantation réciproque ou en conditions contrôlées (Chapitre 3), le dactyle a répondu de manière plus importante à la présence de voisins (Chapitre 1), aux nutriments ou à l'eau (Chapitre 3). Nous avons déjà réfuté l'hypothèse de Grime et Mackey au sujet d'une réponse par plasticité morphologique ou physiologique en fonction de la stratégie, mais nos résultats illustrent cependant leur intuition qu'une plasticité phénotypique plus importante est exprimée par le dactyle. Nous proposons donc que le dactyle représente une espèce généraliste par plasticité phénotypique, à stratégie exploitatrice et présente dans des milieux favorables où sa plasticité phénotypique lui permet de faire face à différents niveaux de ressource (lumière, eau, nutriments). En opposition, la fétuque représente aussi une espèce généraliste mais de milieux plus pauvres, avec un phénotype moins plastique en réponse à différents niveaux de ressource (nutriment et eau) mais pas pour autant incapable de répondre par plasticité phénotypique (lumière). On a donc deux espèces généralistes, l'une par plasticité phénotypique, l'autre par homéostasie (van Tienderen 1991). On retrouve ainsi l'idée que la plasticité phénotypique n'est pas toujours adaptative (Gould et Lewontin 1979) et que le fait d'avoir un phénotype moins variable peut être plus avantageux dans les conditions difficiles (deWitt et al. 1998, Kassen 2002).

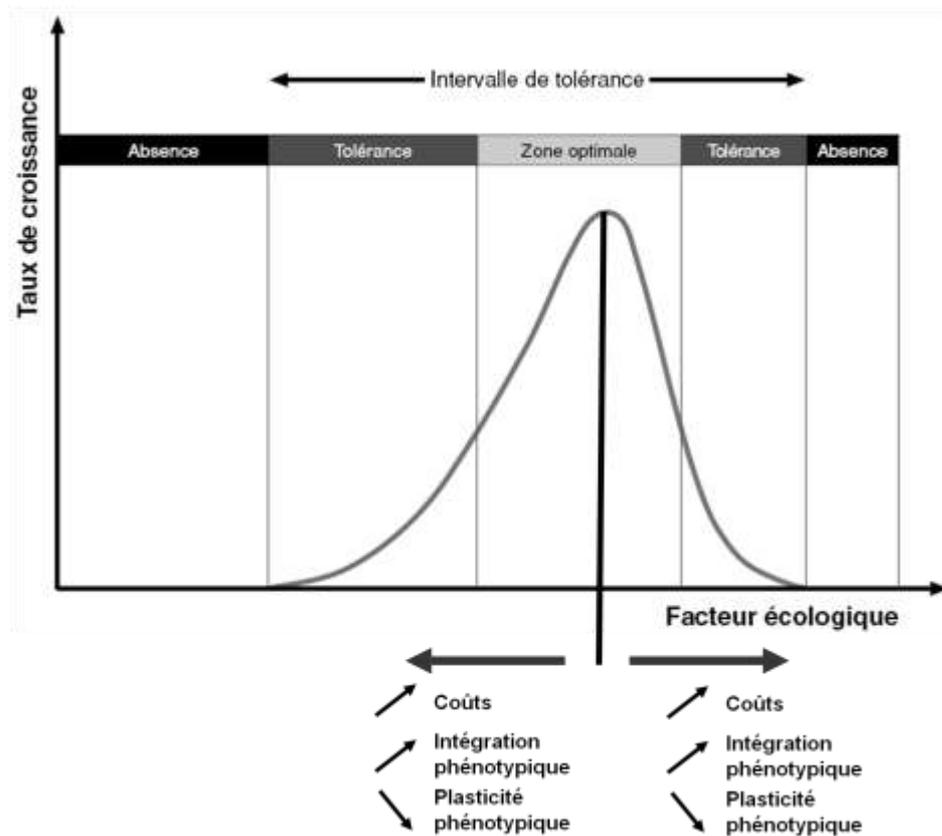


Figure 41: Evolution des coûts, de l'intégration et de la plasticité phénotypique en fonction de l'écart par rapport à l'optimum.

Cette idée d'un phénotype plus contraint rejoint celle de l'intégration phénotypique. En effet, nous avons observé davantage de corrélations phénotypiques pour la fétuque (Chapitre 3b), et en particulier plus de corrélations négatives qui peuvent refléter l'existence de compromis⁹ entre des traits (Stearns 1989, Falconer et Mackay 1996). A l'instar des traits, les corrélations phénotypiques entre traits peuvent exprimer de la plasticité phénotypique en réponse aux différentes conditions environnementales. En particulier, il est prédit que le nombre de corrélations augmente en même temps que le stress par les conditions environnementales (Scheiner et Lyman 1989, Gianoli et al. 2004). Si nous avons observé de la plasticité phénotypique pour les corrélations entre traits, nous ne pouvons conclure à propos de cette hypothèse (Figure 34). En effet, nous avons observé que les corrélations sont plus nombreuses pour la fétuque le long du gradient de productivité (Chapitre 3a) que pour le dactyle. Conclure sur le lien entre stress environnemental et nombre de corrélations est alors impossible, à moins de parler de « strain », c'est-à-dire un stress quantifié comme une déviation par rapport à un optimum (Körner 1999, Gross et al. 2009b sous presse). Dès lors, la

⁹ Ou trade off en anglais, ce mot étant largement utilisé dans les textes en français.

fétuque et le dactyle ayant des optimums de dominance à l'opposé sur le gradient, on retrouverait un niveau de corrélations augmentant avec le strain, le phénotype des espèces étant le moins contraint dans leur milieu « optimal¹⁰ ». L'idée générale de l'intégration phénotypique peut donc se résumer en terme de niveau de plasticité, une espèce comme la fétuque exprime moins de variabilité et plus de contraintes qu'une espèce comme le dactyle. Cette variabilité dans la plasticité des espèces doit être prise en compte au même titre que la valeur moyenne des traits. La variabilité phénotypique, qu'elle soit d'origine environnementale ou génétique, est la base essentielle à la diversité et à l'évolution des populations et espèces.

- Qu'ils soient morphologiques ou écophysiologiques, les traits fonctionnels sont capables d'exprimer de la plasticité phénotypique. Cela indique une capacité importante des espèces à s'acclimater à leur environnement, éventuellement de manières différentes selon les espèces.
- Si le dactyle et la fétuque diffèrent dans leur valeur moyenne de traits, leurs réponses aux facteurs de ressource (eau, lumière, nutriment) sont similaires, indiquant que les espèces ne sont pas différenciées dans leur façon de répondre (la direction de réponse) à ces facteurs malgré des stratégies contrastées.
- Ces espèces peuvent toutefois présenter des niveaux de plasticité différents, ainsi que des niveaux différents d'intégration phénotypique, qui pourraient expliquer leur répartition écologique.

¹⁰ L'optimum d'une espèce dans ce passage correspondrait à l'habitat où l'espèce est dominante, et n'est pas forcément le même pour chaque espèce. Cet optimum peut échapper à notre logique anthropique du mieux est le meilleur et se rapprocher du mieux est l'ennemi du bien en lien avec l'idée que ce qui est bon pour toi ne l'est pas forcément pour moi. Cette idée sera discutée dans la dernière partie de cette conclusion, et rejoint l'idée que « tout n'a de sens qu'à la lumière de l'évolution ».

3. L'importance de la variabilité génétique en tant qu'origine de l'adaptation et de l'évolution des espèces.

Après avoir remis en cause la validité d'un certain nombre de théories écologiques du fait de leur sous-estimation de l'importance de la variabilité intraspécifique, il serait fort à propos de redorer le blason de l'écologie en montrant comment l'évolution, en tant que discipline académique, a surestimé le rôle de la variabilité génétique par rapport à celui de la plasticité phénotypique dans l'évolution des espèces¹¹.

3.1 La variabilité génétique : variabilité des traits et interaction génotype x environnement

Lorsqu'un écologue présente des traits exprimant une variabilité en fonction d'un facteur environnemental donné, il est très fréquent de voir le doigt d'un évolutionniste se lever pour demander « quid de la variabilité entre les individus ? Êtes-vous sûr que ce ne sont pas des individus différents tout simplement ? ». Et si aucun doigt ne se lève, c'est que malheureusement aucun évolutionniste n'a été invité. Car la question pertinente est bien de savoir si les variations dues à de la plasticité phénotypique sont plus importantes que les différences génétiques entre individus. Comme discuté dans la partie précédente, la principale source de variation des traits fonctionnels dans nos différentes expérimentations est la variation environnementale. Pour autant, une certaine variabilité génétique est présente pour la majorité des traits fonctionnels. Les deux sources de variation, environnementale et génétique, peuvent généralement expliquer les variations de traits fonctionnels. Ces deux sources ne sont pas exclusives mais sont bien deux mécanismes conjoints et complémentaires qui peuvent permettre aux individus de répondre à des changements environnementaux. Ainsi, on peut considérer que les deux espèces étudiées, le dactyle et la fétuque, sont capables de répondre à un changement d'environnement par plasticité phénotypique des traits, une réponse importante et rapide, mais présentent aussi de la diversité génétique pour les traits

¹¹ Ce chapeau est volontairement provocateur pour insister sur la juxtaposition de deux mondes qui s'ignorent tout en sachant que l'autre existe. Je me dois de préciser que nombres de scientifiques sont largement compétent dans ces deux domaines, certainement plus que je ne le serais jamais dans un seul des deux. En effet, le terme paysage adaptatif est à mon sens un des meilleurs exemples reflétant cette connaissance des synergies.

fonctionnels permettant une adaptation éventuelle des espèces à de nouvelles conditions environnementales par le biais de la sélection naturelle.

Malgré des différences entre génotypes, nous n'avons observé que peu d'interactions génotype x environnement pour les traits fonctionnels en réponse à des changements concernant les facteurs de ressource. Ceci indique que tous les génotypes au sein d'une même espèce auront des réponses similaires à des changements du niveau de lumière, d'eau ou bien encore de nutriments. Cette observation peut être commentée de deux manières. La première considère le fait que les individus d'une même espèce répondent de manière similaire à un même changement environnemental. Ainsi, même en réponse à un changement environnemental, les différents génotypes continueront de coexister, et il n'y aura pas de perte de biodiversité du fait de réponses différentes entre les individus. Le deuxième commentaire pose la question d'une diversité génétique alors que les réponses sont les mêmes. En effet, la plasticité phénotypique est souvent considérée comme un mécanisme permettant de maintenir la variabilité génétique dans un environnement hétérogène, spatialement ou temporellement, du fait de phénotypes plus ou moins bien adaptés aux différents états environnementaux. Cependant, nous n'avons pas observé cette interaction génotype x environnement pour les traits fonctionnels en réponse à différents niveaux de ressources (Chapitre 3), malgré notre échantillonnage dans des environnements contrastés. Ainsi, pour les deux espèces focales de l'étude (fétuque et dactyle), d'autres mécanismes sont à l'œuvre pour expliquer la coexistence des différences génotypes.

