



HAL
open science

Effets des interactions biotiques sur la régénération des forêts le long de gradients climatiques

E. Defossez

► **To cite this version:**

E. Defossez. Effets des interactions biotiques sur la régénération des forêts le long de gradients climatiques. Sciences de l'environnement. Chimie et sciences du vivant, Biodiversité écologie & environnement, Université de Grenoble, 2012. Français. NNT: . tel-02599510

HAL Id: tel-02599510

<https://hal.inrae.fr/tel-02599510v1>

Submitted on 16 May 2020

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Chimie et sciences du vivant / BIODIVERSITE
ÉCOLOGIE & ENVIRONNEMENT**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

« **Emmanuel DEFOSSEZ** »

Thèse dirigée par « **Benoit COURBAUD** » et
encadrée par « **Georges KUNSTLER** »

Préparée à **IRSTEA - GRENOBLE**
dans l'**École Doctorale Chimie et sciences du vivant**

Effets des interactions biotiques sur la régénération des forêts le long de gradients climatiques

Thèse soutenue publiquement le « **27 mars 2012** »,
devant le jury composé de :

Mme Catherine COLLET

Chargée de recherche, INRA de Nancy, Rapporteur

Mr Alexandre BUTTLER

Professeur, EPFL Lausanne, Rapporteur

Mr Renzo MOTTA

Professeur, Université de Turin, Examineur

Mr Hervé JACTEL

Directeur de recherche, INRA de Bordeaux, Examineur

Mr Philippe CHOLER

Chargé de recherche, CNRS Leca-Grenoble, Membre invité

Mr Benoit COURBAUD

Ingénieur en chef des ponts, des eaux et des forêts, IRSTEA Grenoble,
Directeur de thèse

Mr Georges KUNSTLER

Ingénieur de l'agriculture et de l'environnement, IRSTEA Grenoble, Encadrant



REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord mes encadrants Georges Kunstler et Benoit Courbaud pour leur importante participation à l'élaboration mon travail de thèse et son suivi le long des trois années.

Je voudrais ensuite remercier Catherine Collet, Alexandre Buttler, Renzo Motta, Hervé Jactel et Philippe Choler membres de mon jury, d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Merci également à tous les membres de mon comité de thèse Benoit Marcais, Hendrik Davi, Wilfried Thuiller, Xavier Morin et Sylvain Delzon pour leurs remarques pertinentes et leurs regards critiques. Merci enfin aux personnes qui ont relu cette thèse, plus particulièrement Corinne Becart et Bruno Tricoire.

TABLE DES MATIERES

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <u>INTRODUCTION GENERALE</u> | 4 |
| 1) Changements climatiques et écosystèmes forestiers..... | 4 |
| 2) Prédire l'effet des variations du climat sur les forêts : enjeux et lacunes..... | 6 |
| 3) Diversité des interactions biotiques et gradients environnementaux..... | 9 |
| a) Des interactions directes | 9 |
| b) Des interactions complexes | 10 |
| c) Interactions biotiques et gradient environnementaux | 11 |
| 4) Interactions plante-plante et gradient abiotique | 16 |
| a) Historique et théories actuelles | 16 |
| b) « Stress gradient hypothesis » et changement climatique, des éléments à développer | 18 |
| • <i>Définition des gradients abiotiques et processus d'interaction</i> | 19 |
| • <i>La place des interactions complexes</i> | 20 |
| 5) Interactions plantes/autres organismes et gradient abiotique..... | 23 |
| a) Plantes, insectes herbivores et gradient abiotique : débat et perspective..... | 24 |
| b) Les interactions entre plantes, organismes du sol et gradient abiotique : un compartiment sous estimé | 25 |
| 6) Changement climatique et démographie forestière : Le cas particuliers de la régénération | 27 |
| 7) Problématique générale de la thèse | 30 |
| <u>CHAPITRE I : INTERACTIONS ENTRE PLANTES</u> | 34 |
| Introduction | 34 |
| Approche méthodologique | 37 |
| Article 1 : ”Do indirect plant interactions follow the stress-gradient hypothesis? An experimental test on the regeneration success of six tree species in the French Alps” | 42 |

| | |
|-----------------------------------------|----|
| Principaux résultats de l'article | 73 |
| Perspectives | 73 |

CHAPITRE II : INTERACTIONS PLANTES ET INSECTES

HEBIVORES75

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Introduction | 75 |
| Approche méthodologique | 77 |
| Article 2 : “ <i>Linking climatic herbivory pattern, plants’ distribution and anti-herbivores strategies</i> ” | 79 |
| Principaux résultats de l'article | 99 |
| Analyses complémentaires | 100 |
| Résultats préliminaires | 101 |
| Conclusion et perspectives | 103 |

CHAPITRE III : INTERACTIONS PLANTES ET

MICROORGANISMES DU SOLS104

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Introduction | 104 |
| Approche méthodologique | 106 |
| Article 3 : « <i>Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A study on Fagus sylvatic</i> »..... | 108 |
| Principaux résultats de l'article | 111 |
| Analyses complémentaires | 111 |
| Comparaison des deux études | 114 |
| Perspectives | 115 |

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES116

| | |
|-------------------------------------------------------------------|-----|
| 1) Rappel des objectifs et mise en perspective | 116 |
| 2) Des résultats en accord avec les théories établies | 117 |
| 3) Prise de conscience de la complexité des systèmes | 124 |
| 4) Modéliser la complexité : vers une approche mécanistique | 129 |

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 5) Des interactions biotiques à la structure des populations | 130 |
| 6) Intégration des interactions biotiques dans les modèles de dynamique forestière | 132 |

| | |
|-----------------------------------|------------|
| <u>BIBLIOGRAPHIE</u> | 135 |
|-----------------------------------|------------|

| | |
|----------------------------|------------|
| <u>ANNEXE</u> | 151 |
|----------------------------|------------|

| | |
|---------------|-----|
| Annexe 1..... | 151 |
|---------------|-----|

Supporting Information for

“Do indirect plant interactions follow the stress-gradient hypothesis? An experimental test on the regeneration success of six tree species in the French Alps”

| | |
|---------------|-----|
| Annexe 2..... | 159 |
|---------------|-----|

Supporting Information for

*“Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A test on *Fagus sylvatica*”*

INTRODUCTION

1) Changements climatiques et écosystèmes forestiers

Un grand nombre d'observations suggèrent que les changements climatiques récents, en particulier l'augmentation moyenne de température de 0,6 °C durant les 30 dernières années (Hansen *et al.* 2006), ont déjà affecté la structure des systèmes naturels ainsi que leur fonctionnement (Walther *et al.* 2002 ; Parmesan & Yohe 2003 ; Sala *et al.* 2005 ; Hansen *et al.* 2006). Ces nombreuses études, en constante augmentation, ont mis en évidence des conséquences frappantes telles que des déplacements d'aire de distribution d'espèces animales ou végétales (globalement caractérisés par un décalage d'environ 6 km vers les pôles ; Grabherr *et al.* 1994 ; Parmesan & Yohe 2003 ; Penulas & Boada, 2003), des événements de mortalité de masse (Allen & Breshears 1998) ou encore des changements phénologiques (Parmesan & Yohe 2003). La diversité affectée, en termes de communauté, allant des récifs coralliens (par exemple Hughes *et al.* 2003) aux steppes arctiques (Chapin *et al.* 1995), montre que l'ensemble des écosystèmes risque à court ou moyen terme, d'être affecté par les variations du climat. Cependant, la résilience des communautés face à ces changements présente une variabilité importante et certains écosystèmes risquent d'en subir les préjudices plus fortement et plus rapidement que d'autres.

Représentant plus d'un tiers des terres émergées et jouant des rôles indispensables au fonctionnement des grands biomes et des sociétés humaines, les écosystèmes forestiers apparaissent comme particulièrement sensibles aux variations du climat (figure 1). En effet, un nombre croissant d'études ont cherché à estimer la vulnérabilité, la capacité d'adaptation ou encore différents impacts potentiels des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers et plusieurs d'entre elles ont déjà directement mis en évidence des phénomènes spectaculaires tels que des événements de mortalité de masse ou encore des déplacements d'espèces vers les pôles ou vers des zones de plus hautes altitudes (voir la review de Lindner *et al.* 2010).

Par exemple, Breshears *et al.* 2005, Allen *et al.* 2010 rapportent tous deux des exemples forts de l'effet des changements climatiques en cours : suite à de très fortes sécheresses, ils mettent en évidence des événements de mortalité pouvant aller de 55 % à plus de 90 % selon les espèces d'arbres exposées, ceci induisant dans tous les cas une forte dégradation des écosystèmes concernés (nord-ouest des États-Unis et Canada).

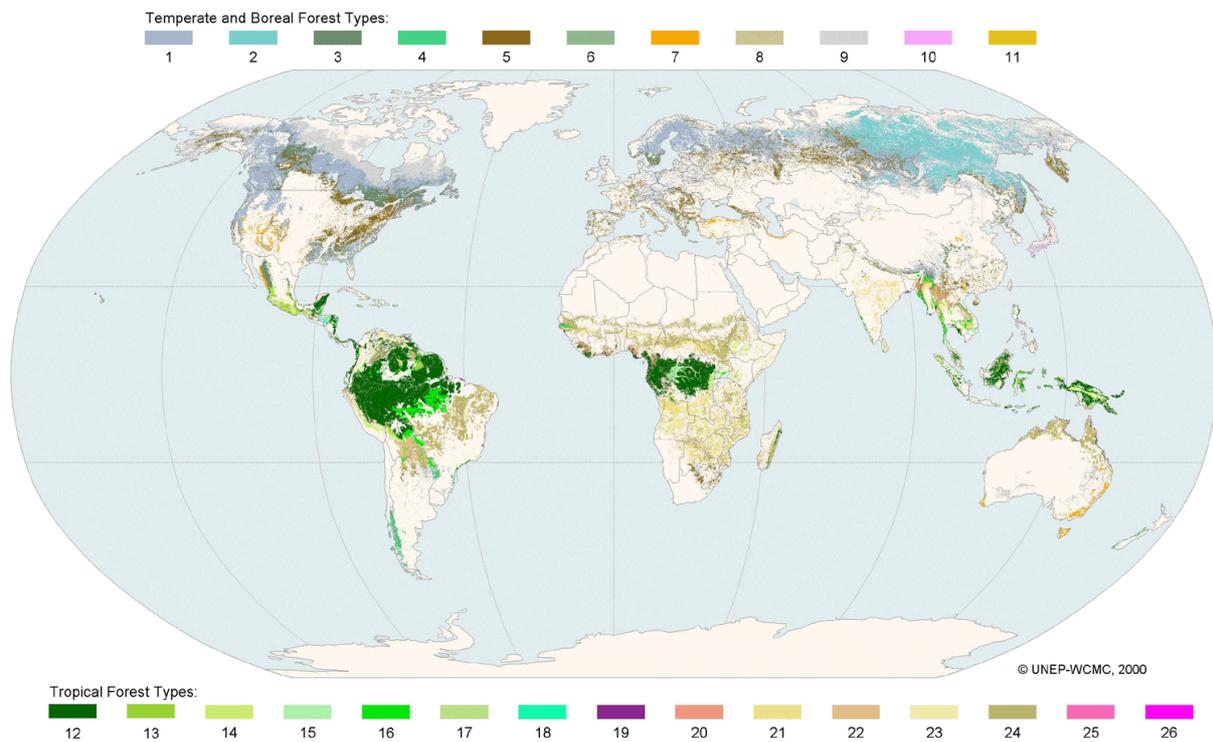


Figure 1: Répartition mondiale des principaux écosystèmes forestiers. **Source :** United Nations Environment Programme

Beckage *et al.* (2008) ont, quant à eux, mis en évidence un décalage rapide des écotones vers des zones de plus haute altitude des forêts de montagne du Vermont durant les 40 dernières années. De plus, l'impact des changements climatiques sur les écosystèmes forestiers ne se limite pas à ces phénomènes spectaculaires, des changements plus subtils ont également été mis en évidence. Ainsi, le suivi de parcelles permanentes indique que la plupart des forêts tropicales mondiales ont déjà changé tant en termes de composition qu'au niveau du taux de recrutement des jeunes arbres et du taux de mortalité des arbres adultes, cela conduisant à un « turnover » des populations plus rapide (Phillips *et al.* 2004 ; Lewis *et al.* 2004). Des changements similaires de taux de recrutement, de mortalité de jeunes plantules et de fécondité ont également été rapportés dans les forêts de la Sierra Nevada californienne (Matías *et al.* 2011). Néanmoins, il faut aussi noter que l'impact des changements climatiques

n'est pas systématiquement négatif pour les forêts. En effet, il a été montré que l'augmentation de la température et du CO₂ entraîne généralement une augmentation de la vitesse de croissance des arbres à tous les stades de leur développement (Myneni *et al.* 1997 ; Hättenschwiler *et al.* 2003). Ceci ayant toutefois une tendance à modifier les interactions de compétition entre espèces et ainsi favoriser certains arbres au détriment d'espèces moins sensibles à l'augmentation du CO₂ (Dawes *et al.* 2001). En outre, il faut garder à l'esprit le fait que les changements climatiques n'affectent pas seulement directement les arbres, mais également les interactions qu'ils entretiennent avec les autres organismes présents dans les écosystèmes forestiers. Par exemple, il a été montré que les changements climatiques peuvent induire une augmentation de la fréquence et de l'intensité des attaques massives d'insectes herbivores (petit coléoptère de la famille des *Scolytinae*), avec d'importants effets de rétroaction sur le climat, transformant ainsi les forêts d'un puits en une source de carbone (Raffa *et al.* 2008 ; Kurz *et al.* 2008). Compte tenu de la diversité et de l'importance des impacts potentiels ou déjà observés, il est clair que les changements climatiques en cours vont profondément affecter la structure et le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Le poids des risques portés par ces exemples met clairement en évidence que l'un des plus grands challenges de la communauté scientifique actuelle est de tenter d'anticiper comment les changements climatiques futurs vont affecter les écosystèmes forestiers. Mais étant donné la longue durée de vie des arbres, l'exercice se révèle particulièrement difficile en ce qui concerne les écosystèmes forestiers.

2) Prédire l'effet des variations du climat sur les forêts : enjeux et lacunes

Anticiper l'impact des variations du climat sur les systèmes naturels représente un des champs de recherche les plus actifs actuellement. Pour les écosystèmes forestiers, les modèles prédictifs s'accordent sur le fait que les variations futures du climat vont profondément affecter leur structure et leur fonctionnement. En se basant sur les différents scénarii de changements climatiques disponibles, les modèles de niches (Badeau *et al.* 2004 ; Thuiller *et al.* 2005), les modèles forestiers de trouées (Bugmann 2001, Schumacher & Bugmann 2006), et les modèles globaux de dynamique de végétation (Cramer *et al.* 2001 ; Sitch *et al.* 2003), prévoient tous des impacts inquiétants sur la structure et la composition des forêts. Cependant,

l'incertitude sur ces prédictions de changements de composition reste très grande, et les modèles donnent peu de détails sur les mécanismes intervenant dans ces changements. Par exemple, elles ne précisent pas si les modifications de structure se feront par le biais de mortalité brutale des arbres adultes, de blocage de la régénération ou encore de remplacement compétitif. De plus, elles ne renseignent généralement pas sur le rythme auquel pourrait s'opérer ces changements. Par conséquent, cette imprécision relative rend ces prédictions difficilement utilisables par les gestionnaires. Une part importante de ces incertitudes réside dans le fait que le plus souvent, ces modèles n'incluent pas suffisamment de paramètres sur l'évolution, la démographie ou les interactions biotiques. Par exemple, les modèles basés sur le concept de niche (Hutchinson 1957) n'utilisent qu'un nombre limité de variables climatiques « clefs » et ignorent généralement la démographie, le potentiel adaptatif des espèces ou encore les interactions biotiques (Lavergne *et al.* 2010 ; figure 2).

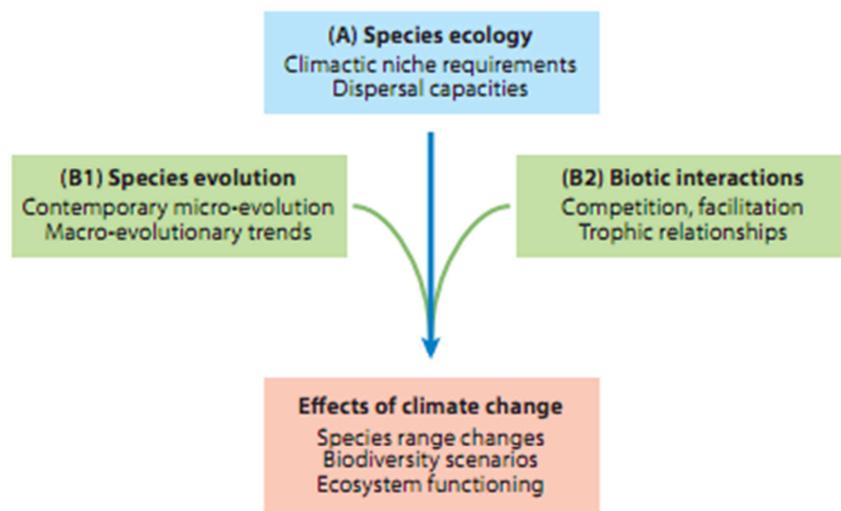


Figure 2: Les mécanismes qui doivent être considérés afin de prédire l'effet du changement climatique sur l'assemblage des communautés et la distribution des espèces (boîte rouge). La boîte bleue (A) et la flèche bleue représentent l'approche principale des modèles de distribution d'espèces. Les boîtes et flèches vertes (B1 et B2) représentent les mécanismes qui ont été jusqu'ici peu envisagés pour prévoir les effets des changements climatiques (à savoir que les espèces évoluent et interagissent). Extrait de Lavergne et al. 2010

La raison principale qui freine l'intégration de ces paramètres dans les modèles prédictifs est due à un défaut de connaissance sur la réponse de ces éléments aux variations du climat. En effet, même si récemment un nombre croissant de travaux portant sur l'effet du climat sur les interactions biotiques, l'évolution ou encore la démographie ont vu le jour (voir par exemple Suttle *et al.* 2007, Jump & Peñuelas 2005), ces études sont généralement

déconnectées de l'approche de modélisation et les théories inhérentes à ces travaux sont actuellement encore instables. Il est donc nécessaire de développer nos connaissances dans ce domaine dans une logique d'intégration à la modélisation. À l'échelle d'une thèse, il est impossible de traiter cette question simultanément sur la démographie, le potentiel adaptatif et les interactions biotiques. Aussi ai-je choisi de ne retenir qu'une partie du problème et de limiter mes recherches à l'étude de l'effet des variations du climat sur les interactions biotiques en forêt. C'est-à-dire les interactions plante-plante ou plante - autres organismes (comprenant tous les organismes non autotrophes). En effet, les interactions biotiques jouent un rôle majeur dans la composition et la dynamique de succession des communautés végétales forestières (Grime 2001). Or, il a été montré que la nature et l'intensité des interactions biotiques peuvent être modifiées par des forces externes (naturelles ou anthropiques) telles que le climat ou la disponibilité en nutriments (Brooker *et al.* 2008). Dans un contexte de changements climatiques, il est clair que les variations des contraintes abiotiques vont affecter de façon significative certains organismes établis au sein d'une communauté (lesquels étant en interactions multiples avec d'autres organismes de la communauté) et ceci peut conduire à des boucles de rétroaction complexes (Suttle *et al.* 2007). En effet, des expérimentations en microcosme sur des assemblages simples de *drosophile* ont par exemple montré que l'impact des changements climatiques était modifié par la compétition et la prédation (Davis *et al.* 1998). Une étude récente dans les Alpes autrichiennes a par ailleurs mis en évidence que les interactions avec le pin (*Pinus mugo*) pouvaient modifier la réponse potentielle de l'épicéa et du mélèze aux changements climatiques (Dullinger *et al.* 2005). L'expansion altitudinale serait ainsi favorisée pour l'épicéa par rapport au mélèze.

À travers ces études, le rôle clef des interactions biotiques dans la réponse des communautés végétales face au changement climatique apparaît comme une évidence. Les questions qui se posent alors sont de déterminer, parmi la grande diversité d'interactions potentielles, quelles sont celles qui entretiennent une relation forte avec les conditions climatiques et comment leur nature et leur intensité sont influencées par les variations du climat.

3) Diversité des interactions biotiques et gradients environnementaux

a) Des interactions directes

De par leur structure et leur fonction de producteurs primaires, les arbres présentent un important potentiel d'interactions avec les organismes qui les entourent. Situés à l'interface entre les compartiments aériens et souterrains, ils interagissent avec l'ensemble des animaux et végétaux présents dans la communauté à travers des relations de nature et d'intensité variables (figure 3).

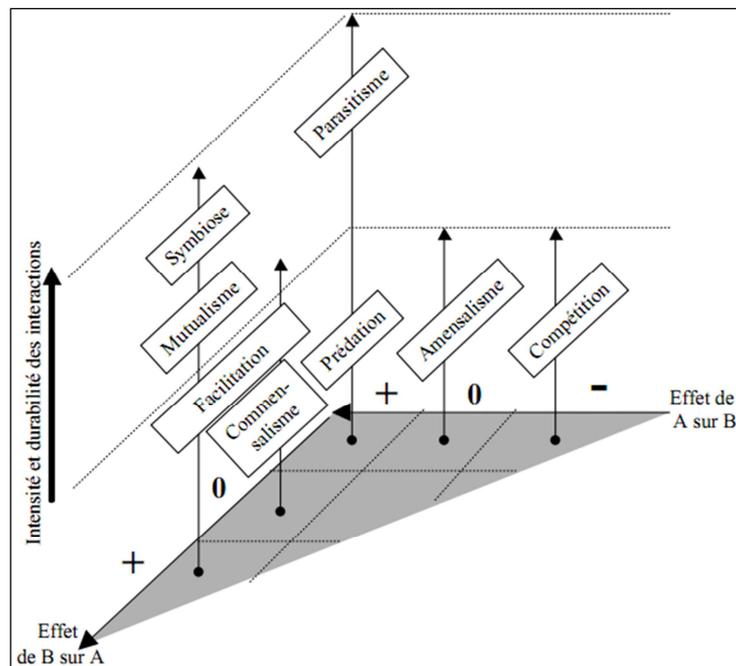


Figure 3: Diversité des interactions biotiques en fonction de leur durabilité. Extrait de Choler 2002

Ainsi, ils entretiennent à la fois des relations allant de la compétition à la facilitation avec les végétaux et des relations allant du mutualisme à la prédation ou au parasitisme avec les animaux (figure 4). Par exemple, ils sont en compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments du sol avec les végétaux qui les entourent. Ils sont également parfois facilités par ces mêmes végétaux à travers des modifications de conditions abiotiques locales (par exemple, à travers des effets de protection face au risque de gel). Ils subissent des pressions de prédation et de parasitisme de la part des herbivores et pathogènes des deux compartiments aérien et souterrain (insectes, herbivores, champignons). Enfin, ils entretiennent des relations symbiotiques avec les champignons du sol grâce à une facilitation de l'accès aux ressources du sol en échange de produits issus de la photosynthèse.