Compte tenu de la large répartition de ces espèces et de la diversité d'habitats qu'elles peuvent occuper, nous avons comparé différentes populations en réponse à différents changements de l'environnement. Si la réponse à un changement d'altitude a mis en évidence des différences entre les populations (Chapitre 1), peu de différences entre les populations pour les traits fonctionnels ont été observées (Chapitre 3). Des réponses différentes pour des populations provenant d'environnements contrastés ont été observées pour d'autres espèces en réponse à des facteurs que nous avons utilisés comme l'eau ou la lumière (Sultan et Dudley 1996, Volis et al. 2002), cependant nous n'avons pas observé de réponse différente aux traitements que nous avons appliqués entre les populations (Chapitre 3). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que de telles différences n'existent pas pour les espèces étudiées. On peut aussi penser que les variations environnementales que nous avons choisies, même si elles sont dans la gamme de ce que l'on peut retrouver dans la nature, sont suffisamment importantes pour masquer d'éventuelles variations au niveau des populations, au moins pour les méthodes statistiques employées. Une autre explication serait que les études mettant en

évidence des différences comparant des populations plus différentes celles choisies pour cette étude. En effet, même si les conditions climatiques dans les zones d'échantillonnage diffèrent, les populations choisies restent assez proches d'un point de vue écologique. Ceci illustre encore une fois que l'étude de la réponse des espèces à de grands gradients écologiques ne doit pas faire oublier la pertinence de la prise en compte des facteurs de ressources à une échelle locale (Chapitre 1).

On peut aussi voir les contraintes environnementales comme suffisamment fortes pour « contraindre » les populations à répondre d'une certaine manière plutôt que de permettre différentes réponses. Si de nombreuses publications mettent en évidence pour un même changement environnemental des réponses différentes pour des populations (Sultan et Dudley 1996 ; Volis et al. 2002), des réponses différentes ne sont pas forcément une règle et leur rareté dans la littérature simplement une conséquence des biais de publication. En effet, il est souvent plus tentant de chercher des différences et d'opposer des résultats plutôt que de confirmer des choses déjà existantes¹². Dès lors, notre choix de prendre des populations proches écologiquement se justifie par notre volonté de ne pas étudier des populations trop dissemblables, au risque de tomber sur des écotypes ou des sous-espèces différents, comme cela peut être le cas chez *Dactylis glomerata*. Chez cette espèce, les niveaux de ploïdie peuvent varier et modifier d'autant les réponses à l'eau et à la lumière des différents écotypes qui dominent dans des environnements différents (Lumaret et al. 1987, Gauthier et al. 1998), les individus tétraploïdes se trouvant dans les milieux ouverts à forte influence anthropique, ce qui est le cas de nos populations. En conséquence, il n'est pas surprenant que les différentes populations au sein d'une même espèce répondent de manière similaire à des changements des facteurs environnementaux importants comme l'eau, la lumière ou les nutriments.

Pourtant, des différences de réponses entre les populations sont un moyen d'expliquer le maintien de leur différenciation, comme c'est le cas pour la variabilité génétique. Nous avons mis en évidence une différenciation pour la survie et la biomasse en réponse à un changement d'altitude, mais qui ne correspond pas à une adaptation locale des populations (Chapitre 1). Des différences ont pu être observées pour des populations provenant d'altitudes

¹² Ce besoin de différenciation est à mon sens encore une fois une notion très anthropique. Comme la crise d'adolescence ou la notion d'avocat du diable, il est plus évident de se faire remarquer en essayant de faire différemment des autres. Pour autant, à une certaine échelle de temps ou de vision, tous ces comportements se ressemblent dans la masse d'individus. Il en va de même pour la science, où il est plus facile de publier des résultats différents que de montrer que tout marche pareil. L'exception est plus séduisante que la règle, même si elle ne fait que confirmer cette dernière.

diverses (chapitre 3b) mais ces différences ne concernent pas la réponse aux niveaux d'eau ou de lumière qui restent similaires. Les populations diffèrent en fait par leur niveau de contraintes plus que par des réponses opposées. Ainsi, nous avons pu observer un niveau plus important de plasticité pour les populations de plus basse altitude (conditions plus favorables) que dans celles de plus haute altitude (conditions extrêmes), aussi bien pour la fétuque que pour le dactyle pour lesquelles les altitudes échantillonnées sont différentes (Chapitre 3b). Les populations hautes semblent aussi exprimer un plus grand nombre de corrélations entre traits, et en particulier de corrélations négatives. Ce résultat (déjà observé entre la fétuque et le dactyle) semble indiquer que la performance des individus est non seulement le résultat de compromis entre un certain nombre de traits, mais que ces compromis sont importants dans la structuration des populations le long des gradients écologiques.

Plus que des valeurs de traits différentes, les populations semblent donc différer par leurs niveaux de plasticité ainsi que par leur intégration phénotypique¹³. De même qu'une espèce comme la fétuque, dominante dans des environnements relativement pauvres, présente une plus grande intégration phénotypique que le dactyle, les populations au sein des espèces semblent présenter également de telles différences. Ainsi, au sein d'une même espèce, on peut avoir des individus aux phénotypes plus contraints que d'autres, avec des capacités à varier plus limitées. Ceci sera discuté dans la dernière partie, mais on peut déjà avancer que cette variabilité dans la plasticité des traits au niveau individuel et populationnel peut être un moyen d'expliquer le maintien des différences entre populations malgré des valeurs proches et des réponses environnementales similaires.

3.2 *Les interactions biotiques*

Il est important toutefois de nuancer nos résultats sur l'importance des facteurs de ressources dans la réponse des différentes espèces. Outre le fait que ces facteurs ne sont pas indépendants d'autres facteurs pouvant modifier leur disponibilité (Austin 1976), il est nécessaire de tenir compte des interactions biotiques entre les espèces pour ces ressources. Dans nos expériences du chapitre 3, ces interactions n'ont pas été prises en compte, les différents clones et individus ayant été cultivés en pots individuels. Or dans la nature, la vie en communauté impose des interactions avec les individus voisins, issus de la même espèce ou d'espèces différentes, que ces interactions soient positives (facilitation) ou négatives

¹³ Le nombre de corrélation est un des moyens couramment utilisés pour estimer l'intégration phénotypique (Schlichting 1989).

(compétition). La capacité compétitrice des espèces pouvant être estimée par certains traits fonctionnels (Keddy et Shipley 1989, Goldberg et Landa 1991, Navas et Moreau-Richard 2005), elle peut aussi varier du fait de la variation des traits en réponse à des changements environnementaux abiotiques, mais aussi en fonction des espèces composant la communauté (Figure 32.2). Un certain nombre de travaux récents réalisés par l'équipe de Philip Grime ont mis en évidence que la variabilité génétique des voisins, en particulier la variation de leurs traits, pouvait modifier la réponse compétitive des individus cibles (Booth et Grime 2003, Fridley et al. 2007). De même, nous avons pu observer qu'en réponse à une modification de l'identité des voisins et donc de l'effet de compétition, les différents individus de deux espèces ayant des stratégies différentes (dactyle, compétitrice et séslié, non compétitrice) expriment des variations importantes de leurs traits. Un changement d'environnement biotique peut donc aussi modifier le phénotype des individus (Chapitre 2).

Mais, contrairement à la réponse aux facteurs de ressources (Chapitre 3), notre expérimentation (Chapitre 2) a mis en évidence des interactions génotype x environnement, indiquant que la réponse à un changement de l'environnement biotique diffère entre les génotypes d'une même espèce. Les génotypes ne diffèrent pas pour leurs valeurs moyennes de traits mais dans la variation de leurs traits en réponse à des voisins d'espèces ou de génotypes différents. Ceci peut permettre la coexistence de plusieurs génotypes dans un environnement biotique hétérogène. La capacité de compétition des individus peut être modifiée du fait des variations des traits résultants de la variabilité génétique, de la variabilité environnementale et de leur interaction (Aarssen 1992). En fonction de ces différentes sources, plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la coexistence des espèces et le maintien de la diversité. Notre observation d'une variabilité génétique pour les traits fonctionnels, ainsi qu'une interaction génotype x environnement vérifie l'hypothèse de « Competitive Combining Ability » (Aarssen 1983). Dans ce cas, le maintien de la diversité résulte de l'existence de réseaux intransitifs qui modifient la hiérarchie des génotypes de telle sorte qu'aucun génotype ne soit le meilleur dans tous les environnements de culture. Un tel réseau est rendu possible grâce à la variabilité génétique de la capacité à la compétition des voisins (Booth et Grime 2003, Fridley et al. 2007, Whitlock et al. 2007) et grâce à la variabilité de la réponse des génotypes à leur voisinage, nos résultats démontrant qu'au sein même d'une espèce, les différents génotypes n'ont pas la même réponse à un changement de l'identité des voisins (Figure 32.4). Pour renforcer cette conclusion, il serait nécessaire d'effectuer des expériences plus lourdes quantifiant effet et réponse des individus cibles comme de la matrice, et comparant la hiérarchie des espèces entre différentes conditions.

Notre étude (chapitre 2) est juste un premier pas montrant que l'identité des voisins a une influence sur les traits des espèces et peut modifier leur capacité compétitrice au même titre que l'environnement abiotique. Il est important de noter que cette observation a été faite pour une espèce compétitrice (dactyle) comme pour une espèce non compétitrice (seslérie), suggérant l'aspect universel de ce mécanisme. Celui doit donc être confirmé par des études plus nombreuses.