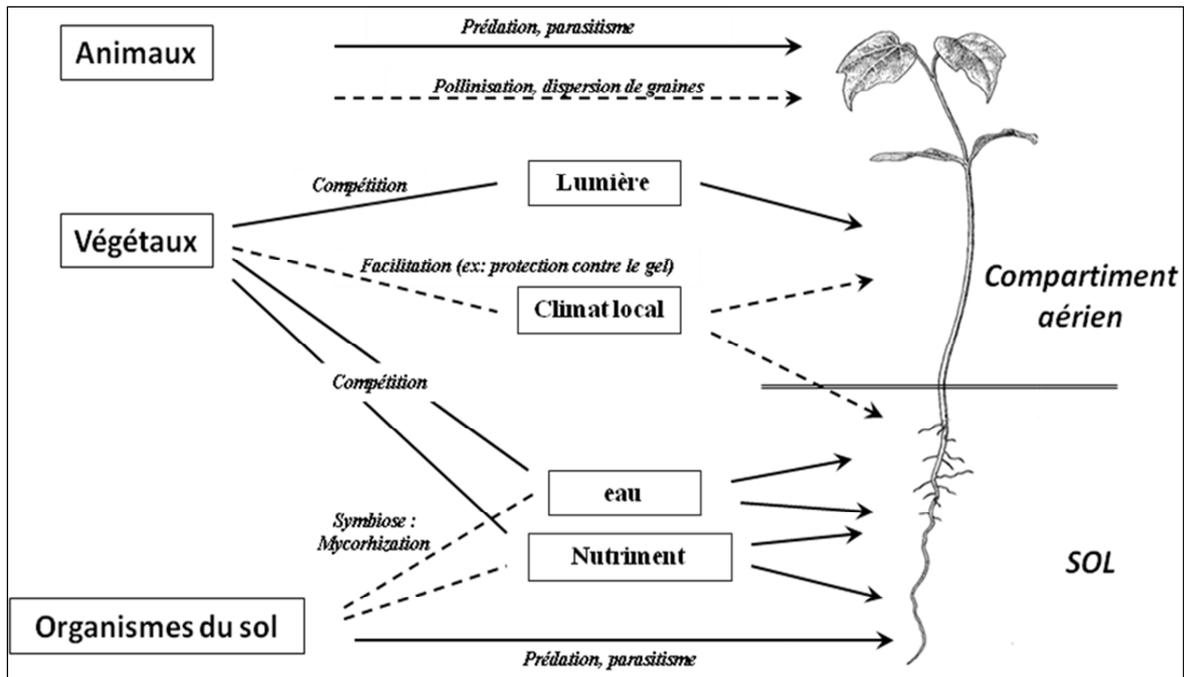


Figure 4: Schéma illustrant la diversité des interactions entre les plantes et les organismes qui les entourent ainsi que les processus sous-jacents à ces interactions

b) Des interactions complexes

Ces interactions ne se limitent pas à des relations directes, mais incluent également des schémas plus complexes. En effet durant les dernières années, plusieurs études ont mis en évidence un rôle important de différentes interactions indirectes dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

Tout d'abord, au niveau des interactions multitrophiques entre plantes et organismes non autotrophes, il a été montré que des interactions indirectes positives et négatives pouvaient jouer un rôle important sur les communautés végétales. Par exemple, dans le cadre des interactions avec les herbivores, il a été mis en évidence qu'un prédateur (ex : oiseaux) ou une plante (buisson épineux) pouvait avoir des effets indirects positifs sur une autre plante en limitant la pression d'herbivorie (protection physique contre les grands mammifères herbivores pour la plante et limitation des populations insectes herbivores pour le prédateur ; voir l'exemple en figure 5 et Giffard *et al.* 2011). De plus, ces

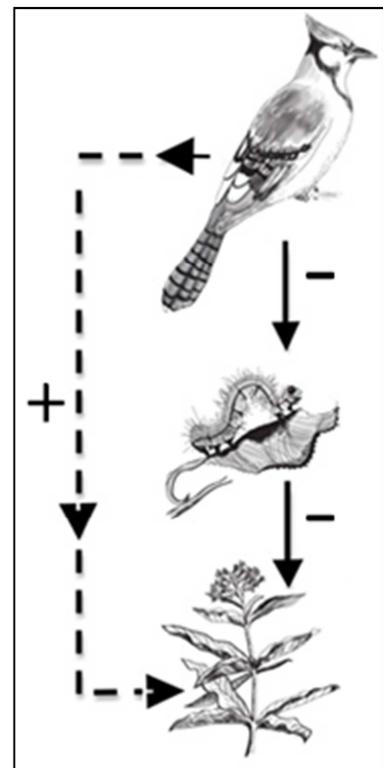


Figure 5: Effet indirect positif d'un prédateur (oiseau) sur une plante par réduction de l'abondance d'un herbivore (chenille). Extrait de Moon *et al.* 2010 Nature Education

interactions indirectes ne se limitent pas au compartiment aérien. Dans le sol, des relations complexes ont également été mises en évidence. La découverte de l'existence de réseaux mycorhiziens permettant un parasitisme indirect entre deux plantes (Selosse *et al.* 2006 ; voir également l'exemple des phénotypes albinos de *Cephalanthera longifolia* en forêt, Abadie *et al.* 2006) ou encore la mise en évidence de défense indirecte du maïs par des nématodes prédateurs de la larve *Diabrotica* parasite racinaire du maïs illustrent parfaitement cette complexité et cette importance (Rasman *et al.* 2005).

Au niveau des interactions entre plantes, l'étude de l'effet des interactions indirectes a reçu une attention plus limitée. Cependant, plusieurs études relativement récentes ont révélé leur importance. Par exemple, elles ont décrit des phénomènes de facilitation indirects dans lesquels une espèce de plante (C) facilite indirectement une espèce de plante (A) en inhibant

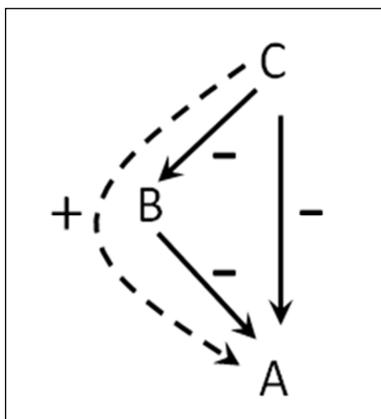


Figure 6: Schéma théorique des interactions directes et indirectes entre 3 plantes.

le développement d'une espèce de plante (B) compétitrice de l'espèce (A) (figure 6). L'effet net de l'espèce C sur l'espèce A dépendra alors de la balance entre ses effets directs négatifs (ou positifs) et ses effets indirects positifs. Actuellement, l'importance de ces interactions a été mise en évidence lumière dans plusieurs écosystèmes et elles sont notamment considérées comme particulièrement importantes dans les milieux forestiers, particulièrement dans le processus de régénération des arbres (Callaway & Walker 1997; Levine 1999; Pagès *et al.* 2003 ; Kunstler *et al.* 2006 ; Pagès & Michalet 2006, Saccone *et al.* 2010).

c) Interactions biotiques et gradients environnementaux

Dans les systèmes forestiers, ces interactions plus ou moins complexes interviennent donc directement sur la démographie des arbres. Cependant, comme mentionné précédemment, il a été montré que la nature et l'intensité des interactions biotiques peuvent être modifiées par des forces externes (naturelles ou anthropiques) telles que le climat ou la disponibilité en nutriments (Brooker *et al.* 2008). Dans le contexte de changement climatique, il apparaît alors indispensable de déterminer dans un premier temps quelles sont les interactions qui dépendent fortement des variables climatiques et dans un deuxième temps comment ces interactions varient en termes de nature et d'intensité en fonction des conditions climatiques. Afin

d'étudier les relations entre interactions biotiques et climat, les gradients environnementaux naturels apparaissent comme des dispositifs expérimentaux idéaux (encadré 1). En effet, depuis plusieurs décennies, de nombreuses études ont analysé la variation de différents types d'interactions le long de gradients environnementaux (tels que fertilité, latitude ou altitude). Ces études constituent une base importante pour notre compréhension des relations entre interactions biotiques et climat. Des théories telles que la « Stress gradient Hypothesis » qui propose que les interactions biotiques passent d'un effet négatif à positif avec l'augmentation du stress abiotique (caractérisé par la productivité du milieu) ou que la « Latitudinal Herbivory Theory » qui prévoit que l'intensité de la pression d'herbivorie diminue avec l'augmentation de la latitude (et donc la diminution de la température) représentent une avancée majeure en ce sens. Cependant, bien qu'offrant un cadre théorique intéressant, ces approches souffrent d'un certain nombre de lacunes qui limitent leur portée. En effet, les résultats des différentes études qui les testent sont parfois contradictoires et la solidité de ces théories reste à établir. En outre, le degré de maturité des théories varie selon le type d'interaction. Par exemple, les nombreuses études sur les interactions entre plantes ou entre plantes et herbivores ont abouti à des consensus sur des grands patrons généraux, alors qu'à l'opposé, d'autres types d'interactions, comme les interactions avec les micro-organismes du sol, ont quant à elles été totalement négligées et l'effet du climat sur ces interactions n'a pas encore été testé directement. De plus, ces théories restent encore souvent déconnectées du contexte de changement climatique et des approches de modélisation qui lui sont associées. Actuellement, il est donc nécessaire d'aborder ces questions par une approche plus intégrative permettant des ponts plus faciles avec la modélisation.

Dans cette introduction, je vais donc commencer par un bref historique des différentes études et théories s'intéressant aux variations des interactions plantes-plantes, plantes-herbivores et plantes-micro-organismes du sol, le long de gradients environnementaux afin de mettre en lumière les lacunes des connaissances actuelles sur chaque type d'interactions.

ENCADRÉ 1 : LES GRADIENTS ENVIRONNEMENTAUX



Photographie : Massif du Taillefer (photographie d'Olivier Lasbouygues)

Comme il l'a été mentionné par Christian Körner à travers l'exemple de l'altitude, l'utilisation des gradients environnementaux constitue un des dispositifs naturels les plus puissants pour tester les réponses écologiques et évolutives des espèces sous l'influence de paramètres géophysiques, comme la température (Körner 2007). Cette approche largement exploitée a permis des avancées considérables, mais l'utilisation de ces gradients a longtemps été et reste encore aujourd'hui source de confusion pour la communauté scientifique.

Interactions biotiques, des théories basées sur les gradients environnementaux

Dans le cadre de l'étude des interactions biotiques, l'utilisation des gradients environnementaux est une des bases principales du cadre théorique des effets du milieu sur la nature et l'intensité des interactions. À travers des théories telles que la « Stress gradient hypothesis », la « latitudinal herbivory theory » ou encore la « latitudinal defence hypothesis », les chercheurs ont tenté de comprendre l'effet des conditions environnementales sur ces interactions. Cependant, comme l'illustrent les noms de ces différentes théories, la définition du gradient s'est généralement limitée à l'outil sans en décrire précisément le fonctionnement. Or, ce manque de description des variables explicatives constitue une source importante de confusion. Par exemple, les théories basées sur la latitude ou l'altitude seront

systématiquement sujettes à des contradictions dans les résultats. En effet, bien que ces gradients environnementaux comportent une part de variables directement dépendantes de leur structure (par exemple une augmentation de la latitude ou de l'altitude est généralement corrélée à une baisse de la température), ils comportent également une part de variables non corrélées qui peuvent elles aussi influencer l'objet d'étude. Par exemple, la variation du régime de précipitation le long d'un gradient d'altitude ne suit pas une règle stable

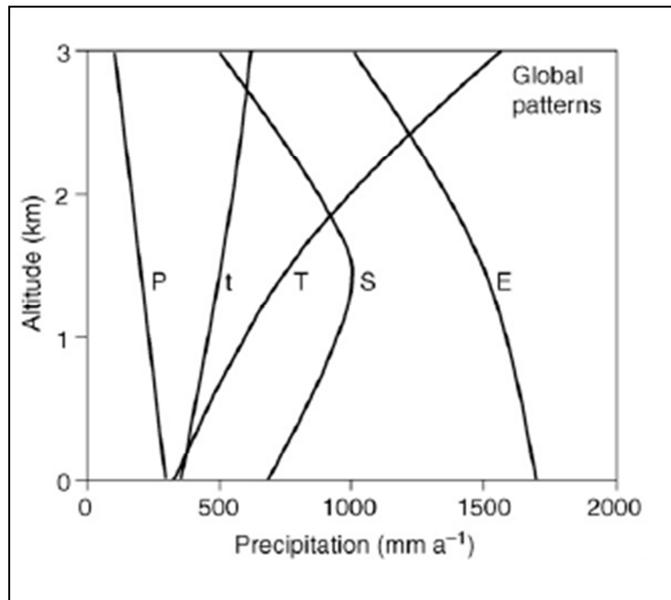


Figure A : Variation du régime de précipitation en fonction de l'altitude le long d'un gradient latitudinal. **E**, équatoriale (latitude 0–108) ; **S**, subtropicale (latitude 10–308) ; **t**, transition (latitude 30–408) ; **T**, tempéré (latitude 40–608) ; et **P**, polaire (extrait de Körner 2003)

suivant la position géographique de ce gradient. Ainsi, en milieu tempéré, il semblerait que les précipitations aient tendance à augmenter avec l'altitude alors qu'en milieu polaire elles suivent majoritairement une tendance inverse (Figure A). La même critique sur les effets potentiels des précipitations a été faite par rapport à l'utilisation de la variation de température le long de gradient de latitude (Bale *et al.* 2002). Au regard de cette variabilité, il apparaît que les théories basées uniquement sur des concepts biogéographiques comparent parfois sans le savoir les résultats d'effets de variables différentes.

Dans une optique plus intégrative, la « Stress Gradient Hypothesis » a proposé de définir les gradients à travers une notion de stress déterminé par un niveau de productivité globale de la communauté (Grime 1977 ; Bertness & Callaway 1994). Dans ce cas, les milieux limitant la productivité sont considérés comme stressants et les milieux plus productifs peu stressants. De nombreuses études expérimentales ont ainsi suggéré que l'intensité des interactions négatives diminuerait avec l'augmentation du stress au profit d'interactions positives (Bertness & Callaway 1994; voir aussi Maestre & Cortina 2004; Brooker *et al.* 2005 ; Michalet *et al.* 2006). Cependant, la notion de stress ne représente pas actuellement un concept clair et a subi de vives critiques (Körner 2003 ; voir la réponse de Lortie *et al.* 2004). Le stress défini par Grime correspond à un stress à l'échelle de la communauté et ne nous renseigne pas sur le stress subi par une espèce ou un individu. C'est

en effet à l'échelle de l'espèce ou de l'individu que doit être défini le stress (Körner 2003). De plus cette notion générale de stress cache les différentes variables abiotiques qui caractérisent le gradient et qui influencent les interactions biotiques. Par exemple, l'augmentation du stress définie par Grime peut être due à une augmentation de la limitation d'une ressource (par exemple une diminution de l'eau dans le sol) ou l'augmentation d'un stress abiotique non ressource (par exemple le gel). Il a été récemment proposé que la distinction entre gradient de stress ressource et non-ressource pouvait conduire à des prédictions d'effets sur les interactions plantes-plantes différentes (Maestre *et al.* 2009). Dans cette publication, Fernando Maestre *et al.* ont tenté une classification de l'effet potentiel des gradients définie par les types de variables qui les composent (ressource vs non-ressource) et les stratégies de l'espèce (figure B).

| Abiotic stress promoted by | Stress level | C benefactor | | S benefactor | |
|---------------------------------|--------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | | C beneficiary | S beneficiary | C beneficiary | S beneficiary |
| Resource (e.g. water) | Low | - | - | 0 | - |
| | Medium | + | + | + | + |
| | High | - | ++ | - | - |
| Non-resource (e.g. temperature) | Low | - | - | - | - |
| | Medium | ++ | + | + | 0 |
| | High | + | ++ | ++ | + |

Figure B : Prédiction théorique des relations entre différent gradient abiotiques (ressource vs non-ressource) et interactions biotique suivant le type de stratégies des espèces en interaction (extrait de Maestre et al. 2009)

Ainsi, à travers la mise en évidence de l'importance du type de variables abiotiques composant le gradient apparaît la nécessité d'une description plus fonctionnelle des gradients permettant d'aborder les processus responsables des patrons observés. De plus, cette approche devrait permettre de faire plus directement un lien entre les études réalisées le long de gradients environnementaux et la question de l'effet des variations du climat sur la communauté.

Au vu de ces constatations, dans le cadre de cette thèse nous avons cherché à nous placer au maximum dans une optique de description des variables explicatives composant les différents gradients environnementaux que nous avons utilisés. Dans cette logique, nous emploierons généralement la notion de « gradient abiotique » plus que de « gradient de stress » qui nous semble perdre son sens dans ce contexte.

4) Interactions plante-plante et gradient abiotique

a) Historique et théories actuelles

Comprendre comment la nature et l'intensité des interactions entre plantes varient le long de gradient abiotique est une question de l'écologie qui est depuis longtemps sujette à débat et qui a généré un grand nombre de modèles (Grime 1973, Grubb 1985, Tilman 1988, Brooker 2007). Le premier cadre théorique permettant de décrire ces variations a été proposé par John Philip Grime en 1973 à travers son modèle CSR qui oppose la compétition et le stress environnemental. En effet, pour lui, les interactions de compétition prédomineraient dans les environnements les plus favorables et tendraient à diminuer lorsque les conditions abiotiques deviennent plus stressantes. Ce modèle (et plus précisément cette idée principale) a été validé par plusieurs études expérimentales (Mahmoud & Grime 1976; Wilson & Keddy 1986; Pennings & Callaway 1992). Cependant, la théorie de Grime a rencontré une forte opposition, notamment à travers les différents travaux de Tilman sur l'importance de la compétition le long de gradients de productivité (la notion de stress étant définie par la productivité selon Grime : un fort stress équivalant à une faible productivité de la communauté ; Tilman 1985 ; 1988 ; 1991). En effet, à travers une approche plus mécaniste de prédiction du succès concurrentiel en fonction du niveau de limitation des ressources, Tilman stipule que la compétition n'est pas affectée par la productivité globale de l'habitat. Il définit alors le type de ressources limitantes comme le seul facteur abiotique déterminant la dominance des espèces (Resource Ratio Hypothesis). Pour lui, la compétition globale est stable en fonction du stress, mais passe de la dimension aérienne à la dimension racinaire : la compétition racinaire se faisant surtout dans les milieux stressants, là 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 (comparaison des deux théories en figure 7).

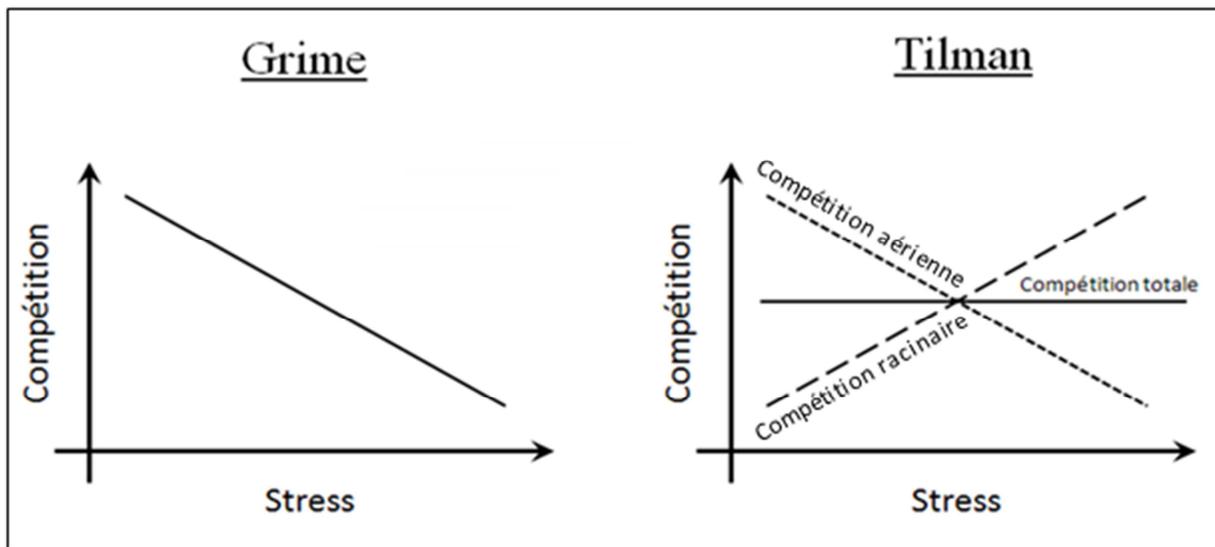


Figure 7 : Comparaison schématique des théories de Grime et Tilman sur les relations entre compétition et stress.

Plusieurs tentatives de réconciliation entre ces théories ont été tentées; par exemple, Grace en 1995, soutient que leur désaccord réside dans le fait que Grime a estimé l'intensité de la compétition en valeur absolue et que Tilman, lui, l'appréhende en valeur relative. D'autres études ont mis en évidence le fait que ces théories semblaient toutes deux pouvoir être validées le long de gradients abiotiques différents. Ainsi, la théorie de Tilman s'appliquerait le long de gradients de disponibilité des nutriments (Wedin & Tilman 1993, Wilson & Tilman 1996) alors que celle de Grime serait plus en lien avec les gradients climatiques, notamment les ressources hydriques (Novoplansly & Goldberg 2001, Liancourt *et al.* 2005, Padilla & Pugnaire 2006).

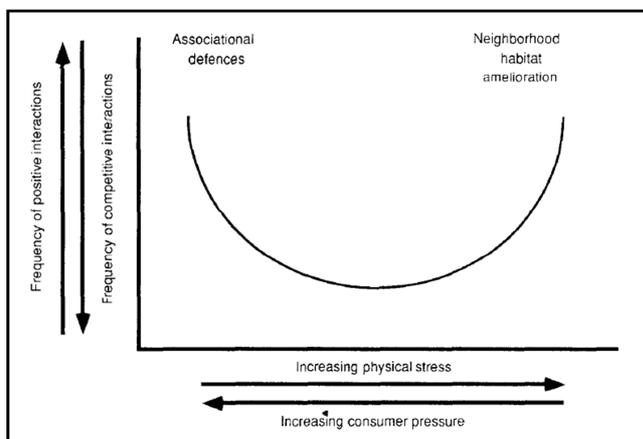


Figure 8 : Modèle conceptuel de l'occurrence des interactions positives dans les communautés naturelles.

Plus récemment, une autre critique a souligné le fait que ces théories s'étaient focalisées sur les interactions négatives (compétition) et avaient largement négligé les interactions positives. En effet, ni Grime, ni Tilman n'ont considéré les interactions positives comme un facteur important de la structuration des communautés. Il a fallu

attendre les travaux de Bertness et Callaway en 1994 pour voir apparaître ces interactions dans des modèles traitant des variations de la nature et de l'intensité des interactions entre plantes le long de gradients environnementaux (figure 8). À travers ses nombreux travaux, R. Callaway établit le fait que les interactions entre plantes sont en balance entre compétition et facilitation et que c'est la résultante de cette balance qui détermine l'effet net (positif ou négatif) des interactions biotiques sur un individu (Callaway 2007). En établissant la « Stress-Gradient Hypothesis », Bertness et Callaway intègrent donc cette notion en proposant que les interactions positives prédominent dans les environnements stressants et que les interactions négatives dominent dans des conditions plus clémentes. (Bertness & Callaway 1994; voir aussi Maestre & Cortina 2004; Brooker *et al.* 2005 ; Michalet *et al.* 2006). Cependant, bien que plusieurs études aient démontré avec succès à l'échelle globale et locale (notamment à travers des gradients de l'altitude) que la facilitation augmente en intensité avec l'augmentation de la rudesse de l'environnement (généralement caractérisée par une diminution de la productivité ; Bertness & Hacker 1994 ; Callaway *et al.* 2002 ; Choler *et al.* 2001 ; Liancourt *et al.* 2005 a ; Maestre *et al.* 2003), cette théorie a elle aussi rencontré une certaine opposition. En effet, principalement à travers une critique de la notion de stress, C. Körner fragilise la solidité de ce concept (Körner 2003). Pour lui, la notion de stress représenté par la productivité du milieu est un concept qui manque de précision car elle se situe à l'échelle de la communauté et non à l'échelle de l'individu. Ainsi, il stipule que les espèces présentes dans les milieux dits stressants sont adaptées aux conditions locales et, par conséquent, ne subissent pas de stress environnemental du point de vue de l'individu. À travers ces critiques se révèlent les lacunes de cette théorie qui doivent être comblées pour renforcer sa solidité et permettre ainsi un lien avec la question du rôle des interactions biotiques le long de gradients climatiques.

b) « Stress gradient hypothesis » et changement climatique, des éléments à développer

Le cadre théorique développé au sein de la SGH constitue une base idéale pour aborder la question des relations entre interactions biotiques et changements climatiques. Néanmoins, comme je l'ai introduit précédemment, cette théorie souffre d'un certain nombre de lacunes qui en limitent aujourd'hui la portée. Ces lacunes peuvent être classées en deux groupes : abiotique et biotique.

Définition des gradients abiotiques et processus d'interaction

Au niveau des facteurs abiotiques, le premier point qui nécessite aujourd'hui une clarification importante est la notion de « stress ». En effet, comme je l'ai présenté précédemment, la notion de stress définie par Grime et utilisée dans la SGH n'apparaît pas comme suffisamment intégrative. Ce concept imprécis nécessite une définition plus fine pour permettre de faire un lien avec les variables et donc les scénarii climatiques. En effet, la notion de gradient de stress caractérisé par un gradient de productivité englobe généralement un nombre indéfini de variables abiotiques. La définition d'un gradient de sévérité en fonction de la productivité peut donc être due à l'effet direct de différentes variations environnementales, telles que la température, les précipitations ou encore la disponibilité en nutriments, ainsi qu'à leur effet cumulé. De plus, ces variables peuvent évoluer dans des sens opposés les unes par rapport aux autres le long des gradients environnementaux et ainsi avoir des effets inverses sur les végétaux en un point donné. Il apparaît donc indispensable de prendre en compte les variations de ces éléments lors de l'utilisation de gradients altitudinaux ou latitudinaux pour permettre aux études d'être comparées entre elles et discutées dans un contexte de changement climatique. En outre, la prise en compte de ces paramètres permettrait de s'affranchir partiellement de cette notion de stress (en la redéfinissant) et de limiter ainsi le débat qui en découle et fragilise la SGH.

Le manque de description des paramètres abiotiques ne se limite pas au gradient, mais se retrouve également au niveau de l'analyse de l'interaction elle-même. Dans ce cas, le problème réside dans le fait que les études fondatrices de la SGH sont jusqu'à maintenant restées au niveau de la mise en évidence d'un phénomène (shift interactions négatives/interactions positives le long d'un gradient de stress), sans analyser précisément les processus impliqués dans ces interactions (compétition pour l'eau, la lumière, effet sur le microclimat local...). L'effet est caractérisé uniquement par les réponses de paramètres démographiques (survie, croissance, densité) ou de quelques traits (ex : la biomasse) mais les mécanismes responsables de ces modifications sont le plus souvent largement négligés. Or, seule une description plus mécaniste des interactions biotiques représentant le fonctionnement de ces processus permettrait de comprendre et d'anticiper l'effet des variations des paramètres abiotiques globaux sur ces interactions. De plus, la majorité des études expérimentales portant sur les interactions plante-plante le long de gradients environnementaux sont basées sur l'approche classique

« Neighborhood Removal » dans laquelle l'effet d'un traitement est testé de façon binaire : *absence de compétiteur vs présence de compétiteur*. Cette approche binaire des interactions ne permet pas de faire des liens directs avec la modélisation car elle n'analyse pas la réponse à une variation continue de la densité de compétiteur. Cela étant pourtant nécessaire pour comprendre l'effet de régulation de la population par des processus densité dépendant (Kunstler *et al.* 2011). Il apparaît donc indispensable que les études futures adoptent une vision plus mécaniste et continue des interactions biotiques afin de permettre de faire des ponts entre les approches expérimentales (et les théories qui en découlent) et la modélisation prédictive.

La place des interactions complexes

La composante biotique de la SGH souffre elle aussi de lacunes. En effet, jusqu'à une période récente, ce sont majoritairement les travaux réalisés sur des paires d'espèces qui ont modelé notre vision de la place des interactions biotiques dans les processus d'assemblage des communautés (Connolly *et al.*, 2001). Par conséquent, le cadre théorique et expérimental du développement de la SGH a été lourdement influencé par cette approche et les études qui ont abouti à son élaboration sont exclusivement centrées sur l'analyse des effets directs entre plantes (exemple : la compétition ou la facilitation). En opposition, les interactions plus complexes sont quant à elles passées longtemps inaperçues et leur rôle potentiel dans la réponse des communautés face aux variations de l'environnement abiotique a été largement sous-estimé. Cependant, comme je l'ai présenté précédemment, les organismes d'une communauté sont en interactions multiples (exemple d'un réseau d'interactions entre plantes Figure 9) et les interactions plus

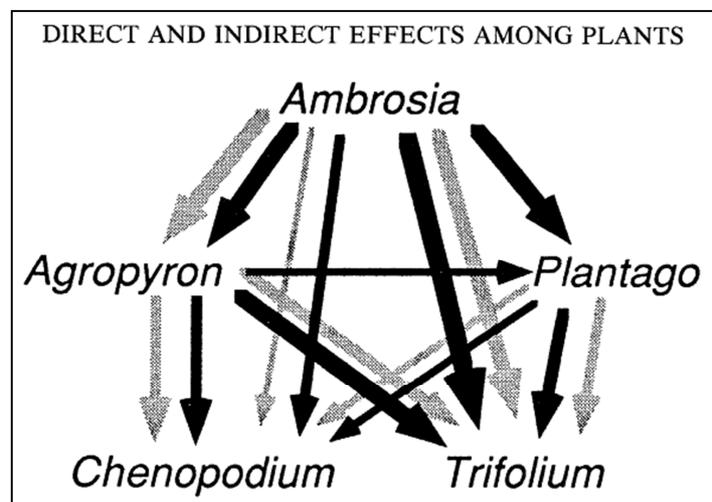


Figure 9 : Présentation des interactions directes et indirectes importantes entre les plantes de la région de Bailey en 1983. Les effets directs sont indiqués par des flèches noires et les effets indirects sont indiqués par des flèches grises. La largeur des flèches est approximativement proportionnelle à la force de l'interaction. (Miller 1994)

complexes interviennent elles aussi sur les processus d'assemblage des communautés. Durant les dernières années, nous avons cependant assisté à un regain d'intérêt pour ces interactions dites indirectes dans les communautés végétales. Ces travaux, principalement réalisés à des niveaux multi-trophiques (Moon & Stiling 2000, 2004; Moon & Moon 2011) ont mis en évidence le fait que le rôle des interactions indirectes dans le façonnement des communautés naturelles varie le long de gradients abiotiques (Miller 1994). Pour autant, les études qui ont abordé ces questions au sein de niveaux trophiques similaires (particulièrement les interactions entre plantes) restent extrêmement rares (voir cependant Levine 1999 ; Pagès *et al.* 2003 ; Pagès & Michalet 2003 ; Kunstler *et al.* 2006 ; Saccone *et al.* 2010), ce qui a fortement limité notre compréhension de l'impact des conditions environnementales sur ces interactions et par conséquent leur intégration dans la SGH. L'absence de prise en compte de cette complexité représente une lacune importante qui peut nous amener à une vision erronée de l'impact des interactions biotiques sur les processus d'assemblage des communautés. En effet, une vision des interactions biotiques uniquement déterminée par les interactions entre paires d'espèces ne peut seulement s'appliquer que dans un contexte de transitivité totale des interactions (transitivité totale = $A > B > C$; si A domine B et B domine C, alors A domine fortement C) (Keddy & Shipley 1989). Dès lors que cette transitivité diminue, par exemple lorsque la compétition entre les différentes espèces se fait sur différentes variables (interactions pour l'eau, lumière ou allélopathie), des images plus complexes émergent. Cette idée est parfaitement illustrée par la théorie de Levine (1999) qui propose que la facilitation indirecte entre 3 espèces de plantes peut exister dès lors que les interactions entre espèces se font sur des ressources différentes. Ainsi, il semblerait que plus les interactions dans une communauté se comportent de façon non transitive, plus la prise en compte des interactions indirectes et des processus qui y sont liés sont indispensables pour interpréter le rôle des interactions biotiques sur la coexistence des espèces (Laird & Schamp 2006). Afin d'illustrer cette importance, j'ai donc réalisé un schéma théorique des relations entre transitivité des interactions, interactions indirectes et structure de la communauté (figure 10).

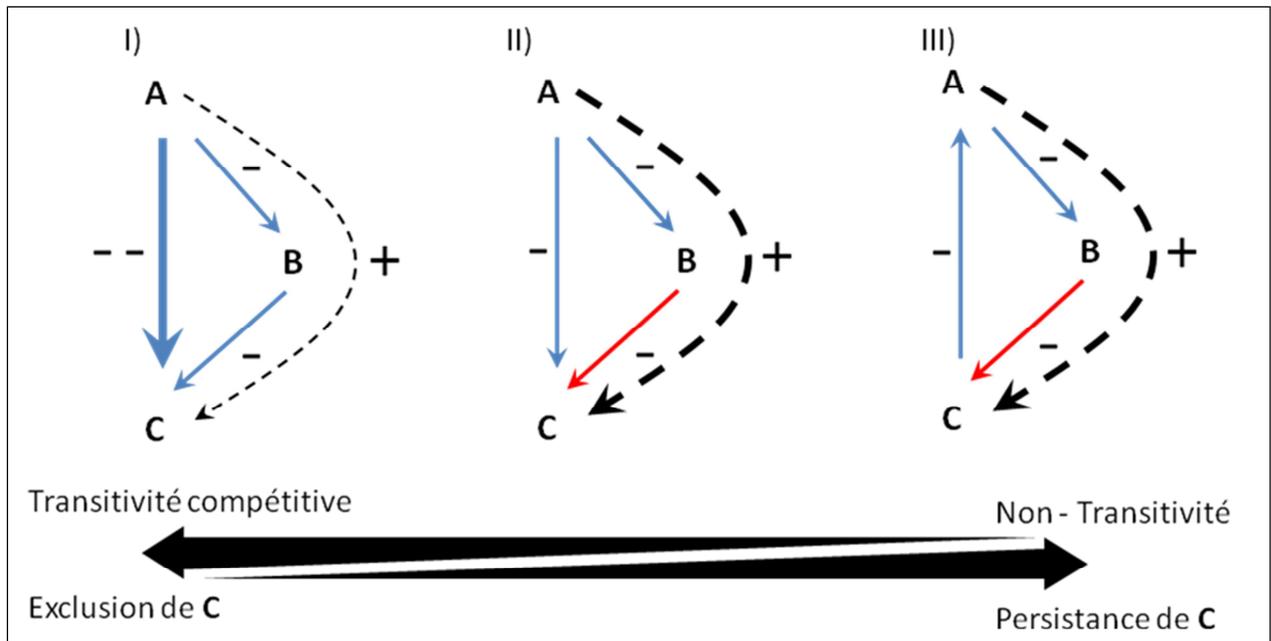


Figure 10: Importance des interactions indirectes en fonction de la transitivité. **I)** Les interactions se font sur une même variable (flèche bleue) et donc dans un contexte de forte transitivité des interactions qui implique que si A domine B et que B domine C alors A domine fortement C et C tend à être exclu du système. À noter que A a également un effet indirect positif sur C en limitant le compétiteur B mais que cet effet indirect positif est négligeable par rapport à l'effet direct négatif (l'effet net de A sur C est négatif). **II) & III)** Les interactions se font sur deux variables différentes (flèche bleue et rouge) et donc la transitivité du système est plus faible (en **I**) voire nulle (en **II**). Dans ce cas, A domine B pour une variable et B domine C pour une autre variable. A peut alors soit dominer C dans un système faiblement transitif ou être dominé par C dans un système non transif. Dans les deux cas, A a un effet indirect positif sur C en limitant le compétiteur B. L'effet net de l'interaction entre A et C et donc la résultante des effets directs et indirects positifs. Moins les interactions sont transitives, plus cette résultante est positive et favorise la persistance de C dans le système.

Au regard de cet exemple théorique, apparaît le fait que les interactions indirectes sont une composante indispensable de la structuration des communautés. A contrario, cet exemple nous montre qu'en traitant uniquement les interactions par paires d'espèces, le lien entre les effets nets et les processus ne peut pas toujours être fait. Par exemple, la prise en compte des interactions limitées à B et à C révèle un effet négatif dans les trois systèmes. Or, lorsque le système est non transif, C coexiste, ce qui va à l'encontre de l'effet de l'interaction directe $B > C$ (qui devrait entraîner une exclusion). Seule la prise en compte des interactions indirectes peut permettre d'expliquer ce résultat. De plus, il est fortement probable que la transitivité des interactions soit influencée par les conditions abiotiques globales telles que le climat. Dans le cadre des changements climatiques, la prise en compte de ces interactions complexes pourrait donc jouer un rôle clef dans les travaux visant à anticiper l'effet du climat sur les communautés végétales. De plus, dans un contexte plus appliqué, la plupart des plans

de gestion qui pourraient être proposés pour limiter les effets négatifs des variations du climat risquent d'intervenir fortement sur ces interactions complexes. Par exemple, dans un contexte sylvicole, les interventions réalisées sur les arbres ont également un effet sur les strates inférieures comme les herbacées, modifiant ainsi les interactions indirectes entre arbres adultes, strates herbacées et régénérations. Inclure les interactions complexes dans les travaux futurs visant à anticiper l'effet du climat sur les écosystèmes constitue donc une étape indispensable pour améliorer la fiabilité de nos prédictions et limiter ainsi les risques d'erreurs de gestion.

5) Interactions plantes - autres organismes et gradient abiotique

De la fonction particulière de producteurs primaires que remplissent les végétaux, découle une grande diversité d'interactions avec les autres organismes de l'écosystème. Comme je l'ai indiqué précédemment, ces interactions plus ou moins complexes partagées entre les milieux aérien et souterrain interviennent directement sur la démographie des espèces végétales et se traduisent par des effets positifs, négatifs ou neutres. Elles sont donc des éléments déterminants dans les processus d'assemblage des communautés végétales. Or, comme pour les interactions entre plantes, il a été montré que les variations du milieu abiotique (et notamment les conditions climatiques) peuvent affecter leur nature et leur intensité (Coley and Aide 1991, Bolser and Hay 1996, Pennings *et al.* 2001, Sotka and Hay 2002, Post 2005, Admas *et al.* 2009a) et que, par conséquent, leur rôle dans la réponse des communautés végétales face aux variations du climat pourrait être déterminant. Cependant, pour les interactions plantes - autres organismes (soit l'ensemble des organismes non-autotrophes), le cadre théorique développé autour de la variation de ces interactions le long de gradients abiotiques présente un manque de maturité évident, ce qui limite fortement notre compréhension du phénomène et donc son intégration dans les approches prédictives de l'effet des variations du climat sur les communautés végétales. Bien que cette question soit au cœur d'un débat qui dure depuis plus de 40 ans pour les interactions ayant suscité le plus d'attention, telles celles entre plantes et insectes herbivores, les théories développées souffrent aujourd'hui d'un réel manque de solidité et sont souvent remises en cause. À cela s'ajoute qu'un grand nombre d'autres d'interactions déterminantes pour la structure et le fonctionnement des communautés végétales ont quant à elles été totalement oubliées, et que nous n'avons aucune idée claire de l'effet des variations du milieu abiotique sur ces

interactions. L'exemple le plus frappant étant l'ensemble des interactions se déroulant dans le compartiment sol. Dans le cadre de cette thèse, j'ai donc choisi d'aborder la question de l'effet du climat sur les interactions plantes - autres organismes à travers ces deux grands groupes (insectes herbivores aériens et μ -organismes du sol) ayant reçu une attention très contrastée. Cela permettant d'illustrer les différentes étapes nécessaires à la compréhension du rôle que peuvent jouer les différents types d'interactions dans la réponse des communautés végétales face aux variations des conditions abiotiques. Il faut également noter que d'autres types d'interactions comme par exemple celles avec les grands herbivores (Canham *et al.* 1994) nécessiteraient elles aussi une clarification quant à leur rôle dans la réponse des communautés végétale face aux changements climatiques. Cependant, à l'échelle d'une thèse, on ne pourra appréhender qu'un nombre restreint d'entre elles.

a) *Plantes, insectes herbivores et gradient abiotique : débat et perspectives*

L'effet des gradients écologiques sur l'intensité et la distribution des interactions entre plantes et herbivores est depuis longtemps un sujet central de l'écologie qui a entraîné le développement d'un cadre théorique important (MacArthur 1972). Au cours des dernières décennies, de nombreuses études ont testé ces variations le long de différents gradients environnementaux (Coley & Aide 1991, Bolser & Hay 1996, Pennings *et al.* 2001, Sotka & Hay 2002, Post 2005) et ont conclu que l'intensité de ces interactions est lourdement affectée par ces gradients. Et ce, en montrant que la variation de différents facteurs abiotiques et biotiques tels que la température, les précipitations, les nutriments du sol ou la productivité peuvent affecter ces interactions (Dobzhansky 1950; Coley & Aide 1991; Coley & Barone 1996). Ainsi, de nombreuses études ont reconnu la température comme le facteur abiotique majeur affectant les populations d'insectes herbivores et par conséquent les interactions qu'ils entretiennent avec les végétaux (Bale *et al.* 2002). À travers l'ensemble de ces travaux s'est construite une théorie aujourd'hui largement acceptée qui propose que les interactions entre plantes-herbivores et les défenses des plantes varient avec la latitude. Cette « latitudinal herbivory theory » suggère que l'herbivorie serait plus intense et les défenses des plantes mieux développées au niveau des basses latitudes. Et que, à l'inverse, les températures de plus en plus froides à mesure que l'on s'approche des pôles limiteraient les populations d'herbivores et donc la pression d'herbivorie (par exemple : Dobzhansky 1950; MacArthur 1969; MacArthur 1972 ; Coley & Barone 1996; Grime 2001; Pennings & Sillman 2005). Néanmoins, bien que cette théorie ait été validée dans une pluralité de systèmes terrestres (Coley & Aide 1991) et aquatiques (Bolser & Hay 1996), de nombreux résultats

contradictoires persistent (principalement sur les insectes herbivores) et entachent sa fiabilité, laquelle étant encore par conséquent fortement sujette à débat (Targett *et al.* 1992, Swihart *et al.* 1994, Adams, 2009 b, Moles 2011). Compte tenu de sa fragilité, cette théorie ne permet pas d'avoir le recul nécessaire sur les relations entre les variations du climat et les interactions plante - insecte herbivore pour permettre leur prise en compte dans nos prédictions.

Plusieurs lacunes sont à la source de cette instabilité, mais la principale semble provenir de l'utilisation du gradient latitudinal lui-même. En effet, la plupart des études utilisent des gradients latitudinaux caractérisés par la variation de la température sans prendre en compte les autres variables abiotiques qui les composent. Or, ce gradient intègre une multitude d'autres variables abiotiques corrélées ou non avec la température suivant sa localisation géographique qui peuvent elles aussi intervenir sur ces interactions. Par exemple, un gradient entre le désert du Sahara et la Scandinavie montrera en effet une diminution de la température comparable à celle que l'on pourrait trouver entre l'Asie du Sud-Est et l'Est de la Sibérie, mais l'inversion du régime de précipitation entre ces deux gradients ne permettra en aucun cas de les comparer sans s'exposer à une vision fautive de l'effet de la température. Dans ces conditions, avec une description du gradient limité à la température, deux études apparemment similaires pourraient potentiellement présenter des résultats contradictoires. À travers cet exemple apparaît le fait qu'il est aujourd'hui indispensable de décrire plus finement les variables abiotiques intégrées dans ces gradients géographiques pour estimer leur importance relative sur les variations de ces interactions. Ainsi, bien que l'utilisation du gradient de latitude représente un outil puissant pour tester l'effet du climat sur les interactions plante - insecte herbivore, le développement de théories doit se faire autour des variables qui le composent et non sur son intégralité, et ce pour une vision plus claire des processus responsables de ces variations.

b) Les interactions entre plantes, organismes du sol et gradient abiotique : un compartiment sous-estimé.

De par leur localisation, les organismes vivants dans le sol sont souvent passés inaperçus et leur place dans les cadres théoriques de l'écologie est souvent sous-estimée. Bien que leur potentiel d'interactions avec les végétaux ait été mis en évidence très tôt avec les travaux de Frank sur la mycorhization en 1885, ils ont longtemps reçu une attention limitée. Mais, depuis quelques années, nous avons assisté à un impressionnant regain d'intérêt pour ces organismes (voir par exemple les travaux de David Wardle). Parmi eux, un groupe a retenu une attention

particulière, celui des μ -organismes (incluant les champignons, bactéries et nématodes) qui semble être fortement lié aux végétaux. De fait, nombre de travaux ont montré que les interactions entre μ -organismes du sol et végétaux sont déterminantes dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes terrestres (Packer & Clay 2000, Klironomos 2002, Reinhart *et al.* 2003, Bardgett & Wardle 2010, Heil 2011). Ils interviennent par exemple sur la distribution et la diversité des espèces végétales en forêt tropicale à travers des effets de densité dépendance permettant la coexistence des espèces - hypothèse de Janzen-Connell (l'accumulation de pathogènes spécifiques à mesure que la quantité d'hôtes augmente limite l'espèce dominante et favorise ses subordonnées, voir Packer & Clay 2000). Ils sont déterminants pour l'accès à la ressource limitante des végétaux comme par exemple le phosphore (Smith & Gianinazzi 1990). Ils limitent l'effet de substance nocive pour les végétaux par bioaccumulation ou dégradation (Wilkinson 1995). Il a également été montré que ces interactions jouent un rôle important dans des processus dynamiques comme le phénomène d'invasion. En effet, à travers la « Enemy release hypothesis » il a été montré que l'implantation d'espèces invasives végétales était facilitée par l'absence des parasites et pathogènes spécialistes dans les sols colonisés et que l'absence de mutualistes dans ces mêmes sols pouvait limiter l'invasion (Reinhart & Callaway 2004). Dans le contexte actuel de changement climatique, il est clair que ces interactions entre organismes du sol et végétaux pourraient jouer un rôle déterminant dans la réponse des communautés végétales face aux variations du climat. De plus, il a été montré que ces communautés de μ -organismes peuvent être fortement dépendantes des conditions climatiques. Ainsi il a été montré que la diversité spécifique des communautés fongiques du sol était affectée négativement par les températures froides et que certains pathogènes sont directement limités par ce même facteur (Marcais *et al.* 2004 ; Vacher *et al.* 2008). Cependant, bien que ce type de résultat illustre le rôle potentiel que pourraient jouer ces interactions dans l'impact des variations climatiques sur les communautés végétales, les réalisations de prédictions de changement de distribution et d'abondance d'espèces ne prennent pas en compte de tels effets de la communauté du sol (voir cependant l'étude de Van Grunsven *et al.* 2007 qui montre un avantage à l'implantation d'espèces du sud de l'Europe dans les sols du nord de l'Europe à cause d'un effet d'*enemy release*). Le problème à l'origine de ces lacunes est simple : les études sur la relation entre variation du climat et interactions plante- μ -organisme du sol sont extrêmement rares (seules existent quelques rares études récentes comme Johnson *et al.* 2011 et Van Der Putten 2009) et donc insuffisantes pour développer le cadre théorique nécessaire à l'intégration de ce type

d'interactions dans les prédictions d'effet du climat sur les communautés végétales (exemple hypothétique en figure 11).

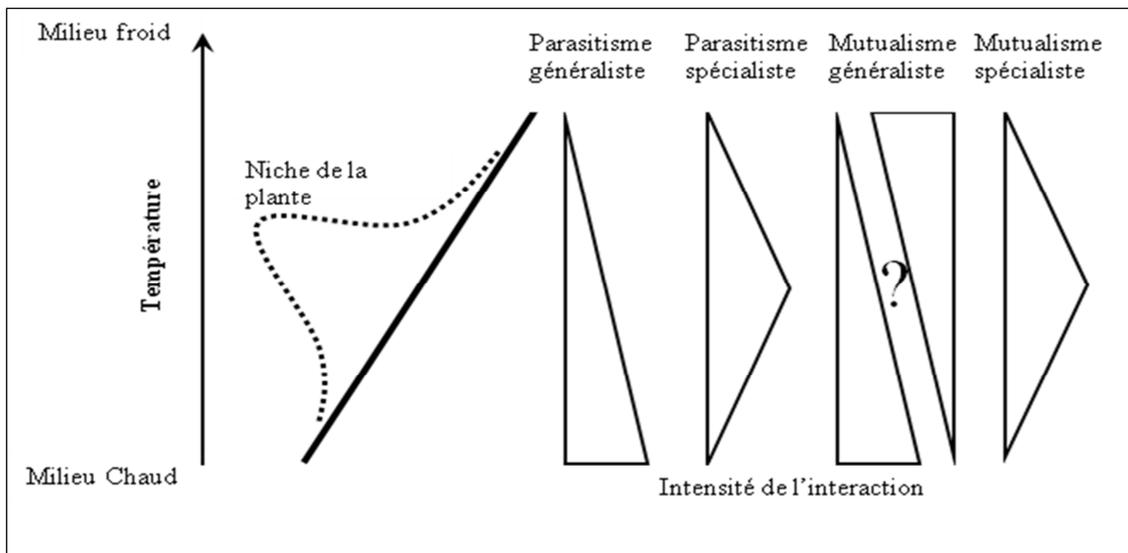


Figure 11 : hypothétiques patrons de variations de l'intensité des interactions plantes- μ -organismes du sol le long d'un gradient climatique

Au vu de cette constatation, il apparaît difficile d'espérer intégrer rapidement les interactions entre les μ -organismes du sol et les végétaux dans nos prédictions de l'effet des changements climatiques. Aussi, pour ce groupe d'interactions oubliées mais néanmoins déterminantes, est-il aujourd'hui important de multiplier rapidement les études pour estimer l'importance du climat sur les différents types d'interactions et pour permettre ainsi le développement d'un cadre théorique capable de constituer la base indispensable à l'intégration de ce type d'interactions dans nos estimations de l'effet du climat sur les communautés végétales.