Toutefois ces deux espèces à capacités compétitrices différentes expriment leurs différences au niveau de la réponse à l'identité du voisin. En effet, la seslérie répond à la compétition par des variations de traits, celles-ci étant similaires que la compétition soit intra- ou interspécifique. A l'opposé, la réponse à la compétition du dactyle est plus variable en fonction de l'identité du voisin. Nous avons pu observer une compétition intraspécifique plus importante que la compétition interspécifique ce qui est considéré comme une condition permettant la coexistence des espèces (Chapitre 2). Vérifiée pour le dactyle, cette observation peut expliquer le fait que de nombreuses espèces coexistent dans les milieux relativement favorables, de sorte que plusieurs espèces compétitrices sont en interaction sans que l'une prenne le pas sur les autres selon le principe d'exclusion compétitive¹⁴. Une variabilité phénotypique des traits apparaît donc comme une solution pour permettre de limiter la ressemblance des individus au sein d'une espèce et ainsi diminuer la compétition. Ce mécanisme ne semble pas être présent pour des espèces non compétitrices comme la seslérie. Toutefois, ces espèces qui, selon les stratégies de Grime, sont plutôt adaptées à des stress ou à des perturbations sont donc rencontrées dans des conditions où la compétition n'est pas le mécanisme principal structurant les communautés végétales. Les espèces non compétitrices sont généralement dominantes dans des milieux aux conditions plutôt difficiles. Dans des conditions plus favorables, les espèces non compétitrices sont dominées et/ou occupent les micro-habitats les plus défavorables pour les autres espèces. Par exemple, sur les prairies de l'adret du col du Lautaret, la seslérie coexiste avec des espèces meilleures compétitrices telles

¹⁴ Cette idée est connue sous le terme du Paradoxe du Plancton (Hutchinson 1961) et a fait depuis l'objet de nombreuses études expérimentales visant à comprendre comment autant d'espèces coexistent dans un environnement aux ressources limitées, donc sujet à de la compétition entre espèces. Pour citer quelques réponses : hétérogénéité spatio-temporelle, sélection taille dépendante, fluctuations environnementales, interactions biotiques, relations chaotiques entre facteurs écologiques et environnementaux. De manière intéressante, un certain nombre de ces raisons sont avancées pour expliquer la biodiversité et la coexistence des espèces dans les écosystèmes terrestres. L'analogie va jusqu'à la recommandation d'utiliser la biomasse de phytoplancton comme indicateur plutôt que la diversité, un peu comme la productivité pour les écosystèmes terrestres.

que le dactyle ou la fétuque, mais est observée dans les zones convexes et/ou les plus exposées au vent et qui présentent des conditions plus stressantes que le reste de la parcelle. Ainsi, la variabilité des traits des différentes espèces peut être influencée par l'identité des voisins, mais aussi par la variabilité propre à chaque espèce. En effet, les différences au niveau des individus et entre génotypes en réponse aux interactions biotiques expriment leur importance dans la différenciation des espèces, plus que n'ont pu le révéler les expériences impliquant les facteurs de ressource. Les réponses des espèces se font donc à plusieurs niveaux (biotiques et abiotiques) rendant de ce fait la prédiction de la réponse des espèces aux changements environnementaux largement plus complexe que la simple prédiction des

- En réponse à des facteurs de ressources (lumière, eau, nutriments), les différents génotypes d'une espèce, de même que les différentes populations échantillonnées ont des réponses similaires.
- Les populations diffèrent plus par leur niveau de plasticité et de contraintes (intégration phénotypique) que par leurs valeurs de traits fonctionnels. Toutefois, il existe une variabilité génétique pour les traits fonctionnels au sein des espèces.
- Cependant, les interactions biotiques peuvent modifier cette réponse aux facteurs de ressource par des phénomènes de compétition pour l'acquisition de ces ressources. De plus, selon le type de compétition (intra- vs interspécifique), la réponse des espèces et des génotypes sera différente.
- Ces interactions génotype x environnement ou espèce x environnement pour un certain nombre de traits liés à la capacité compétitrice peuvent expliquer le maintien de la diversité génétique et spécifique malgré la compétition.

4. Implications de cette variabilité des traits fonctionnels ou les conséquences évolutives et écologiques de la variabilité.

Bien que concentrés sur une gamme de variabilité environnementale et un nombre d'espèces restreints, nos résultats sont un premier pas essentiel vers une meilleure compréhension des mécanismes de structuration des communautés végétales et surtout de la capacité des espèces les composant à répondre à des changements environnementaux.

4.1 La structuration des espèces le long des gradients environnementaux.

L'hypothèse la plus courante lorsque l'on évoque la relation entre une espèce et sa répartition environnementale¹⁵ est l'idée d'adaptation locale. Différentes populations sont adaptées à différentes conditions environnementales et moins performantes dans d'autres conditions. Pour autant, nos résultats, bien qu'indiquant une différenciation entre populations, ne peuvent être ajoutés à la longue liste d'études mettant en évidence cette adaptation locale le long d'un gradient altitudinal, parfois sur des distances très courtes (Byars et al. 2007). Outre l'explication déjà avancée dans la partie 2 de cette discussion, cette absence d'adaptation locale peut s'expliquer par l'origine même de la différenciation entre populations. En effet, la plupart des études se sont concentrées sur les valeurs de traits, mais n'ont pas tenu compte de la variabilité phénotypique. Or, dans notre étude, le fait de considérer la variabilité phénotypique des traits nous a permis d'une part de mettre en évidence des différences entre populations dans leur niveau de plasticité et d'intégration phénotypique, et d'autre part d'observer la quantité importante de plasticité phénotypique pour les traits fonctionnels. Dès lors, l'absence d'adaptation locale peut s'expliquer par des niveaux de plasticité phénotypique suffisamment élevés pour les traits fonctionnels des espèces (Sultan et Spencer 2002). Comme précédemment discuté, il est possible que l'adaptation locale soit plus facilement publiable que son absence. De plus, la mise en évidence de cette adaptation requiert des expériences lourdes à mettre en place (transplantations réciproques) limitant le nombre de populations

¹⁵ Comme précédemment énoncé, il est nécessaire de considérer séparément la répartition des espèces le long des gradients complexes tel que l'altitude ou bien encore la répartition géographique. En effet, ces facteurs complexes peuvent masquer des variations plus importantes pour des facteurs tels que l'eau ou bien encore la nature du substrat, plus à même de favoriser l'adaptation locale, même sur de faibles variations d'altitudes ou géographiques.

comparées. Pour cette raison, la majorité des expériences ne compare que deux populations (notre expérience incluse) en multipliant les espèces, ou les transects d'altitude par exemple (Byars et al. 2007, 2009, Gonzalo-Turpin et Hazard 2009). En augmentant le nombre de populations, il est possible de diminuer la probabilité de détecter l'adaptation locale du fait de populations hybrides (McGraw 1987). L'adaptation n'est donc peut être pas obligatoire, des mécanismes pouvant prévenir sa mise en place (Kawecki et Ebert 2004, Chapitre 1)

Nous avons mis en évidence des différences entre populations de certaines espèces pour leur survie, leur biomasse ou bien certains de leurs traits fonctionnels. On peut donc penser que la structuration des génotypes au sein d'une espèce le long d'un gradient écologique, par exemple l'altitude, ressemblerait plus à un continuum de génotypes avec des valeurs de traits données mais aussi une capacité à modifier ces valeurs. Par exemple, il peut être possible d'observer de l'adaptation locale entre des populations d'environnements contrastés (Linhart et Grant 1996, Hereford et Winn 2008), comme les deux extrêmes du gradient par exemple. Mais le fait d'échantillonner plusieurs populations le long de ce même gradient peut faire augmenter la probabilité que la plasticité phénotypique « dissimule » les différences entre populations, aussi bien à nos yeux que face à la sélection naturelle. En effet, deux populations d'environnements contrastés peuvent présenter une différenciation significative, mais le fait d'échantillonner une population intermédiaire peut suffire à empêcher de détecter une adaptation locale (McGraw 1987, Hereford et Winn 2008). Toutefois, nous avons observé quelques différences entre populations, indiquant qu'il existe au moins un autre mécanisme pour expliquer la différenciation entre les populations.

La plasticité phénotypique pouvant être adaptative et sélectionnée, elle peut être un facteur de la différenciation entre populations. Par exemple, les populations venant d'un milieu hétérogène (lumière, eau) vont exprimer plus de plasticité que les populations venant de milieux plus homogènes. De même, il est attendu plus de plasticité pour des individus provenant des zones centrales que des zones périphériques des distributions, les individus présents dans les zones périphériques étant considérés comme exprimant des phénotypes extrêmes qui ne seraient pas réalisables par plasticité phénotypique. Pour les deux espèces étudiées de manière approfondie (fétuque et dactyle, Chapitre 3), la quantité de plasticité phénotypique est relativement importante que ce soit pour les populations de plus basse altitude ou bien de plus haute altitude au sein d'une espèce donnée. Mais la plus forte quantité de plasticité phénotypique pour les populations de plus basse altitude peut indiquer que la plasticité est plus présente à l'optimum d'une espèce, correspondant aux populations basses pour les espèces étudiées, et peut s'expliquer par deux hypothèses. La première implique un

phénomène actif, la plasticité phénotypique fournissant un avantage supplémentaire aux individus en leur offrant une grande et rapide capacité à s'acclimater à différents environnements abiotiques et biotiques, sous-entendu que la plasticité phénotypique est adaptative. La deuxième hypothèse suggère un phénomène passif, la plasticité phénotypique étant associée à des coûts et limites, elle peut être vue comme non avantageuse dans des conditions environnementale plus sévères où les phénotypes non optimaux sont très rapidement contre sélectionnés, ce qui peut être le cas dans les habitats localisés en limite haute de la répartition altitudinale. Pour autant, ces individus à la limite de la répartition altitudinale sont capables d'exprimer de la plasticité phénotypique, et le caractère potentiellement adaptatif de cette variabilité est à mettre en lien avec l'hétérogénéité spatiale et surtout temporelle de ces milieux. Il n'est donc pas surprenant d'observer un moyen de faire face à cette hétérogénéité (plasticité phénotypique) tout en ayant des limitations quand aux variations possibles (corrélations génétiques et phénotypiques).

La connaissance de la valeur adaptative et des coûts de la plasticité phénotypique ainsi que des contraintes sur le phénotype sont certainement des questionnements essentiels pour mieux comprendre la réponse des espèces à leur environnement. De telles questions ne sont pour l'instant que trop rarement abordées, en particulier du fait de la complexité matérielle pour les étudier, même si de plus en plus d'études expérimentales paraissent sur l'étude des coûts et avantages de la plasticité, ou sur l'intégration phénotypique.