6) Changement climatique et démographie forestière : le cas particulier de la régénération

Comprendre les effets des variations du climat sur la structure et la dynamique des forêts constitue une question clef de l'écologie moderne. Durant les dernières décennies, de nombreuses études se sont penchées sur ce problème et ont montré que les changements climatiques affectent la distribution, l'abondance et la structure des populations d'arbres. Cependant, ces études, généralement limitées à une approche corrélative entre climat et distribution des espèces d'arbres (Morin & Lechowicz 2008), ne nous renseignent pas sur les

processus démographiques responsables de ce changement. Par exemple, elles ne permettent pas de prédire si une population sera modifiée par une mortalité accrue des vieux arbres, une limitation de la croissance, de la production de graine ou encore par un blocage de la régénération. L'étude de la distribution, de l'abondance et de la structure des populations d'arbres nécessite pourtant de prendre en compte cette dimension démographique pour comprendre ces phénomènes et éviter toutes sortes de conclusions hâtives (Sexton *et al.* 2009 ; Pulliam 2000). Nos connaissances dans ce domaine restent cependant extrêmement limitées. Dans une revue de la littérature récente, Sexton *et al.* (2009) montrent que très peu d'études ont montré une variation claire de la démographie entre le centre et la périphérie de l'aire de distribution d'une espèce. Les travaux de Purves (2009) sur les forêts nord-américaines confirment nettement ce manque de relation forte entre la démographie et les limites de distribution des espèces d'arbres.

La connaissance de la démographie des populations végétales est pourtant un sujet qui intéresse les écologistes depuis de nombreuses années (synthétisé pour la première fois par Harper en 1977). Pour les espèces à long cycle de vie, comme les arbres, le cycle est généralement divisé selon les « Tree life table » (Harcombe 1987) en quatre stades de développements principaux (graines –*seed*, semis –*seedling*, perches –*sapling*, adulte –*adult*) (figure 12).

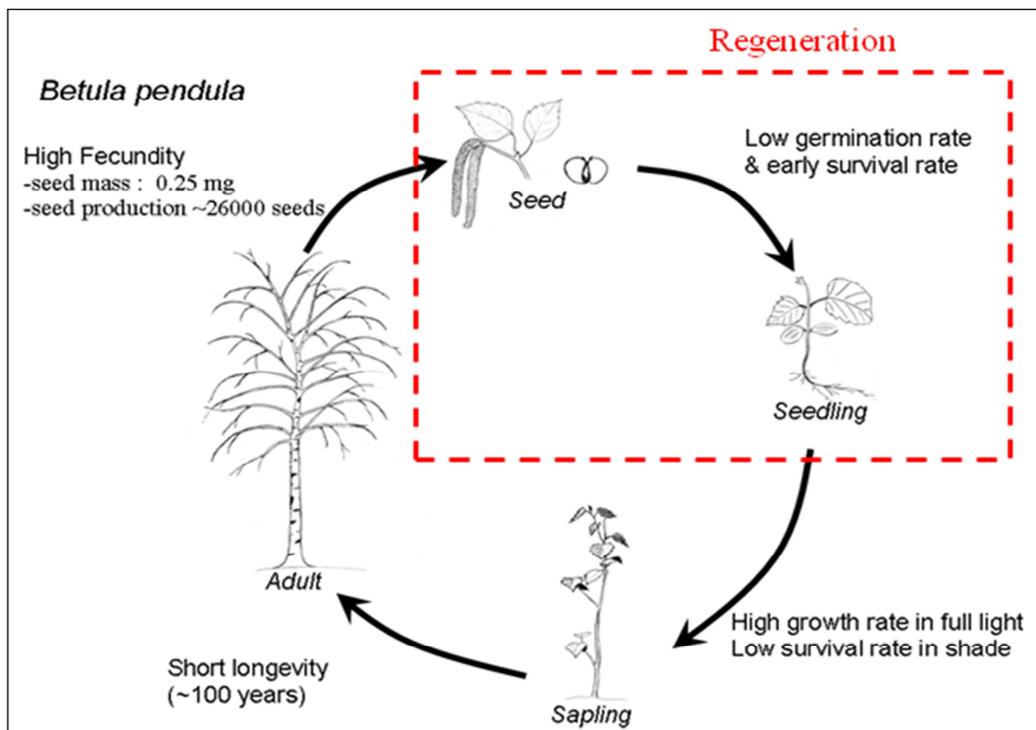


Figure 12 : Cycle démographique de *Betula pendula*. Le cadre rouge représentant la phase de régénération

Trois processus démographiques sont analysés le long du cycle de vie d'un arbre : le recrutement (installation d'un nouvel individu), la croissance et la survie. Mais, compte tenu de la durée de vie des arbres généralement très supérieure à l'échelle de vie d'un homme, obtenir des données sur chaque étape du cycle démographique et comprendre comment le climat les affecte se révèlent être des exercices très compliqués.

De plus, outre le fait que les travaux prenant en compte le cycle démographique dans sa totalité sont rares voire quasi inexistantes, il apparaît très nettement que certaines étapes ont reçu beaucoup plus d'attention que d'autres. Ainsi, la relation entre croissance et climat a été largement explorée (voir par exemple Littell *et al.* 2008 et Way & Oren 2010) au détriment du recrutement de nouveaux individus qui a reçu une attention beaucoup moins marquée. Cela étant probablement dû au fait que le carottage d'arbres adultes permet d'obtenir facilement des données et qu'en revanche le recrutement est un processus extrêmement variable et très difficile à quantifier (Clark *et al.* 1999). Or, la phase de régénération qui conduit au recrutement d'un nouvel individu est déterminante pour la dynamique de succession des

espèces forestières et pour la composition de la communauté (Grubb 1977 ; Clark *et al.* 1999 ; Ibanez *et al.* 2007). La phase de régénération initialement définie par Peter Grubb dans son article sur la niche de régénération de 1977 va de la production des graines au développement de jeunes arbres (cadre rouge sur la figure 12). Au cours de cette phase, les essences

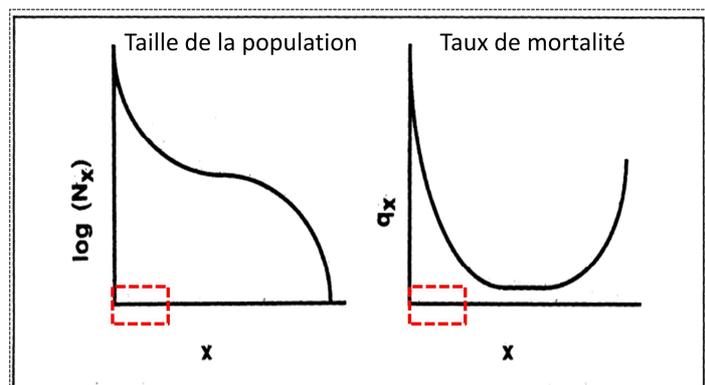


Figure 13 : Patron théorique de la taille et du taux de mortalité d'une population d'arbre en fonction du cycle de vie. « x » représentant la classe d'âge et le cadre rouge localisant la phase de régénération. (Extrait et modifiée à partir de Harcombe 1987)

forestières sont particulièrement sensibles à de multiples variables biotiques et abiotiques (stress climatique, compétition, pathogènes...). De manière générale, pour les espèces arborées, le stade « juvénile », qui correspond à la classe la plus importante en termes d'effectifs, constitue une étape qui subit une forte sélection des individus à travers des phénomènes de mortalité importants (figure 13). Sous forme de plantules, les jeunes arbres ne possèdent que très peu de réserves et un accès limité aux ressources, ce qui ne leur permet pas de tamponner eux-mêmes les variations du climat et en fait des individus souvent fragiles (Kitajima & Fenner 2000). La phase de régénération qui comprend les individus sous les

formes les plus sensibles de l'ensemble du cycle démographique est donc extrêmement dépendante des conditions environnementales (Harcombe 1987 ; Kitajima & Fenner 2000). Ainsi, il semble logique de penser que l'impact des variations climatiques à ce stade peut avoir des conséquences décisives sur la dynamique des communautés. Actuellement, la grande majorité des recherches sur les relations entre régénération et climat ont utilisé des indicateurs indirects basés sur des données de présence/absence, de taille ou d'âge (van Mantgem *et al.* 2006 ; Battlori *et al.* 2009 ; Woodall *et al.* 2009), ceci limite grandement la compréhension des mécanismes impliqués dans la réponse de la phase régénération. Les rares études qui ont analysé directement la réponse de la fécondité ou de la germination, la croissance et la survie des semis au climat montrent que le recrutement semble être limité par les températures basses et le stress hydrique (Ibanez *et al.* 2007, 2008 ; Gomez-Aparacio *et al.* 2008 ; Perez-Ramos *et al.* 2010 ; Matias *et al.* 2011). Outre sa sensibilité aux contraintes abiotiques, il est également reconnu depuis longtemps que la phase de régénération est très sensible aux interactions biotiques. Un exemple classique étant l'impact de la compétition des arbres adultes (principalement pour la lumière) qui détermine les espèces pouvant se régénérer ou non et donc la dynamique de succession (Pacala *et al.* 1996). De plus, il a été montré que la phase de régénération est très sensible à la végétation basse, herbacées (Coll *et al.* 2004) et buissons (Kunstler *et al.* 2006), ainsi qu'aux μ -organismes du sol à travers les effets négatifs des pathogènes et positifs des mycorhizes (Mangan *et al.* 2010 ; Teste *et al.* 2009 ; Booth *et al.* 2010) et à l'herbivorie des mammifères (Canham *et al.* 1994) et des insectes (Eichorn *et al.* 2010). Cette phase à la fois sensible aux contraintes biotiques et aux contraintes abiotiques apparaît donc comme un atout majeur pour analyser les variations des interactions biotiques le long de gradients climatiques. La sensibilité de cette phase du cycle démographique des arbres aux contraintes climatiques est de plus mal connue.

7) Problématique générale de la thèse

À travers cette introduction, j'ai voulu montrer qu'étudier l'effet des variations du climat sur les forêts représente une question ambitieuse, laquelle implique de faire des choix et compromis pour pouvoir l'aborder. En effet, le nombre de points importants qui nécessitent aujourd'hui une clarification n'est pas comparable à ceux qui peuvent être traités à l'échelle d'une thèse. Par conséquent, j'ai sélectionné parmi eux, ceux qui, à mes yeux, souffrent le plus de lacunes. J'ai donc choisi de traiter en priorité la question de la place des interactions

biotiques dans la réponse des forêts face aux changements climatiques. En effet, une des lacunes principales des modèles visant à anticiper l'influence du climat sur les communautés végétales est le manque de prise en compte de l'effet des interactions biotiques, majoritairement dû à un manque de connaissances dans ce domaine. Afin d'aborder cette question, j'ai choisi d'utiliser la phase de régénération comme base de toutes mes analyses. Comme je l'ai déjà indiqué, cette phase constitue en effet une étape idéale du cycle démographique pour aborder ce problème, car elle présente simultanément une grande sensibilité aux contraintes climatiques et aux interactions biotiques. Partant de cette constatation, j'ai (à travers différentes approches) tenté d'enrichir nos connaissances en analysant la réponse de la régénération des forêts face à l'effet cumulé du climat et des interactions biotiques. Ces deux éléments apparaissent pour moi indissociables en vertu de leur interdépendance (Figure 14).

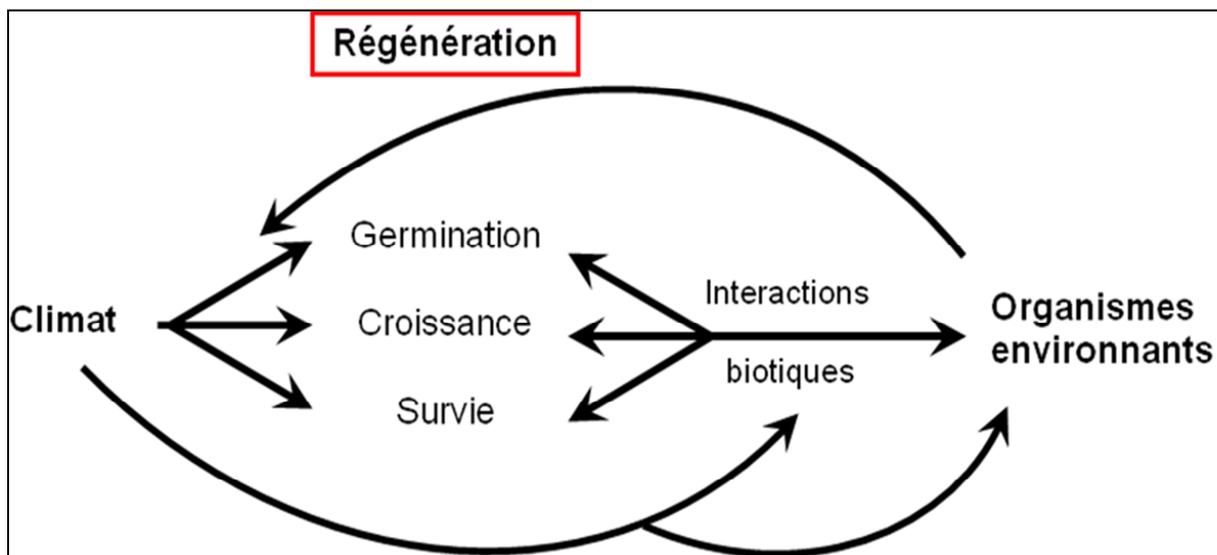


Figure 14 : Schéma théorique des relations d'interdépendance entre climat et interactions biotiques durant la phase de régénération

Pour traiter cette question, j'ai donc découpé mon approche en trois grands groupes d'interactions ayant reçu des degrés d'attention différents. Cela m'a permis également d'illustrer hiérarchiquement la succession des différentes étapes nécessaires pour appréhender ce problème qui, à mon sens, débute avec la mise en évidence du phénomène pour aller jusqu'à sa description de manière mécaniste. Ainsi, j'ai choisi dans un premier temps de traiter **la variation des interactions directes et indirectes entre plantes le long du gradient climatique** qui ont bénéficié d'une forte attention, et pour lesquelles un cadre théorique important a été développé (même s'il présente encore des lacunes). J'ai ensuite analysé **la**

variation des interactions avec les insectes herbivores le long du gradient climatique qui ont reçu elles aussi une forte attention mais pour lesquelles le cadre théorique présente plus d'instabilité. Enfin, pour finir j'ai exploré **la variation des interactions avec les μ -organismes du sol le long du gradient climatique** qui ont quant à elles été totalement oubliées dans l'étude de l'impact du changement climatique sur les communautés végétales.

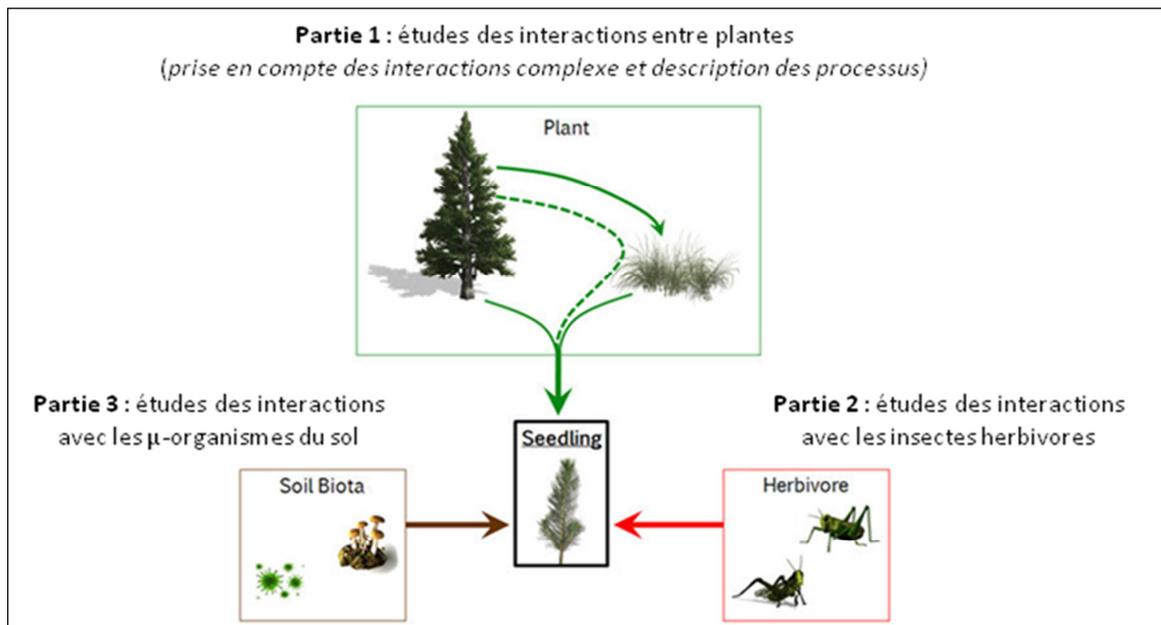


Figure 15 : Plan général de la thèse

La figure 15 présente les 3 parties de la thèse de manière schématique.

Pour analyser les relations entre régénération, interactions biotiques et climat, ma principale approche a été l'utilisation de gradients environnementaux. L'expérimentation et le suivi de populations naturelles le long de gradients d'altitudes (ou de latitudes) nous offrent en effet la possibilité d'obtenir des données sur les réponses des interactions biotiques à des échelles climatiques conséquentes. Dans cette perspective, j'ai donc utilisé principalement l'expérimentation le long de gradients d'altitudes pour étudier les interactions entre plantes, le suivi de population le long de gradients d'altitudes et de latitudes pour les interactions avec les herbivores et enfin l'expérimentation en milieu contrôlé pour les interactions avec les μ -organismes du sol.

Le travail réalisé au cours de cette thèse vous est donc présenté en trois parties correspondant aux trois types d'interactions biotiques étudiées. Cependant, ces trois parties n'ont pas pris une place égale dans le travail réalisé au cours de cette thèse. Les moyens dont nous disposons ne nous ont pas permis de faire une étude aussi approfondie sur les

interactions plantes - autres organismes que sur les interactions plante-plante. Aussi, la partie du travail portant sur les interactions plante-plante est-elle plus aboutie (prise en compte des interactions indirectes et description des processus) et celles traitant des interactions plantes - autres organismes auront-elles une vocation plus exploratoire (comparaison de l'effet des gradients d'altitudes et de latitudes pour les interactions avec les herbivores et mise en évidence de l'effet potentiel du climat sur les interactions avec les μ -organismes du sol). Chacune de ces trois parties sera présentée et structurée selon le même schéma : 1) Tout d'abord, je ferai une introduction présentant le contexte, les questions qui en découlent et les méthodes mises en œuvre pour y répondre. 2) Cette introduction sera suivie d'un article en anglais qui constituera le cœur du chapitre. 3) Enfin, je terminerai chaque partie par une présentation en français des conclusions générales de l'article, associée à quelques résultats complémentaires. Au final, je présenterai les conclusions générales et les perspectives de ma thèse.

CHAPITRE I

INTERACTIONS ENTRE PLANTES

Introduction :

Comme je l'ai présenté en introduction, l'interdépendance des interactions biotiques entre plantes et climat impose de prendre en compte simultanément ces deux facteurs pour explorer les effets du changement climatique sur les communautés végétales. Nous avons vu que la forêt en renouvellement possède une structure idéale pour aborder cette question. En effet, cette phase est à la fois fortement influencée par les conditions climatiques et sensible aux interactions biotiques. Au niveau abiotique, la température et la quantité d'eau disponible dans le sol sont par exemple les deux paramètres déclencheurs des phénomènes de lever de dormance des graines (Ibanez *et al.* 2007). Le nombre de jours de gel, la demande évaporative de l'air, la température du sol, la durée de la saison de végétation, les niveaux de radiation interviennent quant à eux sur la survie et la croissance des jeunes pousses (Korner & Paulsen 2004; Ibanez *et al.* 2008). Au niveau biotique, la canopée et la végétation au sol affectent la régénération, notamment en modifiant les paramètres abiotiques globaux et en déterminant de nouvelles conditions microclimatiques locales.

Rôle du couvert arboré sur la phase de régénération

Par sa structure, le couvert arboré intercepte une large proportion de la lumière incidente et constitue ainsi un filtre déterminant pour le processus de régénération (Kobe *et al.* 1995, Pacala *et al.* 1996, Lepage *et al.* 2000, Beckage & Clark 2003). Il intervient également sur la disponibilité des ressources en eau pour les plantules en interceptant une partie des précipitations et en consommant une partie des ressources en eau du sol (Aussenac 2000; Latif & Blackburn 2010; Renaud *et al.* 2011). Cependant, l'effet du couvert arboré n'est pas seulement négatif. Sa structure physique peut également avoir des effets positifs en tamponnant les



températures extrêmes de l'air et du sol, diminuant ainsi le risque de gel ou de sécheresse (Aussenac 2000; Latif & Blackburn 2010; Renaud *et al.* 2011). Il joue également un rôle important de protection face au vent et face au fort niveau de radiation UV-B (Bader *et al.* 2007).

Rôle de la végétation au sol sur la phase de régénération



La végétation au sol est elle aussi déterminante pour la régénération. Elle participe à une part importante de l'interception de la lumière (principalement pour les premiers stades de vie des plantules) et intervient sur la ressource en eau à l'échelle du micro-habitat de manière importante à travers sa forte consommation (Coll *et al.* 2004 ; Pages & Michalet 2003). Néanmoins, comme pour la strate arborée, les effets de la végétation au sol ne sont pas systématiquement négatifs. Par exemple, elle peut elle avoir un effet de protection face au fort niveau de radiation UV-B ou abaisser localement la demande évaporative de l'air dans les milieux chauds.

Régénération, canopée, végétation au sol et climat : un système complexe

Comme je l'ai présenté en introduction générale, le processus de régénération est affecté par des effets directs de la canopée et de la végétation au sol mais aussi par des effets indirects. Par exemple, le phénomène de facilitation indirecte qui se produit lorsque des arbres adultes favorisent la régénération via une limitation de l'effet compétitif de la strate herbacée par l'ombre qu'ils produisent peut être déterminant (Pages & Michalet 2003, 2006; Kunstler *et al.* 2006). Ce processus devrait particulièrement intervenir dans la régénération des espèces d'arbres tolérantes à l'ombre (Pages *et al.* 2003). On peut alors représenter le fonctionnement de ce système selon le schéma suivant : les conditions abiotiques globales (température, précipitation) influencent les conditions biotiques (canopée et végétation au sol) qui influencent elles-mêmes les conditions abiotiques à l'échelle du micro-habitat (T° , RH, eau du sol, disponibilité en nutriments) et des interactions indirectes peuvent intervenir via l'effet de la canopée sur la végétation au sol (via une ou plusieurs variables abiotiques) (figure 16).

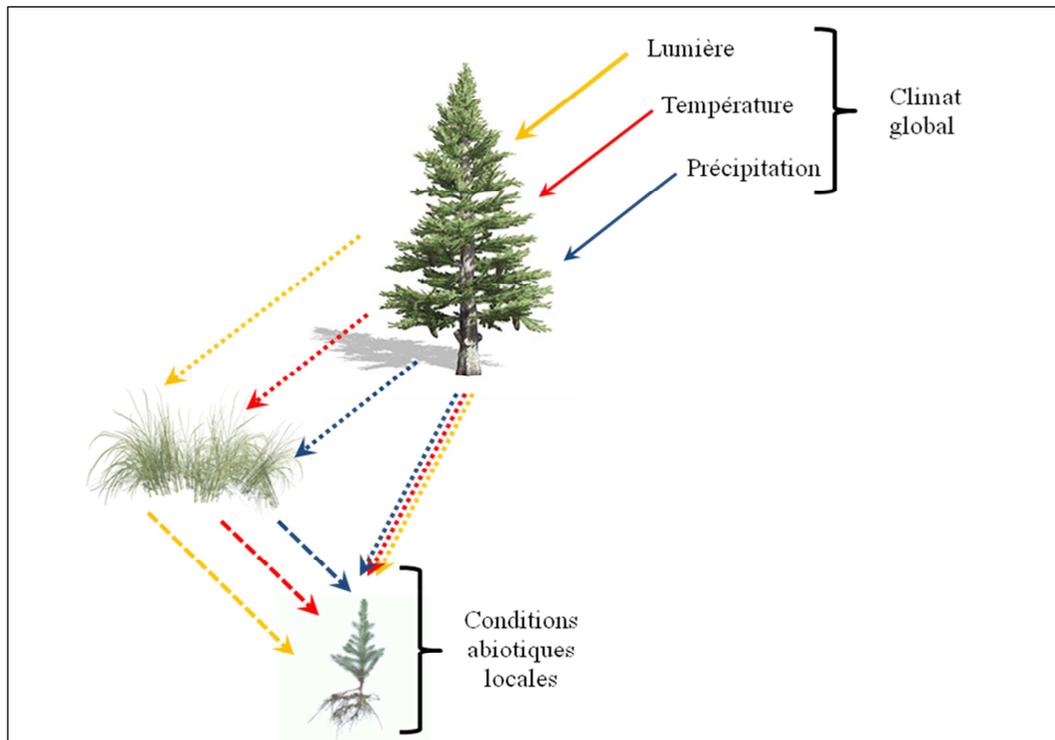


Figure 16 : Schéma théorique des effets de la canopée et de la végétation au sol sur les conditions climatiques globales.