- Une part importante de la variabilité des traits fonctionnels est expliquée par de la plasticité phénotypique en réponse à des variations du niveau de ressources. Cette importante réponse des individus à l'environnement peut expliquer l'absence d'adaptation locale détectée en conditions contrôlées ou en réponse à l'altitude.
- Les différences entre populations observées le long d'un gradient altitudinal ne sont pas expliquées par des réponses différentes aux conditions de ressources (pas d'interaction population ou génotype x environnement) mais simplement par des niveaux de ressources différents. Les populations répondent de manière similaire mais avec des différences du niveau de plasticité des populations corrélées à différents niveaux d'intégration phénotypique.
- De même pour les espèces, la fétuque présente moins de variabilité et plus d'intégration phénotypique que le dactyle, ce qui pourrait expliquer sa dominance des conditions plus stressantes du fait des coûts associés à la plasticité phénotypique.

4.2 L'existence de généralistes et de spécialistes.

Les notions de généralistes et des spécialistes sont depuis longtemps utilisées en écologie pour décrire des espèces occupant une gamme d'environnements plus ou moins large. Pourtant, la majorité des articles qui se sont intéressés à la largeur de la niche d'une espèce ne se sont pas intéressés de savoir si les différents individus d'une même espèce utilisaient les mêmes ressources. Pour les deux espèces dont nous avons comparé différentes populations, le dactyle et la fétuque (Chapitre 3), et puisque ces populations diffèrent par leur niveau de plasticité, il est probable que cette observation soit généralisable aux individus les composant. On peut alors en conclure que les individus diffèrent dans la largeur de leur niche en plus d'éventuelles différences de moyennes. Ainsi, on aurait au sein d'une espèce des génotypes plutôt spécialistes aux extrêmes de la niche et des génotypes plus généralistes au milieu de la niche (Figure 42), même si ces individus spécialistes peuvent avoir évolué à partir des individus généralistes par spécialisation individuelle sur une ressource (Bolnick et *al.* 2003). Toutefois, il est possible que des génotypes spécialistes soient aussi présents au milieu de la niche de l'espèce.

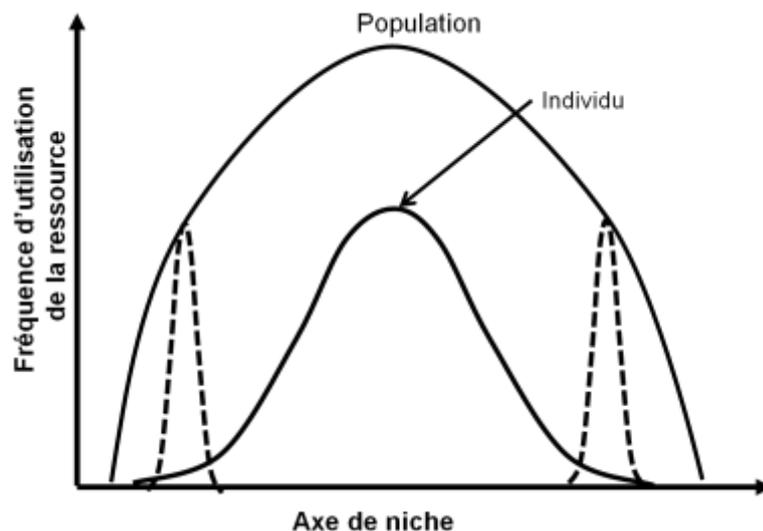


Figure 42 : Coexistence au sein d'une population d'individus généraliste et d'individus plus spécialistes sur les marges de la répartition.

Puisque des génotypes spécialistes et généralistes coexisteraient au sein d'une espèce, il est concevable d'envisager qu'il en va de même pour les espèces. En particulier dans des environnements hétérogènes, il est possible que coexistent ces deux « stratégies ». Plusieurs raisons peuvent expliquer la spécialisation ou la généralisation (van Tienderen 1991), mais il est surtout intéressant de noter qu'il existe au moins deux mécanismes pour être généraliste. Le premier est un généraliste par plasticité phénotypique, le deuxième étant un généraliste par

homéostasie. Si le premier est trivial, le deuxième l'est moins et indique que dans un environnement hétérogène et difficilement prévisible, il peut être avantageux d'avoir un phénotype plus constant, certes pas optimal dans toutes les conditions, mais pas non plus mauvais et donc plus souvent moyen. Encore une fois, ceci est à relier aux coûts associés à la plasticité, mais aussi à la capacité à résister par conséquent à des changements intenses qui pourraient entraîner une réponse non adaptée. Les coûts de la plasticité sont peu souvent démontrés en conditions naturelles et le sont plus souvent en conditions contrôlées où on peut vérifier rapidement le caractère adaptif ou non d'une variation (deWitt et al. 1998). Toutefois, si la présence de plasticité phénotypique est souvent observée dans les expériences en conditions naturelles, la présence d'homéostasie est aussi observée mais plus rarement discutée. Et en particulier, les plantes de montagne, car présentes dans des milieux contraignants seraient des modèles d'étude pertinents pour ces phénomènes. Tout d'abord, la mise en évidence de la préformation des organes chez un certain nombre d'espèces est une illustration de la capacité à tamponner les variations environnementales par une intégration des variations sur un plus long terme (Diggle 1997, 2002, Körner 1999). Enfin, il a été mis en évidence que les populations d'altitude d'une espèce pouvaient avoir des croissances foliaires plus faibles et moins variables en réponse à la température, mais que ces populations étaient capables de croissance à des températures plus faibles que les populations de basse altitude (Körner et al. 1987, Figure 43). Ceci illustre bien que ces deux phénomènes, plasticité et homéostasie, peuvent coexister et expliquer une répartition large de l'espèce.

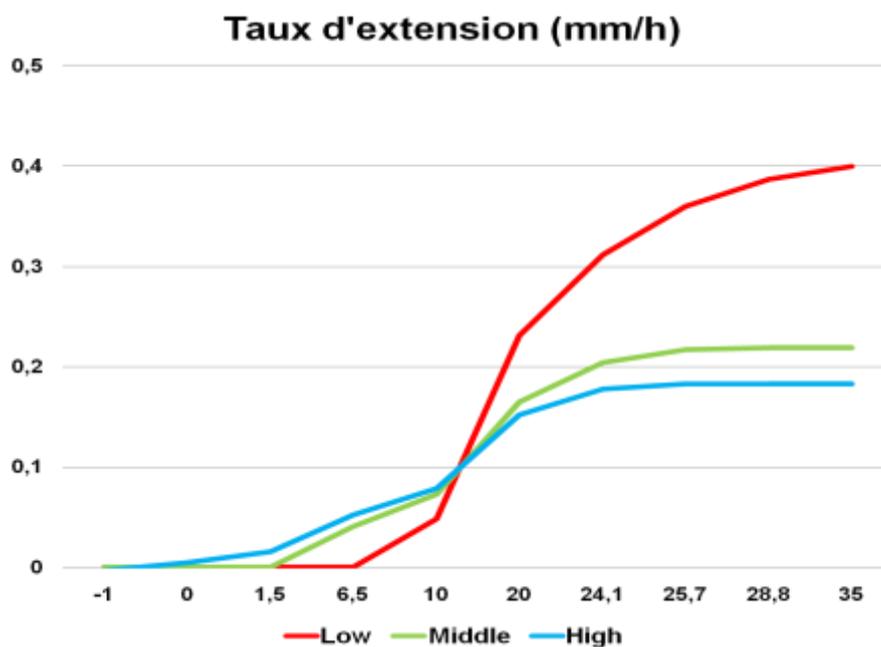


Figure 43: Taux d'extension foliaire en fonction de la température de culture mesurée pour trois populations provenant de différentes altitudes (d'après Körner et al. 1987).

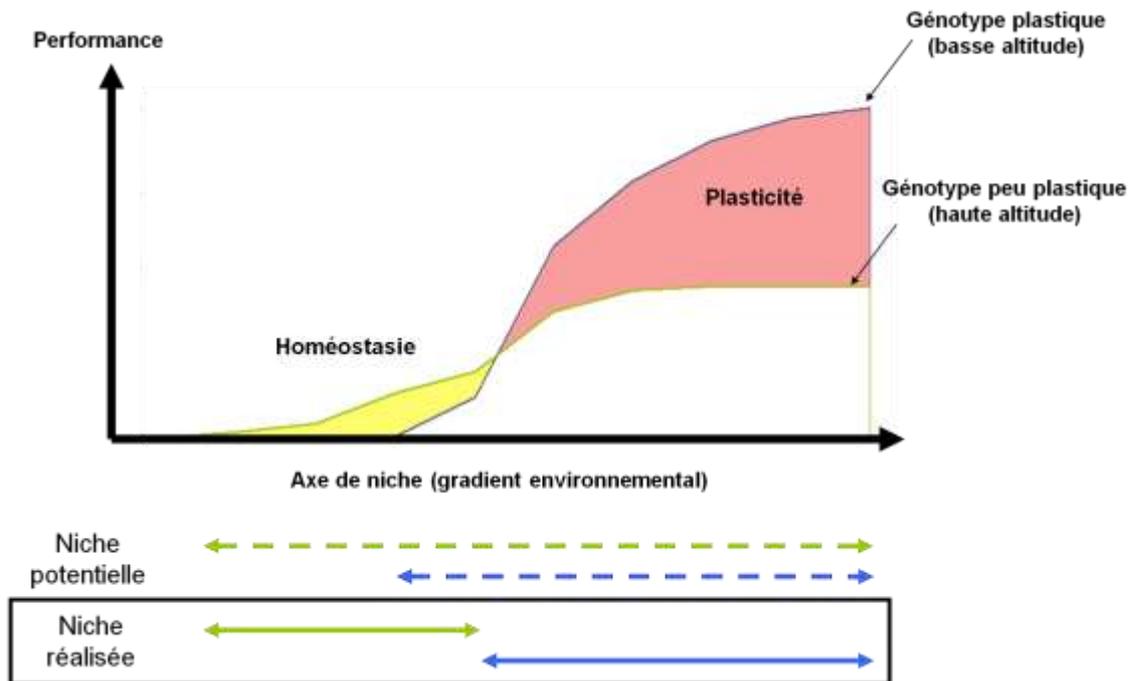


Figure 44: Représentation théorique d'une meilleure performance des individus plastiques dans les conditions les plus favorables et d'une meilleure performance des individus plus constants dans les conditions plus difficiles. Les deux génotypes ont une niche fondamentale large (généraliste), le génotype peu plastique se retrouve spécialisé (niche réalisée) dans les conditions les moins favorables du fait de sa moins bonne performance relative, et non de son incapacité à y être présent (D'après les données de Körner et al. 1987, et les concepts présentés dans Bolnick et al. 2003).

Comme souligné précédemment, moyennes et valeurs de traits des espèces sont à considérer, mais il en va de même pour l'environnement. Si la plasticité phénotypique est associée avec une hétérogénéité environnementale, il faut bien garder à l'esprit que des variations de 5° par exemple n'a pas la même signification selon que la moyenne est à 10° ou à 5°. En effet, dans cette étude (Körner et al. 1987), les trois populations sont capables de plasticité dans les températures élevées, mais plus à basse température, seule la population la moins plastique est capable de maintenir une croissance foliaire. Ainsi, la plasticité phénotypique peut bien être avantageuse dans les milieux favorable, et d'avantage d'homéostasie peut permettre aux populations d'endurer des conditions plus sévères (Figure 44). Cette étude permet d'expliquer nos observations d'une croissance plus faible pour les populations de hautes altitudes, des taux de croissance plus faible pouvant s'accompagner d'une plus grande tolérance vis-à-vis de conditions stressantes. A l'opposé, les populations plus variables seraient donc plus capables de profiter des conditions favorables mais avec un désavantage dans les conditions les plus difficiles. Pour confirmer ces hypothèses, il serait nécessaire d'étudier plus finement le caractère stressant des conditions de nos espèces, ainsi que le caractère adaptatif de la plasticité ou de l'homéostasie des individus vis-à-vis des

conditions environnementales. Toutefois, il a été montré que les individus avec le taux de croissance le plus élevé dans un environnement productif étaient aussi ceux le plus affectés par le stress, montrant qu'une performance élevée est accompagné de compromis, en l'occurrence une moins bonne réponse au stress (Meziane et Shipley 1999).

- En définissant le caractère généraliste comme la capacité d'avoir une large niche, on peut distinguer deux mécanismes permettant d'être présent dans différents environnements. La plasticité phénotypique permet à un individu de s'ajuster à différents environnements, et l'homéostasie permet de rester constant dans les différents environnements.
- Des coûts associés à la plasticité phénotypique pourrait mener à ce que la plasticité phénotypique soit présente dans les environnements favorables tandis que l'homéostasie serait présente dans les environnements plus stressants.
- Au sein des espèces, des génotypes plus ou moins spécialisées sont présents, les moins plastiques étant à la marge de la distribution des espèces. Selon Bolnick et *al.* (2003), ces individus pourraient provenir d'individus plus plastiques par spécialisation individuelle, d'où l'importance de considérer les niches fondamentales et réalisées des espèces.

4.3 Conservation vs acquisition des ressources

La caractérisation de la stratégie d'utilisation des ressources (conservation versus exploitation) peut se faire grâce à l'utilisation de quelques traits fonctionnels que sont la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en azote foliaire (LNC), et la teneur en matière sèche (LDMC), un trio de traits permettant de caractériser la vitesse de croissance, la capacité à accumuler ou utiliser les ressources ainsi que la durée de vie des feuilles (Ryser et Aeschlimann 1999, Ryser et Urbas 2000, Diaz et al. 2004, Wright et al. 2004). En effet, les traits fonctionnels donnent une information sur plusieurs fonctions de la plante, et donc par conséquent peuvent être reliés à plusieurs stratégies. Dès lors, il faut considérer cet ensemble d'information comme un tout pour la plante en réponse à son environnement biotique et abiotique et non comme des classifications indépendantes les unes des autres. De fait, on peut trouver des espèces compétitrices avec des stratégies de conservation des ressources comme *Festuca paniculata* ou bien d'exploitation des ressources comme *Dactylis glomerata* (Gross et al. 2007). Les espèces stress tolérantes sont souvent des espèces conservatrices, comme c'est le cas pour *Sesleria caerulea* ou *Carex sempervirens*.

Comme discuté précédemment, les espèces exploitatrices expriment plus de plasticité phénotypique que les espèces conservatrices. De même que les différents génotypes au sein d'une espèce sont plus ou moins plastiques, on peut penser que les différents génotypes possèdent une certaine flexibilité dans leur stratégie d'utilisation des ressources. En effet, la caractérisation de ces deux stratégies est basée sur des valeurs de traits continus, et on place donc les espèces sur un continuum plutôt que dans deux boîtes bien distinctes. D'ailleurs, si *Dactylis glomerata* est qualifié d'exploitateur par rapport à *Festuca paniculata* ou *Bromus erectus*, il est en revanche plutôt conservateur par rapport à d'autres espèces telles que *Lolium perenne* ou *Arrhenatherum elatius* (Liancourt et al. 2005a, Louault et al. 2005) trouvés par ex. dans les prairies collinéennes. Les traits fonctionnels, même s'ils expriment des variations, peuvent permettre de répartir les espèces le long de l'axe d'utilisation des ressources. Et encore une fois, les niveaux de variabilité et les contraintes peuvent être aussi intéressants pour l'identification de cette stratégie. En effet, on a pu observer que deux espèces avec des stratégies différentes peuvent présenter des réponses et valeurs similaires pour des traits fonctionnels importants tels que les quantités de chlorophylle ou d'azote dans les feuilles (Chapitre 3). La distinction se fait alors pour les valeurs de traits comme la surface spécifique des feuilles (SLA, Chapitre 3b) et probablement la capacité de variation d'autres traits comme la teneur en matière sèche des feuilles pour permettre à une espèce conservatrice d'être

présente dans des milieux plus pauvres (LDMC, Chapitre 3a). Les niveaux de plasticité et de contraintes pour ces traits peuvent être mis en relation avec une plus grande variabilité des traits morphologiques des espèces exploitatrices.

Cette complexité à définir un phénotype optimal illustre l'émergence actuelle de l'idée de phénotypes alternatifs. Ce concept de phénotypes alternatifs suggère que l'on peut arriver au même résultat en termes de valeur sélective avec des combinaisons différentes de traits (Meziane et Shipley 1999, Marks et Lechowicz 2006). Dès lors, il devient essentiel de définir les traits les plus pertinents pour la caractérisation de la réponse des espèces à leur environnement. Les traits écophysologiques comme la SLA ou la LDMC apparaissent comme d'excellents candidats. En effet, la mesure de la fluorescence au niveau du photosystème PSII (F_v/F_m), un bon indicateur du stress de la plante face à son environnement, a permis de mettre en évidence que la biomasse n'est pas forcément reliée à la « bonne santé » des individus. Nous avons pu observer des réponses négatives ou nulles de la biomasse, avec des valeurs de F_v/F_m plus élevées, indiquant moins de stress au niveau de la feuille. La performance au sens production de biomasse n'est donc pas forcément liée à une meilleure santé. Il a été déjà suggéré que la biomasse comme d'autres traits morphologiques pouvaient présenter des réponses passives au changement de l'environnement (Moriuchi et Winn 2005). Nos expériences sur une étude plus approfondie des traits semblent indiquer que la réponse des espèces passe par une réponse physiologique, qui semble plus ou moins commune à toutes les espèces au moins dans la direction de la réponse. Pour faire la distinction entre les espèces et les relier à différentes stratégies, les traits fonctionnels comme la SLA ou le LNC apparaissent donc comme une base de travail pertinente car ils sont corrélés à la réponse des espèces aux facteurs de ressources essentiels. Ces traits présentent des différences de valeurs selon les stratégies ainsi qu'une variabilité environnementale qui peut être néfaste à la classification des espèces (Garnier et al. 2001, Violle et al. 2007). Toutefois, nos expériences (Chapitre 3) ont mis en évidence que la réponse de ces traits est similaire pour les différentes espèces, et qu'en prenant le soin de considérer les conditions environnementales dans lesquelles ces traits sont mesurés, les différences entre espèces et la hiérarchie sont conservées (figure 39).

VII. Synthèse et perspectives

1. La réponse des espèces à un changement global de leur environnement.

En réponse à un changement d'altitude permettant de tester de manière expérimentale un changement climatique, nos espèces ont exprimé une réponse pour la survie et pour leur biomasse. Toutefois, la réponse de ces deux paramètres ne semble pas directement liée à l'altitude mais plutôt aux facteurs environnementaux corrélés à ce changement d'altitude. Nous n'avons pas pu travailler avec une espèce présente sur les trois sites et notre gradient altitudinal n'est pas exploitable en tant que continuum puisque les trois sites sont situés dans des contextes climatiques différents. Toutefois, ce sont pour les deux sites les plus proches (Alpes internes) que nous avons observé une réponse contraire aux prédictions, avec une augmentation de la survie et de la croissance en réponse à une élévation en altitude. Ainsi, les conditions locales de température mais surtout de pluviométrie semblent mieux expliquer la performance des espèces que le simple gradient altitudinal. Il est donc nécessaire de tenir compte des conditions locales de l'environnement pour mieux prédire la performance des espèces.

L'importance des conditions environnementales locales conduit à penser que l'adaptation locale est un phénomène courant pour nos espèces. Cependant, nous avons échantillonné des populations à différentes altitudes, mais nous n'avons pas observé d'adaptation locale ni pour la survie, ni pour la croissance. Des flux de gènes entre les différentes populations pourraient expliquer cette absence d'adaptation locale, mais l'éloignement et l'existence de barrières plus ou moins infranchissables nous font penser qu'un autre mécanisme, la plasticité phénotypique pourrait être une explication alternative. Ainsi, les génotypes des différentes populations pourraient être capables d'occuper différents environnements limitant ainsi l'action de la sélection naturelle et l'adaptation locale. Pour trancher entre ces deux mécanismes, il serait pertinent d'effectuer de mesures de diversité génétique neutre permettant d'estimer la divergence des populations, ainsi que de mieux évaluer les différences environnementales de nos sites, l'absence de différence environnementale pouvant expliquer l'absence de différences de réponse.

L'estimation de l'hétérogénéité des conditions environnementales aurait nécessité d'affiner les mesures des paramètres des sites expérimentaux (pluviométrie réelle pouvant permettre d'expliquer les mortalités importantes, humidité du sol en continu) mais aussi de travailler sur une durée plus longue. En effet, les saisons de végétation se raccourcissent à plus hautes altitudes et les individus ont donc moins de temps pour répondre, ce qui peut expliquer l'absence de différence qui pourrait n'apparaître qu'après quelques années. Ainsi nous avons observé des dynamiques de mortalité plus rapides pour les espèces de basse altitude que pour les espèces de haute altitude. Ces différences ne sont pas dépendantes du site indiquant qu'il s'agit bien là d'une caractéristique propre aux espèces. Ces différences expliqueraient l'observation d'effets de la présence de voisins sur la biomasse pour les espèces de basse altitude alors que nous n'avons pas observé de tels effets pour les autres espèces. Compte tenu de la littérature sur le sujet, on peut penser que les éventuelles différences pour la biomasse n'ont pas encore eu le temps de devenir significatives dans ce temps trop bref.