Il apparaît indispensable d’avoir une approche prenant en compte les différents niveaux de ce système pour espérer comprendre comment les interactions entre plantes durant la phase de régénération sont influencées par les variations du climat. Comme je l’ai montré dans l’introduction générale, cette question a déjà été partiellement explorée dans le cadre du développement de la « Stress gradient hypothesis » qui propose que l’intensité de la compétition entre plantes diminue quand le stress abiotique augmente, ceci pouvant même conduire à un *shift* vers la facilitation (Grime 2001, Brooker *et al.* 2008). La revue de la littérature de l’introduction générale a cependant permis d’identifier des lacunes importantes dans cette théorie : (i) les interactions complexes telles les interactions indirectes n’ont pas été prises en compte et (ii) les processus sous-jacents à ces interactions sont très rarement décrits.

Afin de combler le manque de connaissances dans ce domaine, mon projet de thèse a eu pour but principal d’explorer de manière simultanée les paramètres abiotiques (principalement climatiques) et les différents types d’interactions intervenant sur la régénération (en se plaçant à l’échelle du micro-habitat afin de prendre en compte les interactions plantules/végétation au sol ainsi qu’à une échelle plus large afin d’analyser

les interactions plantes-arbres à travers la structure de la canopée). J'ai alors mis en place une large expérimentation basée sur l'utilisation de la variation spatio-temporelle du climat pour explorer l'effet des variations du climat sur les interactions entre strate arborée, végétation au sol, et régénération.

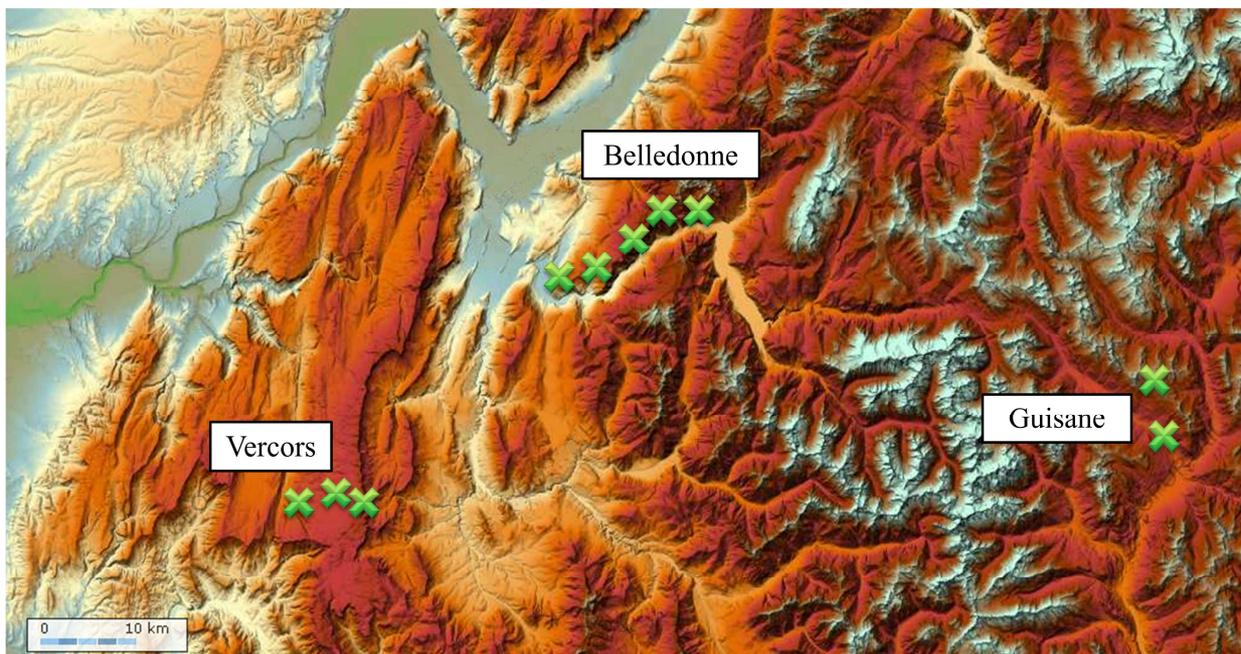
Approche méthodologique :



Photographie 1: Plantules de chênes du dispositif expérimental

La première étape du travail (et sans nul doute la plus conséquente) a été la mise en place d'un dispositif expérimental portant sur l'effet des contraintes climatiques, des interactions avec les arbres adultes et de la végétation au sol sur la germination, la survie et la croissance des plantules d'arbres. La variabilité des conditions climatiques du milieu montagnard nous offre un cadre expérimental puissant nous permettant de réaliser des expérimentations à grande échelle. Nous avons opté pour la mise en place d'un dispositif expérimental exploitant la variabilité spatio-temporelle naturelle du climat, en particulier les gradients altitudinaux. Les expérimentations ont été conduites le long de trois gradients d'altitudes, placés sur trois sites représentatifs des conditions climatiques contrastées des Alpes : Alpes externes avec le Vercors, Alpes intermédiaires avec le massif de Belledonne et Alpes internes avec la vallée de la Guisane. En nous plaçant à la

fois le long d'un gradient de continentalité (qui influence le régime de précipitation : humide pour les Alpes externes et sec pour les Alpes internes) et d'altitude (qui influence la température), nous avons pu explorer une large gamme de conditions climatiques et limiter les corrélations entre facteurs (en particulier la corrélation entre précipitation et température). Cinq dispositifs expérimentaux ont été installés : un dispositif dans le massif de Belledonne aux altitudes de 500, 980, 1330, 1740 et 2045 mètres installé à l'automne 2007, un dispositif dans le Vercors à 1100, 1400 et 2000 mètres installé à l'automne 2008 et un dispositif dans la vallée de la Guisane à 1500 et 2050 mètres installé à l'automne 2009 (carte 1).



Carte 1: Localisation des trois gradients d'altitudes : massif du Vercors, massif de Belledonne et vallée de la Guisane. Les croix vertes représentent les 10 sites expérimentaux

Sur chaque site expérimental (combinant un massif montagneux et une altitude), six blocs expérimentaux ont été disposés le long d'un gradient de lumière pour étudier les interactions avec la canopée (2 blocs sous une trouée, 2 blocs au niveau d'un couvert peu dense et 2 blocs sous couvert dense). Ce gradient de lumière a été déterminé au moyen de photographies hémisphériques analysées avec le logiciel GLA (Gap Light Analyzer). Chaque bloc est constitué de 2 placeaux protégés par des cages (cf. photo a) et décomposés en 140 unités de germination de 10 cm de côté. L'une des espèces d'arbres

étudiées a été semée dans chaque unité de germination (cf. photo b : une seule espèce est semée par ligne et la disposition des espèces a été tirée aléatoirement pour chaque plateau). Dans cette étude, nous avons choisi de travailler sur les espèces d'arbres dominantes de différents étages de végétation (de l'étage inférieur vers l'étage supérieur : *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Picea abies*, *Larix deciduas*, *Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata* et *Pinus cembro*), ces espèces étant semées sur tous les sites expérimentaux. Le nombre de graines semées par carré était variable suivant leurs tailles : 10 pour les plus petites comme l'épicéa ou 1 pour les plus grosses comme le chêne afin d'assurer un taux de germination suffisant étant donné le rapport entre taille de la graine et germination (en 2007, un essai préliminaire avait été effectué avec une seule graine par unité, ce qui avait abouti à un nombre de plantules trop limité). Sur chaque bloc expérimental, la végétation au sol de l'une des 2 cages a été supprimée afin d'étudier les interactions locales avec les herbacées. Nous avons également installé une station micro-météorologique sur l'un des blocs de pleine lumière de chaque site afin de suivre la température (de l'air et du sol), et l'humidité du sol et de l'air global du site. Ces stations ont été accompagnées de capteurs Ibutton enregistrant la température de l'air, du sol et l'humidité de l'air au niveau de chaque cage, permettant ainsi d'analyser les micro-variations locales (par exemple, les différences dues à la présence ou non d'herbacées).



Photographie 2: Bloc de pleine lumière du dispositif expérimental (à gauche). Découpage des unités de germination (à droite)

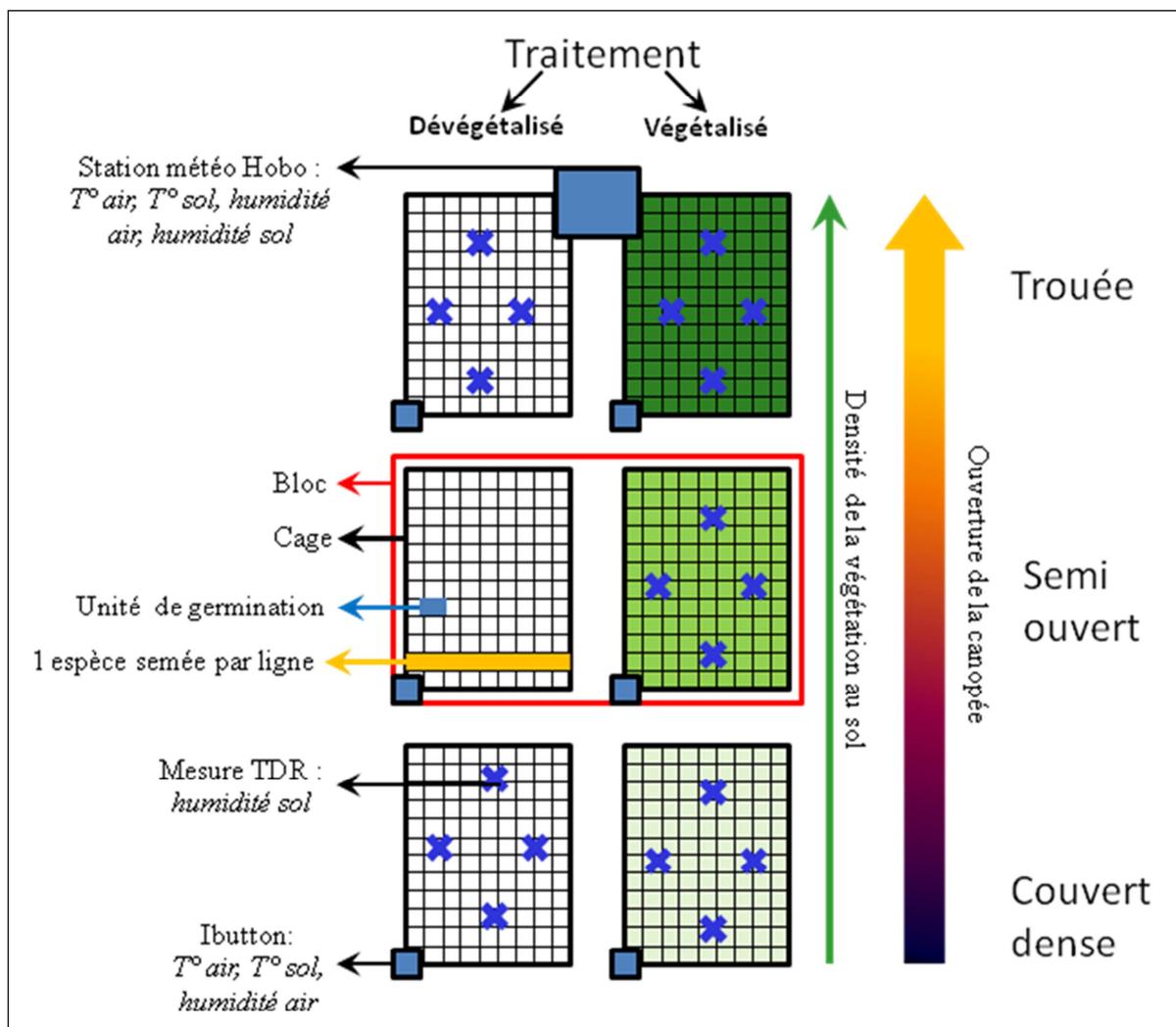


Figure 17: Schéma du dispositif expérimental mis en place au niveau de chaque site

Les figures 17 et 18 résument la structure de cette expérimentation complexe qui comprend un gradient de lumière, la compétition de la végétation au sol à l'échelle du site et un gradient de température et de précipitation entre les différents sites (variation d'altitude et gradient de continentalité). Une fois le dispositif en place, un suivi de la germination, de la survie et de la croissance des plantules a été réalisé 3 fois par saison de végétation sur chaque site. Ces relevés ont été accompagnés de 4 mesures d'humidité du sol par sonde TDR sur chaque cage pour compléter les données

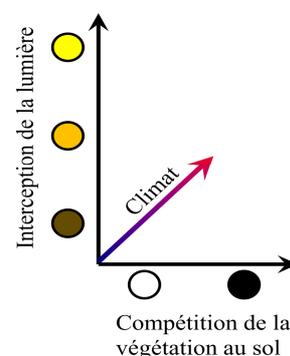


Figure 18 : Structure globale du dispositif expérimental

issues des stations météo. Les mesures d'humidité du sol par TDR ont eu lieu environ deux fois par mois pour tenter de quantifier au mieux leurs variations temporelles (exercice qui se révèle particulièrement compliqué). La quantité de lumière a été mesurée chaque année à deux niveaux au moment du pic de végétation : une première mesure au moyen de photos hémisphériques permettait d'obtenir la quantité de lumière interceptée par la canopée (4 photos hémisphériques par cage à 50 cm du sol pour estimer l'incertitude sur cette variable) et une seconde mesure au moyen de capteurs *quantum sensor* permettait d'obtenir la lumière interceptée par la végétation au sol (8 mesures par cage : 4 au-dessus de la végétation et 4 au-dessous). Un pourcentage de recouvrement de la végétation au sol (estimé au moyen de photos prises au pic de végétation) ainsi que quatre mesures de hauteur de végétation ont été réalisés sur chaque site. À la fin de chaque saison de végétation, les unités où aucune graine n'avait germé ont été ressemées



Photographie 3 : Exemple de photographie hémisphérique

chaque année (la date de semi étant fonction de la date de production des graines). Ceci devait nous permettre d'analyser également l'effet de la variabilité inter-annuelle des conditions climatiques.

Malgré quelques pertes dues aux aléas climatiques et aux attaques répétées de rongeurs, nous avons pu collecter un jeu de données important permettant d'explorer les relations entre la régénération, la strate arborée, la végétation au sol et les variations du climat.

Notons que deux espèces ayant présenté des taux de germination trop faibles ont été exclues des analyses (*Pinus sylvestris* et *Pinus cembro*). Cette approche nous a donc permis d'avoir des données suffisantes pour analyser deux éléments généralement oubliés dans ce type d'études : la prise en compte des interactions complexes et l'analyse des processus intervenant dans ces interactions (ex : compétition pour l'eau). Les principaux résultats issus de cette expérimentation sont présentés sous forme d'un article intitulé : « *Do indirect plant interactions follow the stress-gradient hypothesis? An experimental test on the regeneration success of six tree species in the French Alps* » (informations supplémentaires en annexe 1).

Do indirect plant interactions follow the stress-gradient hypothesis? An experimental test on the regeneration success of six tree species in the French Alps

Emmanuel Defossez^{1*}, Olivier Lasbouygues¹, Benoît Courbaud¹, Katja Schifffers² and Georges Kunstler¹

¹Cemagref, U.R. Ecosystèmes Montagnards, 2 rue de la Papeterie, 38402, ST-MARTIN-D'HERES, France;

²Laboratoire d'Écologie Alpine, Université Joseph Fourier, UMR-CNRS 5553, BP 53, 38041 Grenoble Cedex 9, France

Author for correspondence: Emmanuel Defossez.

Tel: +33 4 76 76 27 80

E-mail: Emmanuel.defossez@cemagref.fr

Summary

- Inter-specific interactions are key in structuring plant communities. However, while many studies have shown how direct interactions change along environmental gradients, indirect interactions have received far less attention. This focus might lead to an incomplete understanding of how interactions are modulated by abiotic conditions.
- Here, we investigated both direct and indirect effects of adult tree canopy and ground vegetation on seedling growth and survival of six tree species along a temperature gradient using individual-based inference.
- Adult canopy as well as ground vegetation had strong competitive effects under warmer conditions, which decreased or shifted to facilitation towards lower temperature. Analyses of micro-environmental conditions revealed that negative effects at high temperature were likely due to water competition and facilitation at low

temperature an effect of protection against frost. For two species, indirect interactions considerably affected seedling survival, with positive effects at high temperature sites. In contrast, growth was not affected by plant interactions.

- Our results support expectations for direct interactions. For indirect interactions, however, we find that facilitation occurs more frequently where direct competitive effects are dominant. This indicates that indirect interactions could modulate the responses of plant communities to changing environmental conditions, by buffering direct interactions.

Key-words: Biotic Interactions, herb competition, seedling survival, tree canopy effect, interaction mechanisms, indirect competition, indirect facilitation.

Introduction

As most ecologists readily acknowledge, plant-plant interactions are important drivers of community composition and its dynamics (Keddy 1989, Brooker 2006). The direction (positive *versus* negative) and intensity of these interactions, however, show strong variation among environments (Callaway 2007). Investigating the factors influencing this variation is thus key to understand some of the most important mechanisms driving community assembly. During the last decade, a growing number of studies have explored the variation of plant interactions along abiotic gradients (see Brooker *et al.* 2008 for a review). These studies have shown that biotic interactions can be altered by external drivers such as climatic conditions or nutrient availability (see Brooker 2006 for a review) and led to the “stress-gradient hypothesis” (SGH), which postulates that positive effects predominate in stressful environments, while negative effects prevail under benign conditions (Bertness & Callaway 1994; Maestre & Cortina 2004; Michalet *et al.* 2006). Most tests of the SGH were focused on the analysis of direct plant-plant interactions such as competition and more recently facilitation (Fig. 1. solid lines). In contrast, more complex interactions that deal with the effect of one plant on another, mediated or transmitted by a third one (or more) (Fig. 1, dashed lines) have been strongly neglected (but see Levine 1999; Pagès *et al.* 2003; Pagès & Michalet 2003; Kunstler *et al.* 2006). Indeed, the majority of studies on indirect interactions along environmental gradient have been confined to indirect effect between plants mediated by herbivores (for instance shrubs’ protective effect of seedling establishment against browsers) along a herbivory intensity gradient (for instance Brooker *et al.* 2006; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2011). The question of how indirect interactions between plants vary along abiotic gradients, largely differs from these multitrophic studies, because the abiotic gradient is not directly correlated to the interaction process (browsing intensity). Our understanding of how

indirect plant interactions are mediated by abiotic conditions is thus strongly limited, and studies on this topic are extremely scarce (but see Cuesta *et al.* 2010; Saccone *et al.* 2010; Seifan *et al.* 2010). A key prediction of Levine (1999) is that indirect facilitation (a plant facilitating another species through the suppression of a competitor, see Fig. 1) would mainly occur when the direct interactions between the three species are based on different resources or through different mechanisms. It is thus crucial to include a detailed analysis of how local resources and micro-environmental conditions are affected by plant interactions and how they vary along the abiotic gradient (Maestre *et al.* 2009).

Woody plant regeneration is a classical example of a process subject to both direct and indirect interactions. Ground vegetation directly affects tree seedling survival, but adult trees may interact with tree seedlings and ground vegetation, as well. This tripartite interaction network between canopy, ground vegetation and seedlings can result in indirect interactions. For instance, studies have shown indirect facilitation effects, where adult trees had a positive indirect effect on seedlings due to the suppression of the competitive ground vegetation (Pagès & Michalet 2003, 2006; Kunstler *et al.* 2006, Fig. 1). Other studies have reported indirect negative effects such as non-additive competition, where adult trees enhanced the competitive effect of ground vegetation (Pagès *et al.* 2003). However, we know little about how the intensity of indirect interactions varies with abiotic conditions, and the rare studies available are limited to the effects of inter-annual variability of climate (see Seifan *et al.* 2010; Cuesta *et al.* 2010) or abiotic perturbation gradient (Saccone *et al.* 2010). In order to fill this gap and to improve our mechanistic understanding of plant-plant interactions, in this study, we explored variation in both direct and indirect interactions along a large-scale temperature gradient, a key abiotic variable in face of ongoing climate change. We carried out a three-year field experiment in the French Alps to estimate the effect of canopy and ground vegetation on tree regeneration. More precisely, using six tree species with various ecological

strategies, we tested, if direct effects of ground vegetation and canopy and indirect effects of canopy on seedling growth and survival varied with temperature. Based on detailed measurements on micro-environmental conditions, we discuss (i) potential underlying mechanisms underpinning these interactions – such as effects on local resource availability, and (ii) potential correlation of the temperature gradient with resource – such as a correlation between temperature and water availability.

Materials and Methods

In this study, we explored tree species regeneration over three consecutive years under the influence of the spatio-temporal variation in climate across 10 sites in the French Alps. We focused on a temperature gradient, because the forecasted increase in temperature is likely to strongly affect mountain forests (Theurillat & Guisan 2001). On this abiotic background, we set up plots with differing biotic conditions by making use of the natural variability of canopy cover measured by light interception and manipulating forest ground vegetation (removal vs control). In addition, we estimated the effects of these biotic treatments on local key resources and micro-environmental conditions. We monitored growth and survival of six dominant tree species with differing altitudinal optima, spanning the forest elevation range (Kunstler *et al.* 2011): *Quercus petraea* (low elevation optima), *Fagus sylvatica* (low elevation optima), *Abies alba* (intermediate elevation optima), *Picea abies* (high elevation optima), *Larix decidua* (high elevation optima), *Pinus sylvestris* (intermediate elevation optima), and *Pinus uncinata* (high elevation optima). We used individual-based model inference (Clark & Gelfand 2006) to estimate effects of direct and indirect interactions on tree seedling growth and survival.

Fields sites

The 10 experimental sites (orientation varying between West and South-West) are located in the Vercors massif at 1100, 1600 and 1900 meters, in Belledonne massif at 500, 980, 1350, 1730 and 2050 meters and in the Cerces massif at 1400 and 2100 meters (Fig. 2). At each site, we established 6 experimental blocks at 3 levels of light (2 blocks in large gaps, 2 in small gaps and 2 under forest cover) to test the effect of canopy (see Table 1 for details). Note that temperature and precipitation are inversely correlated between the 10 sites (site with low temperature are generally dryer than site with high temperature).

One block included two experimental plots (1.2m by 1m), one with ground vegetation removed (and any vegetation appearing spontaneously during the experiment) (*NV*) and one with growing vegetation left intact (*V*). We delimited 120 units (10cm by 10cm) of germination in each experimental plot, where we planted seeds of one of the six species. We randomly selected species location among germination units. We sowed one seed per unit for species with large seeds (*Quercus petraea*), five for middle sized seeds (*Abies alba*, *Fagus sylvatica*) and 10 for small sized seeds (*Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus uncinata*). In total, we sowed ~120 000 seeds in 12 000 germination units over three years (see Table S1 in Supporting Information). To avoid a confounding effect of seedling life stage (Schiffers & Tielbörger 2006), we focused on seedling survival only over the first growing season. After germination, we randomly selected one seedling per unit for monitoring and hand weeded the others. Total height and survival of germinated seedlings were monitored at the beginning, middle and end of the growing season. Height growth was computed as height increment per time unit (cm/days) between the first monitoring after germination and the next measurement. Each year of experimentation (during 2008 to 2010 depending of the site), new seeds were sown in October in units with no seedlings left (no germination or mortality during summer).

Monitoring of abiotic and biotic variables

At each site, we recorded global temperature with a meteorological station located in a large canopy gap (one measurement per 30 min with HOBO Micro Station Data Logger, Onset 4-Channel Weather Station). Based on this data, we computed the Degree-Day Sum (*DDS*) for each site *s* and each year *y* ($DDS_{s,y} = \sum(T_{\max} - T_{\min})/2 > 5.56^{\circ}\text{C}$, Prentice *et al.* 1992; Guisan *et al.* 2007) to characterize the temperature gradient – a variable integrating growing season length and temperature. Adult tree canopy cover was quantified as the percentage of above-canopy light intercepted for each experimental plot over a growing season from hemispherical pictures taken with a 4-mm fish-eye lens during the vegetation peak in 2010 at 50-cm height. Pictures were processed with the Gap light Analyzer software (Frazer *et al.* 1999). Ground vegetation cover was visually estimated each year during the vegetation peak in plots with vegetation. We also monitored light intensity above and below ground-vegetation using a LICOR LI-250A with a sensor PAR LI-190. The differences between above- and below-vegetation measurements were used to estimate the light intercepted by ground-vegetation. In each experimental plot, we monitored local temperature and air relative humidity (*RH*_{air}) in two-hour intervals at 5-10cm height above ground with and without ground-vegetation using data logger iButtons (Maxim Integrated Products Inc., Sunnyvale, California). These data were used to compute the daily minimum temperature and vapour pressure deficit ($VPD = VP_{\text{sat}} - VP_{\text{air}}$, see equation details in Appendix S1 in Supporting Information; Jones 1992) to characterize the effect of canopy and ground-vegetation on micro-environmental conditions. Volumetric soil moisture (in the top 0-15 cm soil horizon) was measured between five and ten times per growing season in each plot using 2-rods TDR probes (TRIME-EZ IMKO). In addition, we monitored soil water content continuously at each site with a meteorological station HOBO for both treatments (*NV* and *V*). Using these soil water content data, we estimated soil mean water content during the growing season (*WS*) for each plot (based on a

regression between continuous and discrete soil water data). During the three years of experimentation, some iButtons suffered from extreme climatic conditions resulting in missing data (< 5% of missing data). These missing data were gap-filled by linear interpolation using data from the most correlated working iButtons (minimum $R^2 > 0.9$)

Statistical analysis

Plant interaction intensity is usually estimated using indices contrasting individual performance without neighbours to individual performance with neighbours such as the 'relative competition intensity' or the 'log response ratio' (see Weigelt & Jolliffe (2003) for a review). Here, we propose an alternative approach using an individual-based model, where direct and indirect interactions are estimated directly as the model parameters. This allows to (i) analyse a continuous gradient of canopy competition, (ii) include the abiotic gradient effect on plant interactions directly into the model, and (iii) link our results more closely to simulation models. For a mechanistic interpretation of our results, we analysed also the effect of vegetation on local abiotic conditions.