L'effet de la présence de voisins sur la performance de nos espèces est variable en fonction du site étudié, mais aussi du caractère observé. Pour la survie, nous avons observé de la facilitation (ou aucun effet) tandis qu'aucune facilitation n'a été observée pour la croissance. Ainsi ces deux paramètres ne répondent pas de la même manière aux interactions biotiques, avec de la facilitation pour la survie dans les milieux stressants et de la compétition dans les milieux les plus favorables (Stress gradient hypothesis, Bertness et Callaway 1994). De même, nous avons pu observer des floraisons seulement pour les individus cultivés sans voisins à Allevard, indiquant que la présence de voisins pourrait influencer ce paramètre, alors qu'il n'a pas influencé la survie. Il apparaît donc nécessaire de mieux comprendre les relations entre ces trois paramètres, soit par des expériences plus longues, soit en utilisant des espèces avec des durée de vie plus courte et des cycles plus rapides assurant ainsi l'obtention de la survie, de la croissance et de la reproduction, les deux n'étant pas exclusifs.

2. Les traits fonctionnels : outil d'étude de la réponse des espèces

Les traits fonctionnels présentent la particularité d'être des estimateurs de la performance des espèces (biomasse, survie et reproduction) (Violle et al. 2007) tout en permettant de relier leurs réponses à des changements environnementaux (Lavorel et Garnier

2002, Gross et al. 2007) ou à la réponse à la compétition des individus (Navas et Moreau-Richards 2005). Pour les traits fonctionnels, la principale source de variation dans nos expériences est la plasticité phénotypique, les différences entre génotypes ou populations expliquant une part beaucoup plus faible des variations de phénotype. Comme nous l'avons observé pour la survie et la biomasse, les conditions environnementales sont déterminantes dans la performance des individus.

Pour des espèces avec des stratégies d'utilisation des ressources différentes (exploitatrice vs conservatrice), nous avons observé des valeurs différentes pour des traits tels que la SLA ou la LDMC, mais la réponse à différents niveaux de ressource (lumière par exemple) est la même pour les deux espèces. Cette réponse des traits écophysologiques visant à permettre aux individus de s'acclimater à différentes conditions est observée pour d'autres traits écophysologiques importants comme le contenu en chlorophylle des feuilles par exemple.

Les traits fonctionnels présentent une grande variabilité en réponse aux conditions de l'environnement, mais la direction de la réponse est la même pour les différentes populations d'une espèce, voire pour les espèces. Les espèces et les populations diffèrent toutefois dans l'amplitude de leur réponse. Une espèce exploitatrice comme *Dactylis glomerata* exprime davantage de plasticité phénotypique qu'une espèce conservatrice comme *Festuca paniculata*. Ceci peut expliquer la capacité d'une espèce exploitatrice à s'ajuster à des milieux variés (généraliste) et à profiter de conditions favorables. A l'opposé, des coûts associés à la plasticité phénotypique peuvent la restreindre aux environnements les plus favorables, tandis que des génotypes moins plastiques seront favorisés dans les environnements plus stressants. De la même manière que la plasticité phénotypique est plus présente pour les populations d'environnement hétérogène (Gianoli 2004), il serait important d'étudier la relation semblant exister entre la quantité de plasticité et la sévérité des conditions environnementales moyennes, nos populations et nos espèces d'altitudes plus élevées exprimant moins de variabilité et plus d'intégration phénotypique que celles de plus basse altitude. Une meilleure compréhension des coûts et avantages (adaptatifs) de la plasticité en lien avec les conditions environnementales est donc nécessaire pour mieux comprendre le rôle des variations intra-spécifiques des niveaux de plasticité et expliquer la répartition des espèces (généraliste/spécialiste, conservatrice/exploitatrice).

L'intégration phénotypique est un point à approfondir, les réseaux de corrélations entre traits pouvant eux-mêmes être plastiques et différents entre espèces. En conséquence, les

espèces pourraient avoir des réponses similaires à l'environnement mais avec des coûts différents selon les espèces et les milieux considérés. Les moyens et les contraintes associés doivent donc être considérés conjointement pour prédire de manière correcte du point de vue écologique et évolutif la réponse des espèces à un changement rapide, une réponse appropriée sur le court terme devant s'accompagner d'une viabilité sur le long terme. Ces corrélations entre traits sont aussi importantes pour relier les traits fonctionnels à la valeur sélective des individus. La corrélation entre les traits fonctionnels rend complexe la détermination de la valeur sélective des individus. De même que des composantes du taux de croissance relatif d'une plante peuvent expliquer plus de variabilité que le taux lui-même (Meziane et Shipley 1999), des fitness équivalentes peuvent être obtenues avec différentes combinaisons de traits (Marks et Lechowicz 2006). Cette équivalence de la performance nécessite d'approfondir d'une part les traits fonctionnels impliqués de manière adaptative dans la réponse des espèces, et d'autre part d'explorer les compromis entre traits fonctionnels.

Enfin, les changements environnementaux considèrent souvent les changements climatiques comme le principal facteur, mais en fonction des écosystèmes considérés, d'autres changements peuvent être plus importants (Sala et al. 2000). Ainsi, les écosystèmes prairiaux alpins sont sujets à des modifications de la déposition en azote. Nos espèces présentent des réponses différentes à une augmentation des nutriments qui peuvent être reliées à la stratégie d'utilisation des ressources des espèces. En effet, les espèces exploitatrices ont une réponse plus importante que les espèces conservatrices à une augmentation de la disponibilité en nutriments. Il est donc nécessaire de tenir compte du fait que les changements globaux de l'environnement sont des modifications multifactorielles des conditions de l'environnement (Norby et al. 2007). En plus de ces changements souvent abiotiques, les changements environnementaux peuvent être de nature biotique, en réponse à des changements des pratiques agricoles ou bien du fait des changements des conditions du milieu (figure). Les traits fonctionnels, permettant aussi d'étudier la réponse à la compétition des espèces, mettent en évidence qu'une modification de l'identité génétique des voisins, aussi bien que des différences génétiques intraspécifiques peuvent modifier la performance des individus en compétition. Si ces interactions génotype x environnement sont un moyen d'expliquer la coexistence des espèces, elles représentent aussi un niveau de complexité supplémentaire pour prédire la réponse des communautés à un changement environnemental. La variabilité génétique, même si elle ne représente qu'une faible part des variations phénotypiques des traits fonctionnels, a donc un rôle important quand l'observation de la réponse des espèces se fait au

niveau supérieur (interactions biotiques) de la simple réponse aux ressources des individus isolés.

Pour l'anecdote finale, il est intéressant (quoiqu'un peu grinçant) que ce soit encore en écologie des communautés que nos résultats illustrent le mieux le besoin de croiser évolution (ou l'observation de la génétique) et écologie (ou l'observation de l'environnement). Intéressant car c'est à cette échelle que les espèces et l'environnement sont le plus en interaction dans les études, et grinçant car cette observation a déjà été faite il y a « longtemps » (Sammata et Levins 1970, Salt 1983). Toutefois, les moyens techniques actuels (génétique, modélisation, mesures environnementales et mesure de traits) vont sûrement permettre de pouvoir appliquer la feuille de route de Salt : observations, modélisation (théorie), expérimentation, test en conditions naturelles et verdict. On peut donc s'attendre à des avancées majeures dans ces domaines, cette feuille de route étant déjà opérationnelle depuis une décennie (Austin 1985).

Références

- Aarssen, L. W. 1983. Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in system of competition. *The american naturalist* **122**:707-731.
- Aarssen, L. W. 1992. Causes and consequences of variation in competitive ability in plant communities. *Journal of vegetation science* **3**:165-174.
- Anderson, B. J., H. R. Akçakaya, M. B. Araùjo, D. A. Fordham, E. Martinez-Meyer, W. Thuiller, and B. W. Brook. 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proc Royal Society London B* **276**:1415-1420.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American zoologist* **23**:347-361.
- Austin, M. P. 1976. Performance of four ordination techniques assuming three different non-linear species response models. *Plant ecology* **33**:43-49.
- Austin, M. P. 1985. Continuum Concept, Ordination Methods, and Niche Theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:39-61.
- Austin MP, Smith TM (1989) A new model for the continuum concept. *Plant ecology*, **83**, 35-47.
- Baldwin J.M. 1896. A new factor in evolution. *The american naturalist*. **30**: 441-451.
- Baptist, F. 2008. Impact de la durée d'enneigement sur les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes alpins. Thèse. Université Joseph Fourier, Grenoble, France.
- Bazzaz, F. a. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. *Plant ecology* **58**:96-110.
- Bekessy, S. A., R. A. Ennos, M. A. Burgman, A. C. Newton, and P. K. Ades. 2003. Neutral DNA markers fail to detect genetic divergence in an ecologically important trait. *Biological Conservation* **110**:267-275.
- Beniston, M. 2003. Climatic change in mountain regions: a review of possible impacts. *Climatic change* **59**:5-31.
- Bennington, C. C., and J. B. McGraw. 1995. Natural selection and ecotypic differentiation in *Impatiens pallida*. *Ecological Monographs* **65**:303-323.
- Bertness, M. D., and R. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* **9**:187.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. Pages 57-107 in L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Z~egler, editors. *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12.4. *Physiological plant ecology. I, Responses to the physical environment*. Springer-Verlag, Berlin.