Growth and survival models

Seedling height growth (G) was modelled as a function of abiotic conditions (represented by the Degree-day sum, DDS), canopy cover ($Shade$: measured by the percentage of intercepted light) and ground vegetation presence or absence (Veg : respectively 1 and 0) with a normal error distribution as:

$$G_{ipbsy} = \alpha_b + \beta_1 DDS_{sy} + (\beta_2 + \beta_3 DDS_{sy}) Veg_p + (\beta_4 + \beta_5 DDS_{sy}) Shade_p + (\beta_6 + \beta_7 DDS_{sy}) Shade_p \times Veg_p$$

Eqn. 1

where G_{ipbsy} is the height growth of the individual on germination unit i of plot p , in block b , in site s and year y ; α_b is the intercept for block b and β_1 to β_7 are parameters to be estimated. We modelled

the intercept α_b as a random normal effect to account for variation between blocks (such as soil, topography, or pathogens).

Similarly, the probability of seedling survival (Psurv) was modelled with a Bernoulli distribution as:

$$\text{logit}(\text{Psurv}_{i\text{pbsy}}) = \alpha_b + \beta_1 \text{DDS}_{sy} + (\beta_2 + \beta_3 \text{DDS}_{sy}) \text{Veg}_p + (\beta_4 + \beta_5 \text{DDS}_{sy}) \text{Shade}_p + (\beta_6 + \beta_7 \text{DDS}_{sy}) \text{Shade}_p \times \text{Veg}_p \quad \text{Eqn. 2}$$

where $\text{Psurv}_{i\text{pbsy}}$ is the probability of survival of the individual on germination unit i of plot p , in block b , in site s and year y ; and all the other parameters have the same meaning as in Eqn. 1.

Parameter estimates in both the growth and survival models are directly linked to the competitive or facilitative effects of ground-vegetation, canopy and their indirect interaction. The interaction coefficient $(\beta_2 + \beta_3 \text{DDS}_{sy})$ represents the estimated change of growth or survival in presence of ground-vegetation *versus* in absence Veg_p . A negative value of $(\beta_2 + \beta_3 \text{DDS}_{sy})$ indicates a competitive effect, whereas a positive value indicates facilitation. β_3 represents a potential variation of the direction and intensity of the effect of ground-vegetation along the abiotic gradient. For example, a negative value of β_3 indicates that with increasing DDS there is a shift in the balance between competition and facilitation toward more competition. The interaction coefficient $(\beta_4 + \beta_5 \text{DDS}_{sy})$ represents the coefficient of the regression between intercepted light and growth or survival. A negative value of $(\beta_4 + \beta_5 \text{DDS}_{sy})$ indicates competition, whereas a positive value indicates a facilitation effect of canopy. As for the ground-vegetation effect, β_5 represents a potential variation of the direction and intensity of the canopy effect with DDS .

Finally, the interaction coefficient $(\beta_6 + \beta_7 \text{DDS}_{sy})$ represents the interactions between intercepted light and ground-vegetation, and indicates how canopy alters the effect of ground

vegetation on tree seedling growth or survival. This is the indirect effect of canopy according to Strauss' definition (1991). A positive value of $(\beta_6 + \beta_7 DDS_{sy})$ indicates positive indirect effects of canopy, whereas a negative value indicates negative indirect effects. Indirect effects could be due to several mechanisms and our model does not permit to disentangle them. For instance, indirect effects could occur through a direct effect of canopy on ground-vegetation abundance. This may result in indirect facilitation, if canopy limits the competitive effect of ground-vegetation, or in indirect competition, if canopy limits direct facilitative effect of ground-vegetation. Alternatively, indirect effects may result from non-additive effects where the direct effect of canopy is affected by the presence of ground vegetation. For example, the negative effect of canopy shading may be magnified by the water stress induced by ground-vegetation. To describe the type of indirect effects of canopy on seedling growth or survival more precisely, we thus investigated the direct effect of canopy on ground-vegetation and the effects of canopy and ground-vegetation on local abiotic conditions (see below).

All models were fitted separately for each species in a hierarchical Bayesian framework using the software JAGS (Plummer 2003). We used non-informative priors. We applied a Markov Chain Monte Carlo algorithm (MCMC) with 200,000 steps, a 50,000 step burn-in period and a thinning of 50. We checked for convergence of two chains using the potential scale reduction factor R_{hat} (convergence threshold $R_{hat} < 1.1$ as recommended by Gelman *et al.* (2004)). The goodness of fit of our models was evaluated by comparison of the fitted models (Eqn. 1 or Eqn. 2) against null models (constant growth or survival) using the deviance information criterion, with lower values indicating better models (DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002).

Statistical analysis of vegetation effects on local abiotic conditions

We focused on three abiotic variables that may underpin direct and indirect interactions: (i) the minimum temperature over the growing season (T_{min}) – a surrogate of stress induced by cold, (ii) the mean daily vapour pressure deficit during the growing season (VPD) – a surrogate of atmospheric water stress – and (iii) mean soil water content during the growing season (SWC) – a surrogate of soil water stress.

First we analyzed potential correlation between our DDS gradient and these three variables (average over the V plots of each site per year), by computing their spearman correlation test. Secondly, we evaluated the effect of canopy cover on T_{min} , VPD , and SWC in the NV plots (ground-vegetation effect excluded) with separate regression models for each variable. To facilitate comparison between sites with different climatic conditions, we used site centred plot values (*i.e.* the deviation of the plot values from the site mean as plot NV - mean plot NV) rather than the absolute values. To test canopy effect and its variation with DDS , we selected the most parsimonious model (based on DIC) among three competitive models: a null model (NULL), a model with canopy effects (SHADE), and a model with canopy effects varying with DDS (SHADE_DDS). In addition, we analysed the canopy effect on ground vegetation cover using the same method (except that we used the absolute value of ground-vegetation cover).

Thirdly, the effect of ground-vegetation on each abiotic variable was computed within each block as the difference between the values of the V and NV plot (respectively $\Delta T_{min_{V-NV}}$, ΔVPD_{V-NV} , and ΔSWC_{V-NV}). Ground-vegetation cover was strongly driven by light availability. To analyse simultaneously the direct effect of ground vegetation and the indirect effect of canopy mediated by ground-vegetation on each abiotic variable, we thus fitted a regression between vegetation effect on T_{min} , VPD , or SWC and shade. We selected the most

parsimonious model (based on DIC) among three competitive models to test these interactions: a null model (NULL), a model with light effects (LIGHT), and a model with light effects varying with *DDS* (LIGHT _DDS).

Results

First year seedling height growth was not affected by ground vegetation or canopy

According to the comparison of the growth model against the null model, five of the six species did not show any response in seedling growth to plant interactions (according to the DIC, the best model was the Null model; see Table S2 of Appendix S2 in Supporting Information). Only for *Pinus uncinata* the interaction model was slightly better than the null model, but the absolute difference in DIC between the models was less than five, indicating that the interaction model was not strongly supported. In addition, for all species, the 95% confidence intervals of the interaction coefficient did not differ from zero (Fig. S2 of Appendix S2), supporting little effect of ground-vegetation and canopy on seedling height growth.

Direct effects of canopy and ground vegetation on seedling survival varied with temperature

The main pattern of our results was that competition of both canopy and ground vegetation were dominant at high temperature and decreased or shifted to facilitation with decreasing temperature for these species. Indeed, the coefficients representing canopy and ground-vegetation direct effects decreased with increasing *DDS* from positive or null values to negative values, indicating a shift from facilitative or neutral effects to competition (Fig. 3). *Picea abies* was the only species that did not show any response in seedling survival to canopy and vegetation effects (according to the DIC, the best model was the Null model; see Appendix S3 in Supporting Information) and was thus omitted from the following analyses.

For all other species, canopy and vegetation effects were positive or absent in sites of low temperature and negative in sites of higher temperature, with the competition effect being stronger than the facilitation effect. Indeed, the 95% confidence intervals differed generally from zero only for a competition effect at high temperature and rarely for a facilitation effect at low temperature. Facilitation of canopy on seedlings occurred at low temperature sites only for *A. alba*. For ground vegetation, slightly facilitative effects at low temperature were limited to low elevation species (*Q. petraea* and *F. sylvatica*). Note that the competitive effect of canopy was more important for high elevation species than for low elevation species (95% confidence intervals include zero for low elevation species *Q. petraea* and *F. sylvatica*).

Indirect effect of canopy on seedling survival varied with temperature

The results on the variation of indirect effects of canopy mediated by ground-vegetation along the DDS gradient were variable between species with two groups of species with opposite patterns (Fig. 3). For low elevation species (corresponding to deciduous species with large seeds: *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea*), indirect facilitation was mainly limited to sites with high temperature, whereas indirect negative effects occurred in sites with low temperature. For high elevation species (corresponding to coniferous species with small seeds: *Pinus uncinata*, *Larix decidua* and *Abies alba*), the dependence on DDS was absent or inverse. In that case, indirect facilitation was mainly limited to sites with low temperature and indirect negative effects to sites with high temperature. Note that credible intervals differed strongly from zero for indirect effects on low elevation species, especially for indirect facilitation at high temperature, indicating that indirect facilitation was the dominant effect. For high elevation species, credible interval differed slightly from zero only for *P. uncinata* for both positive and negative indirect effects (Fig. 3).

Vegetation effects on local abiotic conditions

The temperature gradient measured by DDS was a complex gradient, because DDS was significantly correlated to SWC (negative correlation), VPD and Tmin (positive correlation) over the study period for the 10 sites (Fig. S2 in Appendix 4).

Canopy cover had both positive and negative effects on the micro-environmental conditions experienced by seedlings. Canopy cover reduced low temperature stress (by increasing day min temperature) and air water stress (by decreasing *VPD*) (Fig. 4). At the same time, canopy cover increased soil water stress (by decreasing soil water content) and inevitably reduced light availability. Canopy cover also strongly reduced ground-vegetation cover (Fig. 5), indicating that canopy may trigger indirect interactions mediated by ground-vegetation effects. Model comparison showed that these effects did not vary with *DDS* (see Appendix S5 in Supporting Information).

Ground-vegetation had both positive and negative effects on the micro-environmental conditions experienced by seedlings, as well. These effects were modulated by adult tree canopy cover (Fig. 6). Ground-vegetation increased soil water stress (by decreasing soil water content), increased the stress induced by cold (by decreasing day min temperature) and decreased light availability. However, ground-vegetation reduced air water stress (by decreasing *VPD*). These positive and negative effects of ground-vegetation were limited by canopy and reached zero for closed canopies. Model comparison showed that these effects did not vary with *DDS* (see Appendix S6 in Supporting Information).

Discussion

Our results on survival for five of the six study species support the hypothesis that direct competitive effects of both canopy and ground vegetation are dominant at high temperature

sites and decrease or shift to facilitation with decreasing temperature. For indirect effects on seedling survival, a more complex picture emerged, highlighting two groups of species with contrasting responses. For a group of low elevation species, indirect interactions showed an inverse pattern to direct interactions, with indirect facilitation being mainly limited to sites with high temperature and negative indirect effect to sites with low temperature. For a group of high elevation species, however, indirect effects were absent or responded similarly to direct interactions along the temperature gradient. We also found that variation in plant interactions along the DDS gradient was related to both, change in DDS, but also to other abiotic variables, such as water stress, which were negatively correlated with DDS. In the next paragraphs we discuss these findings in more detail.

Direct effects on seedling survival

Our results on seedling survival showed in agreement with SGH predictions that direct biotic interactions can be altered by environmental conditions. A major advance of our study is that besides testing interactions of several plant groups, we simultaneously analysed 6 species with differing ecological strategies regarding their shade-tolerance and altitudinal distribution. As recently highlighted (Michalet 2007; Maestre *et al.* 2009), taking into account species ecological attributes is important for refining the predictions of the SGH. Our results illustrate this by detecting how the relative intensity of competition and facilitation varied between species. For instance, the effect of canopy on seedlings of the shade-intolerant species (*P. uncinata* and *L. decidua*) was negative at all sites and only decreased with DDS, while for the relatively more shade-tolerant species (*A. alba* and *F. sylvatica*) competition coefficients shifted towards zero at low temperature sites. For the effect of ground-vegetation, variation of species response was more correlated to species' altitudinal distributions, with the effect of

ground-vegetation being purely negative for high elevation species (*P. uncinata*, *L. decidua*, and *A. alba*), while for low elevation species (*Q. petraea* and *F. sylvatica*) the competitive effect shifted to facilitation at low temperature site. These species-specific responses show that the level of stress a species experiences has to be considered in relation to its ecological optimum (Gross *et al.* 2010). A high elevation species, for example, might be adapted to low temperatures and does not suffer from them as much as a low elevation species. As a result, the protection by ground-vegetation is less important for these species.

To better understand the functional mechanisms involved in biotic interactions along our temperature gradient, we need information on (i) how canopy and ground-vegetation affect the micro-environmental variables and (ii) how the site average micro-environmental variables vary along the gradient. Indeed, the net effect on seedling survival depended on the balance of these positive and negative effects, modulated by the local abiotic conditions. In our study, we found that the temperature gradient (with a variation of DDS strongly correlated to T_{min}) was negatively correlated with a water stress gradient (both soil and air water stress). As resource and non-resource gradient are likely to affect plant interaction differently (Maestre *et al.* 2009), this finding is crucial for the interpretation of our results. Based on these insights, we propose that the strong competitive effect of both canopy and ground vegetation at high temperature could be explained by their negative effect on soil water and light under these conditions, as previously shown (Grubb 1977; Tielbörger & Kadmon 2000; Saccone *et al.* 2009). In contrast, the moderate facilitative to neutral effect of canopy at low temperature could be explained by a strong dependence of protection against frost and high UV-B radiation or extreme leaf temperature (as shown by Smith *et al.* 2003; Bader *et al.* 2007 and Callaway, 2007). The positive effect of ground-vegetation at low temperatures was probably related to a protection against radiation (Smith *et al.* 2003; Bader *et al.* 2007). The effect of adult canopy on micro-environmental variables is relatively well known and in

accordance with previous studies (Aussenac 2000; Latif & Blackburn 2010; Renaud *et al.* 2011). The increased frost stress by ground-vegetation that we show was more surprising, but has been previously reported by Ball and co-authors (2002), who studied the dependence of tree seedling growth on grass cover. The contradictory effects of canopy and ground-vegetation on minimal temperature may be a result of the differences in the height of the vegetation, where thermal radiation loss occurs between the adult tree canopy (5 to 20 meters) and the ground-vegetation (10 to 50 cm) (Ball *et al.* 2002). In our field experiment, we did not monitor all the factors influencing seedling survival, and other effects may explain competitive or facilitative effects, such as wind (Callaway 1998) or nutrient availability (Wilson 1998, Callaway 1998).

Indirect effects on seedling survival

Our study presents one of the first approaches to systematically explore the variation of indirect effects in plant communities along a large-scale abiotic gradient. We found that indirect facilitation was more common for a group of low elevation and relatively shade-tolerant species (*Q. petraea* and *F. sylvatica*) in high temperature sites, whereas for a group of shade-intolerant or high elevation species indirect interaction were weak. Previous studies (Pages *et al.* 2003) already proposed that indirect facilitation was more common for shade-tolerant species. The pattern of variation of indirect interactions that we report is in agreement with predictions of Brooker *et al.* (2008), who propose that indirect facilitation should occur more frequently where direct competitive effects are dominant. It agrees also with the only two studies that previously analysed how indirect plant interaction vary with abiotic conditions (along a water availability gradient) and found that indirect facilitation was more frequent in conditions of high direct competition. However, for one of these studies these

were high water availability conditions (Seifan *et al.* 2010) and for the other one low water availability conditions (Cuesta *et al.* 2010). Assessing the effect of the abiotic gradient on indirect interaction among plant is thus not trivial, but depends not on a single gradient but also on all other environmental or resource parameters that may co-vary with the studied gradient. In contrast, studies on biotic or abiotic perturbation gradients suggest that responses of indirect interactions are more predictable: Saccone and co-authors (2010) report an increase of indirect facilitation for seedling survival along a flooding perturbation gradient, and, studies on indirect facilitation – through plant protection against browser – report a shift from competition to indirect facilitation with increasing herbivory perturbation up to a collapse of interactions at high browsing levels (Smit *et al.* 2007; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2012).

At high temperatures, the underlying mechanisms of indirect facilitative effects for low elevation species can be related to a negative effect of tree canopy cover on ground-vegetation abundance that reduces the direct competitive effect of ground-vegetation on seedlings. Inversely, at lower temperatures, the slightly negative indirect effect can be explained by a limitation of the direct facilitative effect of ground-vegetation, which could be termed “indirect competition”. Indirect interactions seem to be less important for high elevation species. *P. uncinata*, the only high-elevation species for which we detected indirect interaction, showed a slightly positive indirect effect for sites with low temperature shifting to a negative indirect effect for sites with high temperature. For this species, the positive indirect effect for low temperature sites is probably also related to a limitation of the direct competitive effect of ground-vegetation (the direct effect of ground-vegetation remained negative even at low temperature for this species). For high temperature sites, the negative indirect effect is more difficult to understand, but is probably related to the fact that negative effects of canopy and ground-vegetation are mutually reinforced (for instance, a

reinforcement of low light and water stress, see Valladares & Pearcy 2002 and Aranda *et al.* 2005). A non-additive competition effect of canopy (through light interception) and ground-vegetation (through water availability reduction) may be particularly strong for a highly shade intolerant species such as *P. uncinata* (Pages *et al.* 2003). Nevertheless, we do not have clear evidences for a satisfactory physiological explanation of this indirect negative effect.

No plant interaction effects on first year seedling height growth.

In contrast to the results on survival, we did not find an interaction effect on the height growth of first year seedlings. We hypothesise that the lack of response to canopy or ground-vegetation could be explained by a strong effect of seed size on seedling growth in the first months after emergence (Coomes & Grubb 2003). Indeed, early growth of newly emerged seedlings is largely predetermined by storage in the seeds. The different sensitivity of growth vs. survival to canopy and ground-vegetation is in agreement with a recent meta-analysis (Gomez-Aparacio 2009), highlighting that results of plant interaction analyses are largely dependent on the variable used to estimate plant performance. In addition, the relative sensitivity of growth or survival to neighbours varies with plant size (Schiffers & Tielbörger 2008, Kunstler *et al.* 2009): survival is more sensitive to neighbours than growth for small seedlings whereas growth is more sensitive than survival for large seedlings.

Conclusion

The direction and intensity of both direct and indirect interactions between plants change along abiotic gradients. Although the importance of indirect interactions is often considered low, our study indicates that indirect facilitation and non-additive competition may play a

central role in forest communities, shaping species' regeneration abilities by either buffering or enhancing the effects of direct interactions for two species. However, the lack of a species-wide pattern emphasises the need for a more process-based understanding, if we are to make predictions of population and community dynamics under changing environmental conditions. One way of achieving this aim is to account for the actual effect a species has on its environment - and thus the resources or abiotic variables that mediate its effect on other individuals - and in turn its response to the conditions shaped by its biotic environment. This approach is in line with Chase and Leibold's (2003) framework for defining a species' niche by quantifying its requirements and impacts in multivariate environmental space. By estimating the influence of canopy and ground-vegetation on some of the most important environmental parameters underpinning plant interactions, we consider our study as one step putting this idea into practice.

Acknowledgments

We thank P. Tardif and E. Mermin for their technical help. This research was funded by the project Alcotra 2007-2013 N8 032, the BACCARA FP7 project (N° 226299) and by the European Union (IEF Marie-Curie Fellowship 252811 to KS).

References

- Abd Latif Z, Blackburn GA. 2010.** The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of biometeorology* **54**:119-29.
- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos J. 2005.** Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* **210**: 117-129.
- Aussenac G. 2000.** Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* **57**: 287-301.
- Bader MY, van Geloof I, Rietkerk M. 2007.** High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* **191**: 33-45.
- Ball MC, Egerton JJ, Lutze JL, Gutschick VP, Cunningham RB. 2002.** Mechanisms of competition: thermal inhibition of tree seedling growth by grass. *Oecologia* **133**: 20-130.
- Bertness M, Callaway RM. 1994.** Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 191–193.
- Brooker RW. 2006.** Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* **171**: 271-84.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielborger K, Travis JM, Anthelme F et al. 2008.** Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* **96**: 18-34.
- Callaway RM. 1998.** Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos* **82**: 561-573.
- Callaway RM. 2007.** *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Chase JM, Leibold MA. 2003.** *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Clark JS, Gelfand AE. 2006.** A future for models and data in environmental science. *Trends in Ecology & Evolution* **21**: 375-380.
- Coomes DA, Grubb PJ. 2003.** Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 283-291.

- Cuesta B, Villar-Salvador P, Puértolas J, Rey Benayas JM, Michalet R. 2010.** Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology* **98**: 687-696.
- Frazer GW, Canham C, Lertzman KP. 1999.** *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs*. Users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB. 2004.** *Bayesian Data Analysis*, 2nd edn. Chapman & Hall, London.
- Gómez-Aparicio L. 2009.** The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* **97**: 1202-1214.
- Gross N, Liancourt P, Choler P, Suding KN, Lavorel S. 2010.** Strain and vegetation effects on limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**: 9–19.
- Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT. 2007.** What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* **77**: 615–630.
- Grubb PJ. 1977.** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**: 107-145.
- Jones HG. 1992.** *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*, 2nd edn. Cambridge University Press.
- Keddy PA. 1989.** *Competition*. Chapman and Hall, London, UK.
- Kunstler G, Curt T, Bouchaud M, Lepart J. 2006.** Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* **17**: 379–388.
- Kunstler G, Coomes DA, Canham CD. 2009.** Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of Ecology* **97**: 685 - 695.
- Kunstler G, Albert CH, Courbaud B, Lavergne S, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann NE, Coomes DA. 2011.** Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients in the French alps. *Journal of Ecology* **99**: 300-312.

- Le Bagousse-Pinguet Y, Gross EM, Straile D. 2012.** Release from competition and protection determine the outcome of plant interactions along a grazing gradient. *Oikos* **121**: 95–101.
- Levine J. 1999.** Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* **80**: 1762–1769.
- Maestre FT, Cortina J. 2004.** Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B Supplement* **271**: S331–S333.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009.** Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* **97**: 199–205.
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Callaway RM. 2006.** Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* **9**: 767–773.
- Michalet R. 2007.** Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist* **173**: 3–6.
- Pagès JP, Michalet R. 2003.** A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology* **91**: 932–940.
- Pagès JP, Pache G, Joud D, Magnan N, Michalet R. 2003.** Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology* **84**: 2741–2750.
- Plummer M. 2003.** *JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling*. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (eds K. Hornik, F. Leisch & A. Zeileis), Technische Universität Wien, Vienna, Austria. Available at: <http://www.ci.tuwien.ac.at/Conferences/DSC-2003> (last accessed 26 October 2010).
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM. 1992.** A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* **19**: 117–134.
- Renaud V, Innes JL, Dobbertin M, Rebetez M. 2011.** Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology* **105**: 119–127.
- Saccone P, Pages JP, Girel J, Brun J-J, Michalet R. 2010.** *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics. *New Phytologist*: **187**: 559–562.
- Schiffers K, Tielbörger K. 2006.** Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology* **94**: 336–341.

- Seifan M, Tielbörger K, Kadmon R. 2010.** Direct and indirect interactions among plants explain counterintuitive positive drought effects on an eastern Mediterranean shrub species. *Oikos* **119**: 1601-1609.
- Smit C, Vandenberghe C, den Ouden J, Müller-Schärer H. 2007.** Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* **152**: 265-73.
- Smith WK, Germino MJ, Hancock TE, Johnson DM. 2003.** Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree physiology* **23**: 1101-12.
- Spiegelhalter D, Best N, Carlin B, van der Linde A. 2002.** Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* **64**: 583–639.
- Strauss SY. 1991.** Indirect Effects in Community Ecology Their Definition Study and Importance. *Trends in Ecology and Evolution* **6**: 206–210.
- Theurillat J-P, Guisan A. 2001.** Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* **50**: 77-109.
- Tielbörger K, Kadmon R. 2000.** Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* **81**: 1544–1553.
- Valladares F, Pearcy RW. 2002.** Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* **25**: 749–759.
- A, Jolliffe P. 2003.** Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**: 707-720.
- Wilson SD. 1998.** *Competition between grasses and woody plants. Population Ecology of Grasses*, ed. G.P.Cheplick, pp.231–254. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Figures:

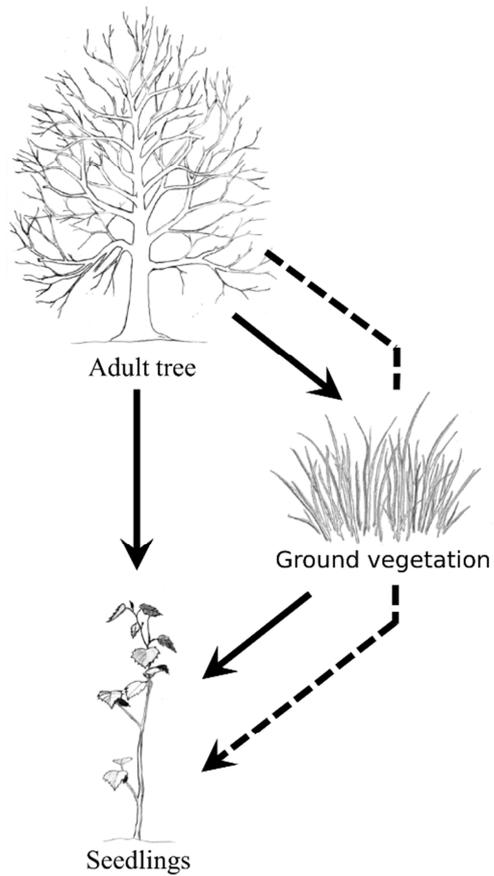


Fig.1 Seedling interaction network with adult tree and ground-vegetation as presented by Levine (1999). Direct effect: solid lines. Indirect effects: dashed lines

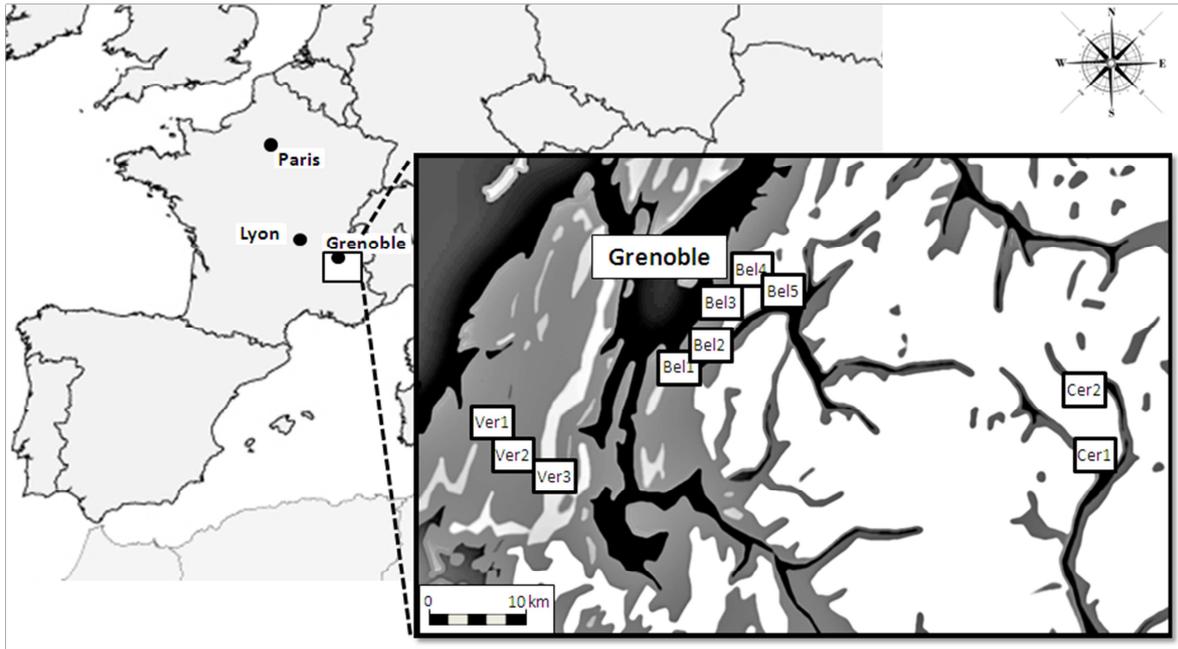


Fig.2 The region of the study in the French Alps (with the localisation of the main cities) and the location of the 10 experimental sites (white squares) (see Table 1 for experimental sites abbreviation).

| Site | Massif | Coordinates | Dominant species | Year of experiment | Elevation (m) | DDS (°C) | Tmin (°C) | VPD (kPa) | SWC (%) |
|------|------------|---------------------|-----------------------------------------------------------------|---------------------|---------------|----------|-----------|-----------|---------|
| Bel1 | Belledonne | 45.074°N 5.788°E | <i>Quercus petraea</i> | 2008, 2009, 2010 | 500 | 2395 | 7.59 | 0.728 | 10.47 |
| Bel2 | Belledonne | 45.070°N 5.798°E | <i>Fagus sylvatica</i> ; <i>Quercus petraea</i> | 2008, 2009, 2010 | 980 | 1508 | 4.99 | 0.450 | 15.3 |
| Cer1 | Cerces | 44.551°N 6.372 | <i>Pinus sylvestris</i> | 2010 | 1400 | 1350 | 3.24 | 0.675 | 5.86 |
| Ver2 | Vercors | 44.886°N 5.509°E | <i>Abies alba</i> ; <i>Picea abies</i> ; | 2009, 2010 | 1650 | 1170 | 2.38 | 0.472 | 15.17 |
| Bel3 | Belledonne | 45.111°N 5.856°E | <i>Abies alba</i> ; <i>Picea abies</i> ; <i>Fagus sylvatica</i> | 2008, 2009, 2010 | 1300 | 1149 | 3.5 | 0.457 | 19.46 |
| Bel4 | Belledonne | 45.104°N 5.891°E | <i>Picea abies</i> ; <i>Abies alba</i> | 2008, 2009, 2010 | 1730 | 855 | 2.01 | 0.409 | 21.84 |
| Ver3 | Vercors | 44.889°N 5.518°E | <i>Pinus uncinata</i> | 2009, 2010 | 1950 | 854 | 1.89 | 0.525 | 20.315 |
| Ver1 | Vercors | 44.898°N 5.461°E | <i>Abies alba</i> ; <i>Picea abies</i> ; <i>Fagus sylvatica</i> | 2009, 2010 | 1350 | 830 | 1.97 | 0.528 | 18.08 |
| Bel5 | Belledonne | 45.115°N 5.907°E | <i>Pinus uncinata</i> | 2008, 2009, 2010 | 2045 | 799 | 1.70 | 0.460 | 20.75 |
| Cer2 | Cerces | 44.565°N 6.369°E | <i>Pinus uncinata</i> ; <i>Larix decidua</i> | 2010 | 2100 | 648 | 0.67 | 0.378 | 17.31 |

Table.1 Geographic coordinates, average abiotic conditions (DDS: degree-day sum, VPD: vapour pressure deficit, SWC: soil water content during the growing season, Tmin: minimum air temperature over the growing season) and dominant tree species in the canopy of the 10 experimental sites.

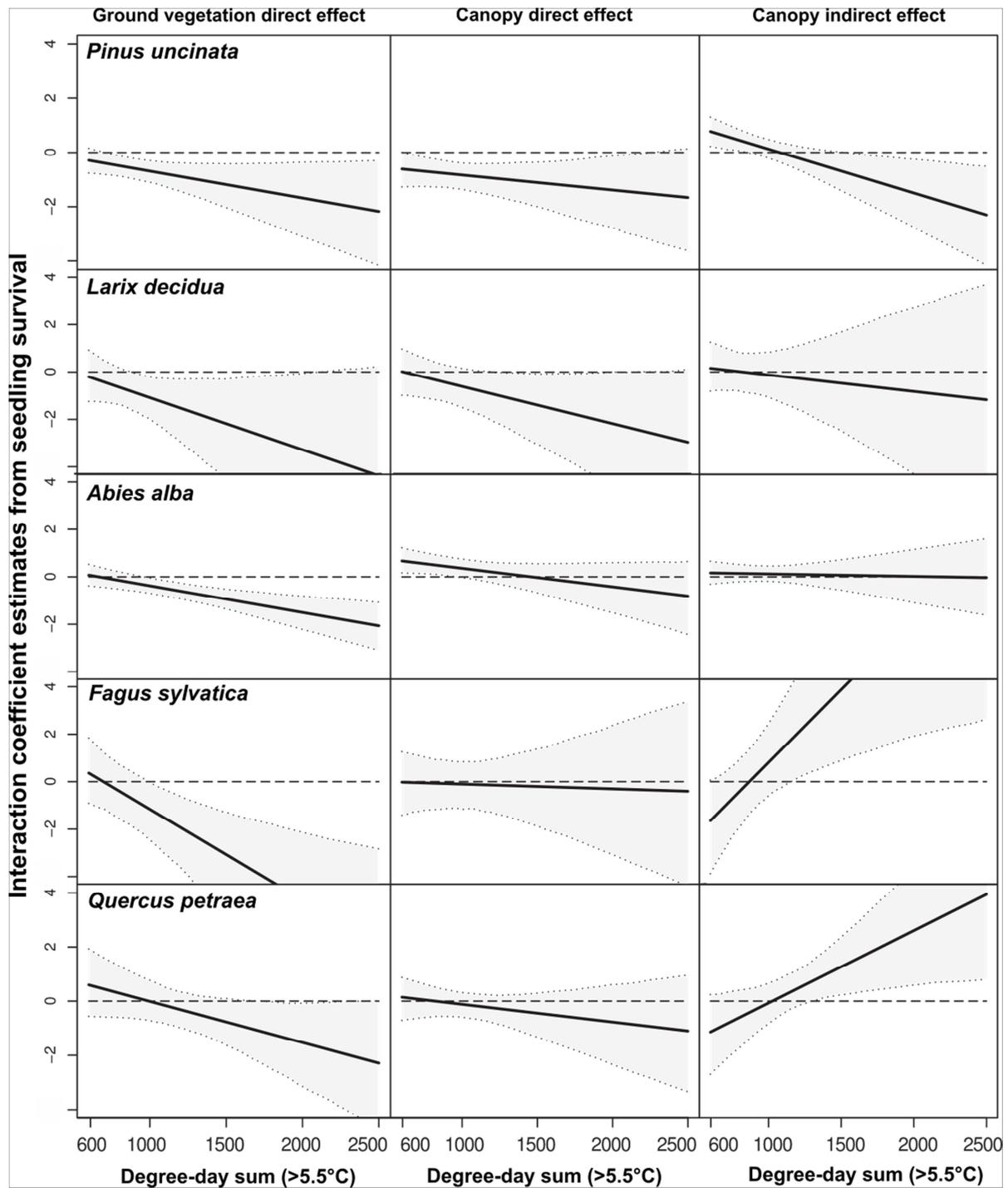


Fig. 3. Interactions coefficient estimates for ground vegetation, canopy and indirect canopy effects on seedling survival as a function of Degree-day sum (>5.5°C). Positive values of the coefficients indicate facilitative effects, negative values competitive effects. Solid lines are mean posterior values and dashed lines (and shading) 95% confidence intervals. *Picea abies* was no plotted, because the null model was the best fitting model according to DIC model selection criteria.

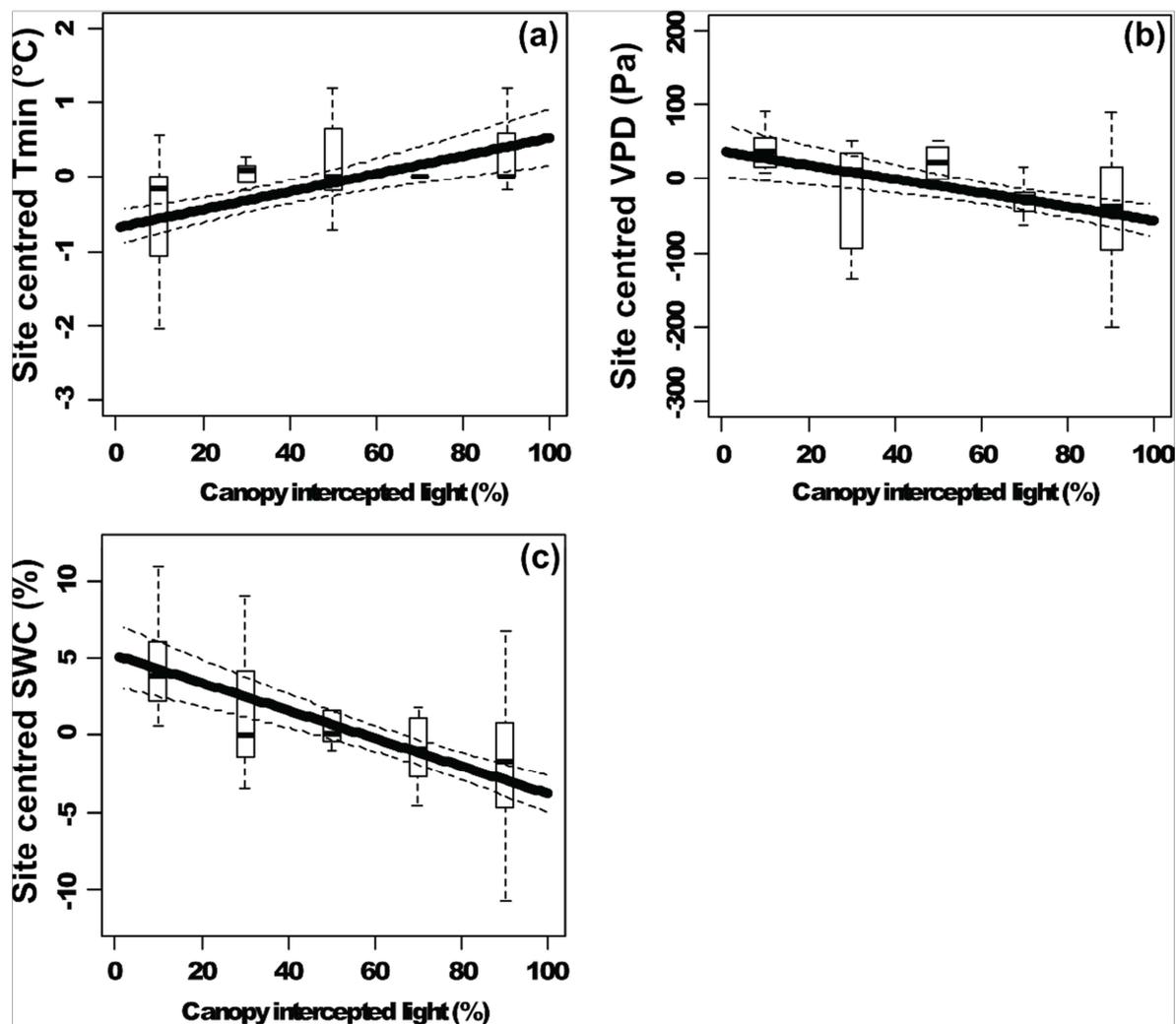


Fig. 4. Dependency of micro-environmental variables (a: minimal air temperature: T_{min} , b: vapour pressure deficit: VPD , and c: soil water content: SWC) on canopy cover. Solid lines are mean posterior values of regressions (with canopy cover log transformed when need) and dashed lines 95% credible interval. Field data are represented by boxplots in five classes of canopy cover to enhance readability of highly variable row data. To facilitate comparison between sites with different climatic conditions, we used site centred plot values (*i.e.* the deviation of the NV plot values from the mean of the site as $plot\ NV - mean\ plot\ NV$) rather than the absolute value.

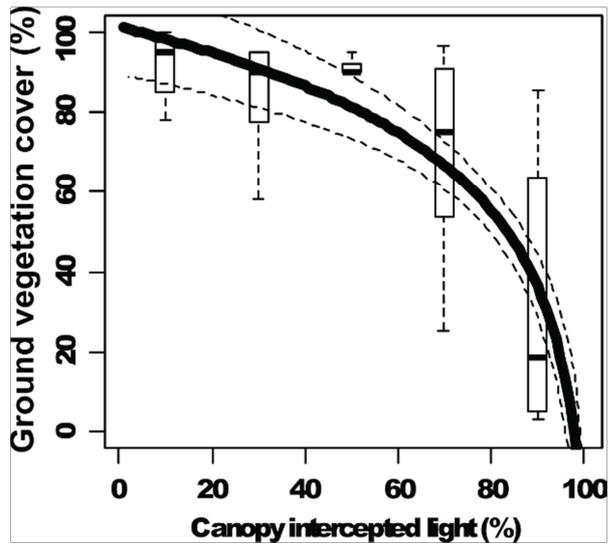


Fig. 5. Dependency of ground vegetation cover on canopy cover. Solid lines are mean posterior values of regressions (with canopy cover log transformed when need) and dashed lines 95% credible interval. Field data are represented by boxplots in five classes of canopy cover to enhance readability of highly variable row data.

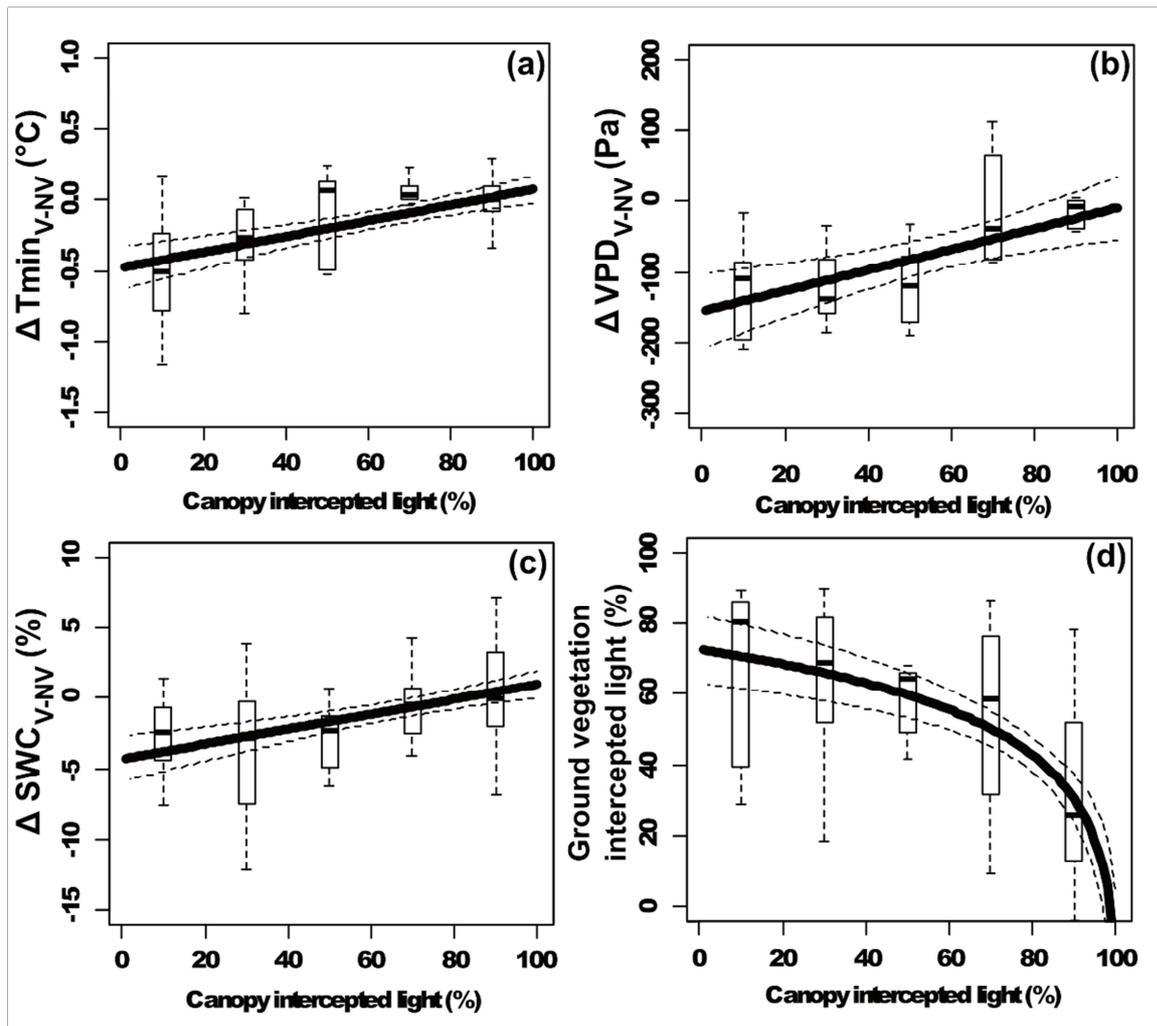


Fig. 6. The effect of ground vegetation on micro-environmental variables (difference between values of V and NV plots (p) in a: minimal air temperature $-\Delta T_{min_{V-NV}}$, b: vapour pressure deficit $-\Delta VPD_{V-NV}$, c: water soil content $-\Delta SWC_{V-NV}$, and d: ground vegetation intercepted light) as a function of canopy cover (as canopy intercepted light). Solid lines are mean posterior values of regression (with canopy cover log transformed when need) and dashed lines (& shading) are 95% confidence intervals. Field data are represented by boxplots in five classes of canopy cover to enhance readability of highly variable row data.

Principaux résultats

Les résultats de notre recherche ont montré que, pour cinq des six espèces d'arbres étudiées, le patron classique selon lequel les interactions directes négatives (compétition) sont dominantes dans les milieux chauds et tendent à diminuer jusqu'à devenir parfois positives (facilitation) dans les milieux froids a globalement été confirmé. En revanche, l'analyse des interactions indirectes a dévoilé une image plus complexe dans laquelle les différentes espèces sont réparties selon deux types de réponses contrastées. Pour les espèces de basse altitude (adaptées au climat chaud), le patron de variation des interactions indirectes est inversé par rapport à celui des interactions directes. Dans ce cas, la facilitation indirecte domine dans les climats les plus chauds où la compétition directe est forte et les interactions indirectes négatives dominent dans les climats les plus froids où la compétition directe est faible. À l'inverse, pour les espèces de haute altitude (adaptées au climat froid), le patron de variation des interactions directes et indirectes semble suivre la même tendance. La facilitation indirecte domine alors dans les climats froids et les interactions indirectes négatives dominent dans les climats chauds. Néanmoins, pour ces dernières espèces, les effets de ces interactions semblent très limités, voire inexistantes. Enfin, en analysant les différents facteurs abiotiques structurant notre gradient, nous avons mis en évidence que la variation de ces interactions ne dépendait pas seulement de la température mais également d'autres variables, comme la disponibilité en eau du sol qui est corrélée inversement avec la température. Ce résultat montre qu'il est nécessaire de prendre en compte la complexité des gradients abiotiques et de ne pas les considérer comme des gradients de stress simple.

Perspectives

Cette étude nous montre donc que l'intensité et la nature des interactions directes et indirectes varient le long de gradients abiotiques. Ainsi, bien que les interactions complexes soient souvent peu considérées, la facilitation indirecte et la compétition additive pourraient jouer un rôle central dans les communautés forestières en intervenant notamment sur la capacité de régénération des espèces et plus précisément en tamponnant ou en augmentant les effets des interactions directes. À travers la mise en évidence de l'importance de ces interactions, il apparaît nécessaire de mieux décrire les processus intervenant dans ces interactions pour espérer réaliser des prédictions fiables de l'effet des variations du climat sur la dynamique des populations et des communautés végétales. En analysant l'influence de la canopée et de la végétation au sol sur les paramètres environnementaux, notre étude s'inscrit

dans une logique de description mécaniste des interactions biotiques entre plantes. Cependant, même si nous avons mis en évidence quelques effets potentiellement déterminants, nos données ne nous ont pas permis de réaliser un modèle global représentant mathématiquement les processus en jeu dans ces interactions. L'analyse des données collectées nous a montré en effet que la description mécaniste des interactions nécessitait une mesure des paramètres physiques plus fine que celle que nous avons effectuée.