- Bolnick, D. I., R. Svanbäck, J. A. Fordyce, L. H. Yang, J. M. Davis, C. D. Hulsey, and M. L. Forister. 2003. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *The American Naturalist* **161**:1-28.
- Booth, R. E., and J. P. Grime. 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* **91**:721-730.
- Bormann, F. H., and G. E. Likens. 1979. Catastrophic Disturbance and the Steady State in Northern Hardwood Forests. *American Scientist*, **67**:660-669.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**:115-155.
- Bradshaw, A. D. 1984. Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning* **11**:35-48.
- Bronstein, J. L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* **9**:214-217.
- Byars, S. G., W. Papst, and H. A. A. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant *Poa hiemata* along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* **61**:2925-2941.
- Byars SG, Hoffmann AA (2009) Lack of strong local adaptation in the alpine forb *Craspedia lamicola* in Southeastern Australia. *International Journal of Plant Sciences*, **170**, 906-917.
- Callahan, H. S., and M. Pigliucci. 2002. Shade-induced plasticity and its ecological significance in wild populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecology* **83**:1965-1980.
- Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze, and B. J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* **417**:844-848.
- Cavieres, L. A., E. I. Badano, A. Sierra-Almeida, S. Gomez-Gonzalez, and M. A. Molina-Montenegro. 2006. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist* **169**:59-69.
- Chapin, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **11**:233-260.
- Chapin, F. S., E. Schulze, and H. A. Mooney. 1990. The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **21**:423-447.
- Choler, P., R. Michalet, and R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* **82**:3295-3308.

- Choler, P. 2002. La distribution des pelouses alpines à *Carex curvula* en Europe: essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive. Thèse. Université Joseph Fourier, Grenoble, France.
- Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* **18**:283-291.
- Corcket, E., P. Liancourt, R. Callaway, and R. Michalet. 2003. The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Ecoscience* **10**:186-194.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Diaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. TerSteege, M. G. A. Van Der Heijden, J. G. Pausas, and H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Craine, J. M. 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of ecology* **93**:1041-1052.
- Crick, J. C. and J.P. Grime. 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytologist* **107**:403-414.
- Crispo, E. 2007. The baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* **61**:2469-2479.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. John Murray, London.
- De Witt, T. J., A. Sih, and D. S. Wilson. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* **13**:77-81.
- Diaz, S., J. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. Cornelissen, A. Alili, Montserrat-Marti, J. G; Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. Asri, S. Basconcelo, P. Castro-Diez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Hoshnevi, N. Perez-Harguindeguy, M. Perez-Rontome, F. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Oustani, M. Charles, M. Dehghan, L. de Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martinez, A. Romo-Diez, S. Shaw, B. Siavash, P. Illar-Salvador, and M. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of vegetation science* **15**:295-304.
- Diggle, P. K. 1997. Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: an architectural and developmental analysis. *Am. J. Bot.* **84**:154-169.
- Diggle, P. K. 2002. A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary ecology* **16**:267.

- Doebeli, M., and U. Dieckmann. 2003. Speciation along environmental gradients. *Nature* **421**:259-264.
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*, Sidgwick and Jackson. edition, London.
- Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to quantitative genetics*, fourth edition. Pearson Prentice Hall.
- Fridley, J. D., J. P. Grime, and M. Bilton. 2007. Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. *Journal of ecology* **95**:908-915.
- Galen, C., J. S. Shore, and H. Deyoe. 1991. Ecotypic divergence in alpine *Polemonium viscosum*: genetic structure quantitative variation and local adaptation. *Evolution* **45**:1218-1228.
- Galloway, L. F., and C. B. Fenster. 2000. Population differentiation in an annual legume: local adaptation. *Evolution* **54**:1173-1181.
- Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berhelier, B. Ducourt, C. Roumet, and M.-L. Navas. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* **152**:69-83.
- Gause, G. F. 1934. *The struggle for existence*, Williams & Wilkins. edition, Baltimore.
- Gauthier, P., R. Lumaret, and A. Bedecarrats. 1998. Genetic variation and gene flow in Alpine diploid and tetraploid populations of *Lotus* (*L. alpinus* (D.C.) *Schleicher/L. corniculatus* L.). I. Insights from morphological and allozyme markers. *Heredity* **80**:683-693.
- Geber, M. A., and V. M. Eckhart. 2005. Experimental studies of adaptation in *Clarkia xantiana*. II Fitness variation across a subspecies border. *Evolution* **59**:521-531.
- Gianoli, E. 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* differing in environmental heterogeneity. *International Journal of Plant Science* **165**:825-832.
- Gianoli, E., P. Inostroza, A. Zuniga-Feest, M. Reyes-Diaz, L. Cavieres, L. Bravo, and L. Corcuera. 2004. Ecotypic Differentiation in Morphology and Cold Resistance in Populations of *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) from the Andes of Central Chile and the Maritime Antarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **36**:484-489.
- Goldberg, D., and K. Landa. 1991. Competitive effect and response: Hierarchies and correlated traits in the early stages of competition. *Journal of ecology* **79**:1013-1030.
- Gonzalo-Turpin, H., and L. Hazard. 2009. Local adaptation occurs along altitudinal gradient despite the existence of gene flow in the alpine plant species *Festuca eskia*. *Journal of ecology* **97**:742-751.

- Gould, S. J., and R. C. Lewontin. 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proc Royal Society London B* **205**:581-598.
- Grace, J. B. 1991. A Clarification Of The Debate Between Grime And Tilman. *Functional Ecology* **5**:583-587.
- Grime JP (1974) Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250**, 26-31.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The american naturalist* **111**:1169-1194.
- Grime JP (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and Sons, Chichester, UK.
- Grime, J. P. 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of ecology* **95**:227-230.
- Grime, J. P., and J. M. L. Mackey. 2002. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary ecology* **16**:299-307.
- Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodgkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, A. M. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe, and J. Whitehouse. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* **79**:259-281.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**:427-433.
- Gross, N. 2007. Mécanismes de structuration des prairies subalpines: apport des traits fonctionnels. Thèse. Université Joseph Fourier, Grenoble, France.
- Gross, N., Kunstler, G., Liancourt, P., de Bello, F., Nash Suding, K., Lavorel, S. 2009a. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology* **In press**.
- Gross, N., P. Liancourt, P. Choler, K. N. Suding, and S. Lavorel. 2009b. Strain and vegetation effect on local limiting resources explain the outcome of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematics* **in Press**.
- Gross, N., T. M. Robson, S. Lavorel, C. Albert, Y. Le Bagousse-Pinguet, and R. Guillemin. 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist* **180**:652-662.

- Gross, N., K. N. Suding, and S. Lavorel. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of vegetation science* **18**:289-300.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**:107-145.
- Hampe, A., and R. J. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* **8**:461-467.
- Hereford, J., and A. A. Winn. 2008. Limits to local adaptation in six populations of the annual plant *Diodia teres*. *New Phytologist* **178**:888-896.
- Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* **405**:907.
- Hodgson, J. G., P. J. Wilson, R. Hunt, J. P. Grime, and K. Thompson. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* **85**:282-294.
- Hubbell, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, NJ. edition.
- Hubbell, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**:166-172.
- Hutchinson, G. E. 1957. *A treatise on limnology, Geography, Physics and Chemistry*. Wiley. edition.
- Hutchinson, G. E. 1961. The Paradox of the Plankton. *The american naturalist* **95**:137.
- Jokela, J., and E. Haukioja. 2000. Evolution of Strategies to Stay in the Game. *Biology and Philosophy* **15**:177-196.
- Joshi, J., B. Schmid, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. Good, R. Harris, A. Hector, K. Huss-Danell, A. Jumpponen, A. Minns, C. P. H. Mulder, J. S. Pereira, A. Prinz, M. Scherer-Lorenzen, A.-S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, and J. H. Lawton. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* **4**:536-544.
- Jump AS, Penuelas J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**:1010-1020.
- Kassen, R. 2002. The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology* **15**:173-190.
- Kawecki, T. J., and D. Ebert. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* **7**:1225-1241.
- Keddy, P. A., and B. Shipley. 1989. Competitive Hierarchies In Herbaceous Plant-Communities. 234-241. *Oikos* **54**:234-241.

- Knight, T. M., and T. E. Miller. 2004. Local adaptation within a population of *Hydrocotyle bonariensis*. *Evolutionary Ecology Research* **6**:103-114.
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life - Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, 2nd édition edition. Springer, Heidelberg.
- Körner, C., and F. I. Woodward. 1987. The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. *Oecologia* **72**:279-283.
- Lande, R. 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology* **22**:1435-1446.
- Latta, R. G., and J. K. McKay. 2002. Genetic population divergence: markers and traits. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:501-502.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**:545-556.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* **12**:474-478.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**:177-192.
- Le Roux, P. C., and M. A. McGeoch. 2008. Spatial variation in plant interactions across a severity gradient in the sub-Antarctic. *Oecologia* **155**:831-844.
- Lenssen, J. P., M. Van Kleunen, M. Fischer, and H. De Kroon. 2004. Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of ecology* **92**:696-706.
- Liancourt, P. 2005. *Stratégies fonctionnelles et interactions entre espèces dominantes le long de gradients de ressources hydrique et trophique au niveau des pelouses calcaires*. Thèse. Université Joseph Fourier, Grenoble, France.
- Liancourt, P., R. M. Callaway, and R. Michalet. 2005a. Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* **86**:1611-1618.
- Liancourt, P., E. Corcket, and R. Michalet. 2005b. Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment. *Journal of vegetation science* **17**:713-722.
- Linhart, Y. B., and M. C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **27**:237-277.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire, and R. M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* **107**:433-438.

- Louault, F., V. D. Pillar, J. Aufrere, E. Garnier, and J. F. Soussana. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of vegetation science* **16**:151-160.
- Lumaret, R., J.-L. Guillermin, J. Delay, A. Ait Lhaj Loutfi, J. Izco, and M. Jay. 1987. Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). *Oecologia* **73**.
- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The american naturalist* **101**:377-385.
- Macel, M., C. S. Lawson, S. R. Mortimer, M. Smilauerova, A. Bischoff, L. Crémieux, J. Dolezal, A. R. Edwards, V. Lanta, M. T. Bezemer, W. H. van der Putten, J. M. Igual, C. Rodriguez-Barrueco, H. Müller-Schärer, and T. Steinger. 2007. Climate vs soil factors in local adaptation of two common plant species. *Ecology* **88**:424-433.
- Maestre, F. T., F. Valladares, and J. F. Reynolds. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of ecology* **94**:17-22.
- Marks, C. O., and M. J. Lechowicz. 2006. Alternative design and the evolution of functional diversity. *The american naturalist* **167**:55-66.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* **21**:178-185.
- McGraw, J. B. 1987. Experimental ecology of *Dryas octopetala*. IV Fitness response to reciprocal transplanting in ecotypes with differing plasticity. *Oecologia* **73**:465-468.
- McKay JK, Latta RG. 2002. Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 285-291.
- Meziane, D., and B. Shipley. 1999. Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply. *Functional Ecology* **13**:611-622.
- Michalet R. 2001. Facteurs abiotiques et traits biologiques déterminant les interactions biotiques, la répartition des populations dominantes et la structuration des communautés terrestres: Application à quelques écosystèmes de l'arc alpin. Diplôme d'habilitation à diriger les recherches. Université Joseph Fourier, Grenoble, France.
- Moriuchi, K. S., and A. A. Winn. 2005. Relationships among growth, development and plastic response to environment quality in a perennial plant. *New Phytologist* **166**:149-158.
- Navas, M.-L., and J. Moreau-Richard. 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species. *Acta oecologia* **27**:107-114.

- Noble, I. R., and R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Plant ecology* **43**:5-21.
- Norby, R. J., L. E. Rustad, J. S. Dukes, D. S. Ojima, W. J. Parton, S. J. Del Grosso, R. E. McMurtrie, and D. A. Pepper. 2007. Ecosystem Responses to Warming and Interacting Global Change Factors. Pages 23-36 *in* J. G. Canadell, D. E. Pataki, and L. F. Pitelka, editors. *Global Change: Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer Berlin Heidelberg.
- Novoplansky, A., and D. E. Goldberg. 2001. Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of vegetation science* **12**:199-208.
- Nussey, D. H., E. Postma, P. Gienapp, and M. E. Visser. 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* **310**:304-308.
- Ozenda, P. 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Padilla, F. M., and F. I. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**:196-202.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**:637-669.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: beyond nature and the nurture*. The john hopkins university press.
- Pigliucci, M., and C. J. Murren. 2003. Genetic assimilation and a possible evolutionary paradox: can macroevolution sometimes be so fast as to pass us by? *Evolution* **57**:1455-1464.
- Price, T. D., A. Qvarnström, and D. E. Irwin. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc Royal Society London B* **270**:1433-1440.
- Pulliam, H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**:349-361.
- Quétier, F. 2006. *La vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres. Application aux prairies subalpines de Villar d'Arène, France.*, Montpellier, France.
- Randin, C. F., R. Engler, S. Normand, M. Zappa, N. E. Zimmermann, P. B. Pearman, P. Vittoz, W. Thuiller, and A. Guisan. 2009. Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* **15**:1557-1569.
- Raunkiaer, C. 1934. *Life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.

- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, and W. D. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* **80**:1955-1969.
- Reich, P. B., M. B. Walters, D. S. Ellsworth, and C. Uhl. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia* **97**:62-72.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth DS (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *PNAS*, **94**, 13730-13734.
- Reich, P. B., I. J. Wright, J. M. Craines, J. Oleksyn, M. Westoby, and M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. *International Journal of Plant Science* **164**:143-1664.
- Ryser, P., and U. Aeschlimann. 1999. Proportional dry-mass content as an underlying trait for the variation in relative growth rate among 22 Eurasian populations of *Dactylis glomerata* s.l. *Functional Ecology* **13**:473-482.
- Ryser, P., and P. Urbas. 2000. Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos* **91**:41-50.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, III, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, iacute, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100 . *Science* **287**:1770-1774.
- Salt, G. W. 1983. Roles: Their Limits and Responsibilities in Ecological and Evolutionary Research. *The american naturalist* **122**:697.
- Sammata, K. P. V., and R. Levins. 1970. Genetics and Ecology. *Annual Review of Genetics* **4**:469-488.
- Scheiner, S. M., and R. F. Lyman. 1989. The genetics of phenotypic plasticity I. Heritability. *Journal of Evolutionary Biology* **2**:95-107.
- Scheiner, S. M., and R. F. Lyman. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology* **4**:23-50.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **17**:667-693.
- Schlichting C.D.1989. Phenotypic integration and environmental change. *BioScience*, **39**: 460-464.
- Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford university press, Oxford, UK.
- Schmidt, K. P., and D. A. Levin. 1985. The comparative demography of reciprocally sown populations of *Phlox drummondii*. I Survivorships, fecundities, and finite rates of increase. *Evolution* **39**:396-404.

- Silvertwon, J., and D. Charlesworth. 2001. Introduction to plant population biology, Wiley-Blackwell; 4 edition edition.
- Southwood, T. R. E. 1988. Tactics, Strategies and Templets. *Oikos* **52**:3-18.
- Stearns, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* **39**:436-445.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford university press.
- Stinson, K. A. 2004. Natural selection favors rapid reproductive phenology in *Potentilla pulcherrima* (Rosaceae) at opposite ends of a subalpine snowmelt gradient. *Am. J. Bot.* **91**:531-539.
- Suding, K., D. Goldberg, and K. Hartman. 2003. Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology* **84**:1-16.
- Sultan, S. E., and H. G. Spencer. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The american naturalist* **160**:271-283.
- Thomas, C. D., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, B. F. N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Orlega Huerta, A. Townsend Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* **727**:145-148.
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, Guy., Paterson, J., Shurr, F.M., Sykes, M.T., Zimermann, N.E. 2008. Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematics* **9**:137-152.
- Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, and T. Rebelo. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* **85**:1688-1699.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure, Princeton University Press edition, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman, D. 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *The american naturalist* **125**:827-852.
- Tilman, D. 1990. Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. Pages 117-141 in J. Grace and D. Tilman, editors. *Perspectives on plant competition*.
- Tilman, D. 2007. Resource competition and plant traits: a response to Craine *et al*. 2005. *Journal of ecology* **95**:231-234.
- van Tienderen, P. H. 1991. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* **45**:1317-1331.

- Via, S., and R. Lande. 1985. Genotype-Environment Interaction and the Evolution of Phenotypic Plasticity. *Evolution* **39**:505-522.
- Viard-Cretat, F. 2008. Mécanismes de régénération des espèces végétales dans les prairies subalpines sur un gradient d'extensification des pratiques agricoles. Université Montpellier II Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Viard-Cretat F, Gallet C, Lefebvre M, Lavorel S. 2009. A leachate a day keeps the seedlings away: mowing and the inhibitory effects of *Festuca paniculata* in subalpine grasslands. *Annals of Botany* **103** : 1271-1278.
- Violle, C. 2007. Compétition, réduction des ressources et traits fonctionnels dans les communautés herbacées. Université Montpellier II Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Volis, S., S. Mendlinger, and D. Ward. 2002. Differentiation in populations of *Hordeum spontaneum* Koch along a gradient of environmental productivity and predictability: plasticity in response to water and nutrient stress. *Biological Journal of the Linnean Society* **75**:301-312.
- Waddington, C. H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* **150**:563-565.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology* **6**:18-23.
- Walther, G.-R., S. Beißner, and C. A. Burga. 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of vegetation science* **16**:541-548.
- Waser, N. M., and M. V. Price. 1985. Reciprocal transplant experiments with *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): evidence for local adaptation. *American journal of botany* **72**:1726-1732.
- Weber, B. 1994. *Les thanatonautes*, Albin Michel edition.
- Weber, B. 2000. *L'empire des anges*, Albin Michel edition.
- Wedin D., Tilman D. (1990) Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia*, **84**, 433-448.
- Weiher, E., A. van der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier, and O. Eriksson. 1999. Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science* **10**:609-620.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**:213-227.

- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk, and I. J. Wright. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **33**:125-159.
- Whitlock, R. A. J., J. P. Grime, R. Booth, and T. Burke. 2007. The role of genotypic diversity in determining grassland community structure under constant environmental conditions. *Journal of ecology* **95**:895-907.
- Wilson, D. S., and D. Tilman. 1995. Competitive responses of eight od field plant species in four environments. *Ecology* **76**:1169-1180.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**:821-827.
- Wright, J.W. 2006. Local adaptation to serpentine soils in *Pinus ponderosa*. *Plant and Soil* **293**:209-217.

Résumé :

Afin de prévoir les conséquences des changements environnementaux sur la biodiversité, il est nécessaire de mieux connaître la capacité de réponse des espèces à une modification de leur environnement. Les écosystèmes de montagne sont particulièrement concernés par ces changements environnementaux et constituent donc un système d'étude intéressant.

Pour estimer la capacité des espèces à s'adapter/s'acclimater à de nouvelles conditions environnementales, différentes expériences ont été mises en place afin d'estimer le rôle de la variabilité génétique et de la plasticité phénotypique dans la variation des traits fonctionnels pour différentes espèces de graminées.

Les résultats mettent en évidence l'importance de la plasticité phénotypique comme source de variation des traits fonctionnels, la variabilité génétique expliquant une part significative mais plus faible de la réponse. La coexistence des deux mécanismes indique que les espèces étudiées sont capables de s'acclimater et, à plus long terme, de s'adapter. Toutefois, des niveaux différents de plasticité et de contraintes ont été observés entre les populations et les espèces, différences qui pourraient mener à des réponses évolutives distinctes.

Les différents résultats ont permis de mettre en évidence la complexité de la réponse des espèces à leur environnement. Les différents patrons de réponse ainsi que l'origine de cette réponse sont donc des éléments clés pour prévoir la réponse des espèces aux changements globaux de l'environnement, et donc l'évolution de la biodiversité.

Mots clés : Traits fonctionnels végétaux, Variabilité génétique, Plasticité phénotypique, Changements environnementaux, Graminées des Prairies des Alpes, Ecologie fonctionnelle, Génétique quantitative.

Abstract :

In order to predict the consequences of global environmental changes on biodiversity, a better understanding of the response capacities of species to a modification of their environment is needed. Mountain ecosystems are highly concerned by global environmental changes and therefore represent a pertinent system of study.

To estimate the capacity of vegetal species to adapt and/or to acclimate to new environmental conditions, we set up different experiments in order to estimate the role of genetic variability and phenotypic plasticity in functional trait variation for some herbaceous species.

Our results illustrated the high proportion of the species response resulting from phenotypic plasticity for functional traits, while genetic variability for functional traits exist but is smaller. The coexistence of these two sources of variations for functional traits indicates the species abilities to acclimate to new environmental conditions in a first step, and to adapt to new environment in a second step. However, different levels of phenotypic plasticity and constraints have been observed within and between species, suggesting that the evolutionary response can differ.

Our results highlight the complexity of the response of species to their environment. Knowledge about the amplitude of the response as well as the source of the source of response (genetic variability versus phenotypic plasticity) are necessary to estimate the response of species to global environmental changes, and then the evolution of biodiversity.

Keywords: Plant Functional Traits, Genetic variability, Phenotypic plasticity, Environmental changes, Herbaceous species, Grasslands, French Alps, Functional ecology, Quantitative genetic.