CHAPITRE II

INTERACTIONS PLANTES ET INSECTES HEBIVORES

Introduction :

Dans l'introduction générale, nous avons vu que la théorie classique considère que l'herbivorie serait plus intense et les défenses des plantes mieux développées au niveau des basses latitudes. À l'inverse, les températures de plus en plus froides à mesure que l'on s'approche des pôles limiteraient les populations d'herbivores et donc la pression d'herbivorie (Dobzhansky 1950 ; MacArthur 1969 ; MacArthur 1972 ; Coley & Barone 1996 ; Grime 2001 ; Pennings & Sillman 2005). Suivant ce schéma, il a été proposé qu'une augmentation de la température dans les milieux froids risquait d'augmenter les dégâts causés par les insectes herbivores. Bien que de nombreuses études aient supporté cette théorie, elle reste cependant encore sujette à débat et souffre de lacunes importantes.

En premier lieu, nous avons identifié la principale lacune comme provenant de l'utilisation du gradient latitudinal lui-même et plus particulièrement comme inhérente à un manque de description des variables abiotiques qu'il contient. En effet, bien que l'utilisation du gradient de latitude représente un outil puissant pour tester l'effet du climat sur les interactions plantes-insectes herbivores, les études qui s'y réfèrent n'ont généralement pas été au-delà de la description de la variation de température comme variable explicative. Or, comme nous l'avons soutenu, le développement d'une théorie doit se faire autour de l'ensemble des variables abiotiques qui composent le gradient afin d'avoir une vision claire des processus responsables de ces variations et ainsi pouvoir lier théorie et modélisation du système.

De surcroît, il apparaît nécessaire d'explorer les facteurs pouvant influencer ces interactions du point de vue de la plante et du point de vue de l'insecte. Actuellement, cette question a surtout été traitée dans la perspective de l'insecte. Il a ainsi été proposé que le principal facteur responsable des variations observées soit l'effet négatif des températures froides sur la diversité et la densité des populations d'insectes (Pennings & Sillman 2005). Du

point de vue de la plante, les efforts de recherche se sont concentrés sur les stratégies de défense. Il a été montré que les défenses des plantes tendent à augmenter avec l'augmentation de la pression d'herbivorie. Selon ce schéma, les stratégies de défense des plantes seraient avant tout une réponse à la pression d'herbivorie (Dobzhansky, 1950 ; MacArthur, 1972 ; Coley & Aide, 1991 ; Coley & Barone, 1996 ; Van Alstyne *et al.* 2001 Schemske *et al.* 2009). Cependant, de nombreux facteurs environnementaux, comme la température, les précipitations ou encore la fertilité du sol, peuvent eux aussi influencer certains traits fonctionnels des plantes en lien avec les stratégies de défense. En conditions climatiques extrêmes, il a été montré que certains traits comme la dureté des feuilles, la quantité de résines ou de composés phénoliques ont par exemple tendance à augmenter (Wainhouse *et al.* 1998 ; Close *et al.* 2003 ; Jordan *et al.* 2005 ; Moles *et al.* 2011a). Ainsi, il a récemment été proposé que la variation latitudinale de certains traits chimiques et physiques ne serait pas seulement déterminée par la pression d'herbivorie mais également par les conditions climatiques (Moles *et al.* 2011 b). En accord avec cette idée, le système simple dans lequel les variations d'intensité d'herbivorie seraient uniquement dues à un effet direct du climat sur les populations d'insectes herbivores pourrait être remis en cause au profit d'une image plus complexe dans laquelle un effet du climat sur les traits des plantes pourrait indirectement influencer le patron de variation de l'herbivorie. Dans la mesure où les études sur les stratégies de défense des plantes et celles sur la variation de l'intensité de l'herbivorie le long de gradients environnementaux sont généralement déconnectées, cette question est aujourd'hui fortement sujette à débat. En effet, la plupart des travaux sur les variations de l'intensité de l'herbivorie n'ont porté que sur une seule espèce végétale (Pennings & Sillman 2005) et les rares études portant sur plusieurs espèces végétales ne se sont pas intéressées aux variations de stratégies des plantes (Adams *et al.* 2009 a).



Photographie 4 : Criquet alpin sur un génévrier (photographie Hanna Chole)

Approche méthodologique :

Pour aborder cette question, nous disposons d'un jeu de données issu d'une large campagne de mesure de la régénération des forêts à l'échelle de l'Europe, réalisée dans le cadre du projet européen BACCARA (figure 19). Pour obtenir ces données, nous avons élaboré un protocole d'estimation visuelle de l'herbivorie (exemple d'abaque en figure 20). L'équipe de Fernando



Figure 19 : Localisation des neuf gradients d'altitudes à travers l'Europe

Valladares (Espagne) a appliqué ce protocole à travers un large gradient européen. Nous avons ainsi pu obtenir un suivi de la pression d'herbivorie sur les plantules de 15 espèces d'arbres sur 9 sites répartis du sud de l'Espagne au nord de la Suède (soit sur un gradient couvrant 30° de latitude). Sur chaque site, l'effet des herbivores a été mesuré le long d'un gradient d'altitude. Entre 2 et 7 altitudes espacées de 200 mètres ont été sélectionnées suivant les possibilités locales. Pour les Alpes, les sites retenus se trouvent à proximité immédiate des sites de l'expérimentation portant sur les interactions entre plantes dans le massif de

Belledonne. Les dommages causés par les insectes herbivores ont été mesurés sur les plantules des espèces d'arbres dominantes pour le site et l'altitude considérés. Les mesures d'herbivorie ont été effectuées à chaque fois sur 20 individus par espèce de moins de 50 cm, ce qui représente un total de 3013 plantules. Le pourcentage de dommage foliaire a été estimé visuellement par classe de 10 % sur chaque plantule à l'aide d'un abaque spécifique pour chaque espèce (Figure 19).

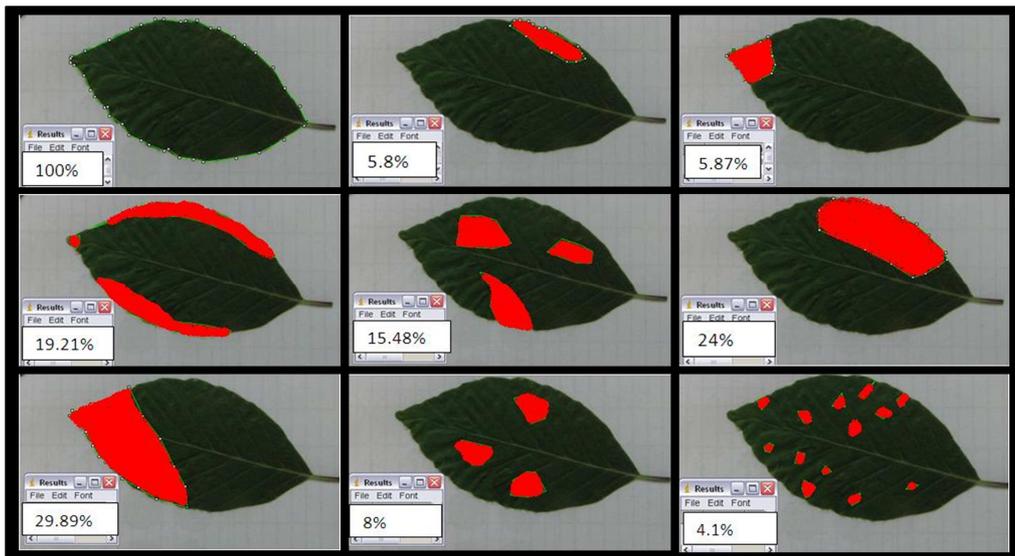


Figure 20 : Exemple d'abaque pour mesurer l'herbivorie sur des feuilles de hêtre

Ces données nous renseignent non seulement sur la pression d'herbivorie, mais également sur les espèces végétales touchées ainsi que sur leur répartition. Nous avons étudié dans un premier temps les corrélations entre pression d'herbivorie, température et précipitation à l'échelle interspécifique afin d'obtenir une vision plus complète des relations entre variables climatiques et herbivorie (les autres études négligeant généralement les précipitations). Dans un deuxième temps, nous avons testé si les variations d'intensité de l'interaction pouvaient être expliquées par la distribution des espèces végétales et par certains traits indicateurs des stratégies écologiques des plantes. L'ensemble des résultats issus de ces analyses vous sont donc présentés sous la forme d'un article intitulé : « *Linking climatic herbivory pattern, plants' distribution and anti-herbivores strategies* ».

Linking climatic herbivory pattern, plants' distribution and anti-herbivores strategies.

Emmanuel Defosse^{1*}, Elena Granda, Sergio Rasmann, Benoît Courbaud¹, Sonia G. Rabasa, Raquel Benavides & Georges Kunstler¹

¹IRSTEA, U.R. Ecosystèmes Montagnards, 2 rue de la Papeterie, 38402, ST-MARTIN-D'HERES, France;

*Correspondence author. E-mail: Emmanuel.defosse@cemagref.fr

1. INTRODUCTION

The effect of ecological gradients in predicting distribution, abundance, and species interactions has long been a central topic in ecological research (MacArthur 1972). Numerous studies have measured variation in plant-herbivore interaction across different environmental gradients (Coley and Aide 1991, Pennings *et al.* 2007, Sotka and Hay 2002, Post 2005). Generally, intensity of plant-insect herbivore interactions have been found to be strongly affected by abiotic conditions such as temperature (Bale *et al.* 2002) or soil nutrients. (Fine 2004). To explore the effect of a key variable, temperature, on plant-insect interaction dynamics, it has been classically adopted to use latitude as natural ecological gradient. This gave rise to specific predictions –latitudinal herbivory theory– such as less intense interactions toward high latitudes with colder temperature (Dobzhansky 1950, MacArthur 1972, Coley and Aide 1991, Pennings *et al.* 2007), in which plants should be less attacked toward the poles compared to the tropics (Coley and Aide 1991). In the face of recent climate change, understanding temperature effect on plant-herbivores interactions would be crucial to forecast plant-herbivore dynamic and species distribution (Wolf *et al.* 2008). However, although both terrestrial (Coley and Aide 1991) and marine studies (Bolser and Hay 1996) have generally supported the latitudinal herbivory theory, many exceptions exist and this theory is actually under debate (Targett *et al.* 1992, Swihart *et al.* 1994, Adams & Zhang 2009, Moles 2011).

This disagreement between studies may result from a too simplistic approach of latitudinal gradients (Johnson and Rasmann 2011). Indeed, the majority of these studies consider only the fact that temperature decreases toward the pole. Obviously, this is generally true at the large scale. But, the latitudinal gradient is complex and composed of numerous confounding abiotic variables (such as precipitation or soil nutrient) and consequently it could not be directly simplified by temperature (Johnson and Rasmann 2011). For instance, depending on the latitudinal gradient considered precipitation may be negatively or positively correlated with temperature (for instance: from Sahara desert to the Nord West Europe or from South East Asia to West Siberia). It thus needs to account for variation of both temperature and other abiotic variables (firstly precipitation).

Additionally, to understand variation of plant-herbivore interactions along climatic gradient, a major task will be to disentangle factors influencing the herbivore side and the plant side of the interaction. Pennings *et al.* (2005) found that low temperature (particularly minimal temperature during the winter season) limited insect herbivore population density and diversity. Consequently it was proposed that the observed pattern of decrease of herbivory toward the poles is due to the direct negative effect of climate (through decreasing temperature) on herbivore population (Pennings *et al.*, 2005). From the plant perspective, numerous studies have shown that traits associated with resistance to herbivores are more developed at high temperature conditions of low latitude sites than at higher latitude (see Schemske *et al.*, 2009 for a review). This pattern is generally explained by the more intense herbivory experienced by high temperature species than lower temperature species, which lead to a higher selective pressure to evolve more effective resistance traits (Dobzhansky, 1950; MacArthur, 1972; Coley & Aide, 1991; Coley & Barone, 1996; Van Alstyne *et al.*, 2001). In the light of this theory, it seems that plant defence strategies are only a response to herbivory and could consequently not be a causal factor of the observed pattern. However,

environmental factors such as temperature, precipitation, or soil fertility also influence other plant functional traits which are not directly linked to defence. Plant traits related to abiotic stress such as leaf toughness, resins and the phenolic content of leaves (Wainhouse *et al.*, 1998; Close *et al.*, 2003; Jordan *et al.*, 2005; Moles *et al.* 2011a) could thus be influenced directly by climatic conditions, which in turn can influence herbivore performance. This is why recently it has been proposed that the latitudinal gradients in leaf chemical and physical traits, hence plant species distribution, are driven not only by herbivory, but mainly by abiotic conditions (Moles *et al.*, 2011b). Under this scenario, the direct effect of climate on plant distribution and their traits could thus indirectly influence the latitudinal herbivory pattern, and not only vice-versa. However, as studies on plant defence strategies and herbivory rate variation are frequently disconnected, this question is strongly under debate. Moreover, so far the majority of studies have been limited to an analysis of variation in interactions strength at the intra-specific level (Pennings *et al.*, 2005) and the rare studies at inter-specific level generally suffer of a lack of description of the potential influence of plant species ecological strategies (Adams *et al.*, 2009).

To address the effect of biogeographic variation on plant-herbivore, we carried out a large scale field measurement campaign across Europe. Specifically we aimed to link climatic variation and herbivory level across species of trees having dominant along the whole climatic range, from Mediterranean climate to sub-arctic conditions, using climatic variation along both latitudinal and elevation gradients. Herbivory levels were correlated with climate and the contributions to the observed variations were tested against the assumption that the inter-species variation alone could explain the observed gradient. We finally tested if the inter-specific variation of herbivory could be related to tree species distribution and traits indicators of their ecological strategies.

1. MATERIAL AND METHODS

Study sites and plant species

We explored the variation of intensity of insect herbivory across nine altitudinal transects of tree regeneration sites from Spain to Northern Sweden (Fig. 1). Particularly, we selected nine locations across five countries and covering one third of the northern hemisphere (spanning 30° of latitude and 16° of longitude, Figure 1, Table 1).

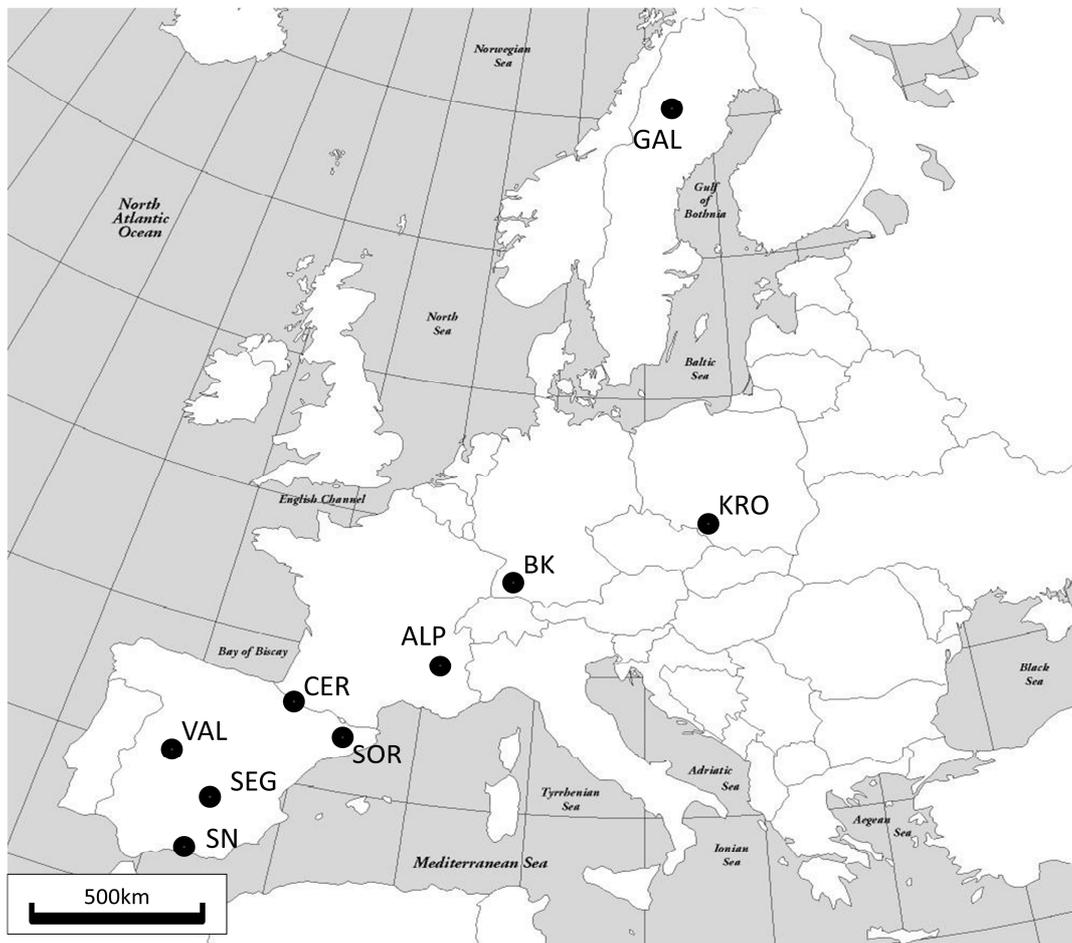


Figure 1: Location of the nine sampling sites across Europe. Each point represents one elevation gradient.

| Country | Location | Northing (UTM) | Easting (UTM) | Elevation (m) | | DDS (>5.56°C) | | Annual Precipitation (mm) | |
|---------|---------------|-------------------|------------------|---------------|------|---------------|--------|------------------------------|----------|
| | | | | Max | Min | Max | Min | Max | Min |
| Poland | Kroszno | 4735001 | 2576849 | 1100 | 500 | 1388.2 | 724.7 | 816.0 | 665.4 |
| Sweden | Gällivare | 4462347 | 4486562 | 613 | 395 | 510.5 | 359.7 | 434.0 | 405.3917 |
| Germany | Freiburg | 3846945 | 2363650 | 1260 | 560 | 1536.4 | 871.3 | 1214.54 | 880.6 |
| France | Belldonne | 3683018 | 2066395 | 2029 | 500 | 2150.4 | 472.8 | 1187.3 | 728.2 |
| Spain | Cerdanya | 3352890 | 1795305 | 2000 | 1780 | 957.8 | 779.3 | 996.5 | 944.8 |
| Spain | Sort | 3285872 | 1803670 | 1550 | 685 | 2301.7 | 1192.2 | 880.3 | 652.1 |
| Spain | Valsain | 2996085 | 1771031 | 1670 | 1138 | 1844.2 | 1159.8 | 789.1 | 450.8 |
| Spain | Segura | 2932835 | 1427027 | 1405 | 1175 | 2511.8 | 2210.7 | 486.4 | 440.2 |
| Spain | Sierra Nevada | 2820491 | 1295542 | 1575 | 1440 | 2415.6 | 2046.2 | 607.9 | 539.5 |

Table 1: Location and climatic description of the nine sites shown in Figure 1. Max and Min representing the extreme climatic conditions of each elevation gradient.

At each location, the effect of insect herbivory was monitored along an elevation gradient (Table 1). We selected two to seven altitudes depending on the whole altitudinal range found in each site (Table 1) to have at least 200 m between each monitored altitude. Insect damage on tree seedling of the dominant tree species at each altitude. Species with low regeneration were discarded whenever we were not able to find more than 5 seedlings, overall resulting in 15 tree species used (Table 2).

| Species | code | N° indiv |
|-----------------------------|------|----------|
| <i>Abies alba</i> | ABAL | 398 |
| <i>Acer sp.</i> | ACPS | 417 |
| <i>Betula pendula</i> | BEPU | 84 |
| <i>Createagina monogyna</i> | CRMO | 80 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | FASY | 462 |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | FREX | 20 |
| <i>Picea abies</i> | PIAB | 350 |
| <i>Pinus cembra</i> | PICE | 93 |
| <i>Pinus nigra</i> | PINI | 120 |
| <i>Pinus sylvestris</i> | PISY | 193 |
| <i>Pinus uncinata</i> | PIUN | 201 |
| <i>Populus tremula</i> | POTR | 16 |
| <i>Quercus ilex</i> | QUIL | 243 |
| <i>Quercus petraea</i> | QUPE | 137 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> | SOAU | 219 |

Table 2: Number of individual seedlings used per selected tree species

Monitoring of herbivory levels

Herbivory data were recorded between June to August during the period of 2008 to 2011. At each location and for every altitudinal plot, we randomly chose 20 individuals seedlings smaller than 50 cm per species, giving a total of 3013 seedlings. We scored leaf damage by visually assessing the percentage of leaf-area eaten (0%, 1-10% and from 10 to 100 every 10%) of every leaf on each individual seedling. Accuracy of estimation was maximized by using a grid scale. For practicality, we decided to focus only on leaf chewer damage, omitting piercing-sucking herbivore as well as pathogen attack.

Description of the gradient and climatic data

We used temperature and precipitation data to characterize the climatic niche of every sampling site (location and elevation plot). Climate data were based on monthly averages of temperature and precipitation maps of WorldClim (30 arcs resolution ~ 1km resolution over Europe) (1950–2000, <http://www.worldclim.org>; Hijmans *et al.*, 2005). To account for local climate variation within the 1x1 km WorldClim grid, we interpolated for each elevation plot the climatic variables based on fine scale digital elevation model (ASTER GDEM NASA Land Processes Distributed Active Archive Center) and spatial krigging methods (Zimmermann *et al.*, 2007). This allowed us to compute the Degree-Days Sum (*DDS*) (> 5.56°C) for each site and at each elevation plot (Prentice *et al.* 1992; Guisan *et al.* 2007).

Statistical analysis

Because plant strongly affected by insect herbivore represented only a low percentage of individual present in the overall community, distribution of herbivory data are generally highly skewed. Thus, a classical regression based on an estimation of the mean would not accurately capture herbivory potential effect. To explore relationships between herbivory and climate, we thus used Quantile regression (at 95 %) that allow to have no assumption on the

distribution of the error and capture with a high Quantile the maximum potential of the herbivory rate (Cade & Noon 2003)..

Interspecific variation across temperature and precipitation

First, we fitted a series of Quantile regression to explore the relationships between insect herbivory and temperature or precipitation on a data set where all species were pooled. We compared three competitive models: a null model with no effect, a linear model of temperature (or precipitation) and a quadratic model of temperature (or precipitation). Models selection was carried out using the Akaike information criterion (AIC), with lower values indicating better models. We then tested two potentially competitive hypothesis that could explain the observed pattern described by the selected model: 1: null hypothesis; the pattern observed is not different from a full randomization of the data, and 2: species effect; the pattern observed is not different from a randomization of the data within species (i.e. no effect of intra-specific variation of herbivory with climate). We tested these two hypothesis against our data with first a randomization of the data (2000 permutation, with for 1: full randomization and for 2: randomization within species) and then fitting Quantile regression (using the best model selected on the observed data) for each permutation. We then tested whether the model fitted to the observed data differed from the 95% confidence interval of the regression generated with data randomized under hypothesis 1 or 2. We then discuss these results of the species randomization with the distribution of plant species along the temperature and precipitation gradient. All the analysis were perform with R cran (2.13).

Plant ecological strategies

A central theory of plant–herbivore interactions is that inherently slow-growing species are highly resistant to herbivory (Coley *et al.* 1985), therefore, to test the relationship between plant phenotypic adaptation to different climatic niches (growth response) and herbivory rate,

we used two correlated traits, leaf mass per area (LMA) and average radial growth rate. LMA is considered to define the leaf economic spectrum, contrasting fast-growing species with cheap leaf construction cost (high nutrient content and fast gas exchange) vs. slow-growing and stress-tolerant species with expensive leaf construction cost (Wright *et al.* 2004). The slow growing and nutrient conservative strategy end of the leaf economic spectrum is dominant in low productivity climatic conditions (Wright *et al.* 2004). Indeed, LMA is generally positively correlated to leaf toughness and plant species with high LMA are generally more resistant to herbivory (Givnish 1988, Salgado-Luarte & Gianoli 2010). In contrast, the fast growth rate associate with low LMA, is generally associated with low resistance but high resilience (i.e. re-growth after damage) (Herms & Mattson 1992; Bee *et al.* 2007). LMA values were extracted from the traits data base of Wright *et al.* (2004). We compute the mean of LMA when the data base provides more than one value per species. Maximum growth rate ability of each species was estimated with the last five years radial growth extracted from the French national forest inventory (NFI) (www.ifn.fr). An index of growth rate was computed as the mean of last five years radial growth/DBH (with DBH, diameter at breast height). We then fitted a linear model to separately test the relationships between growth rate, logLMA and herbivory for each plant species. For both growth rate and LMA, we compare a model including an herbivory effect with a Null model (without LMA or growth effect) to detected potential correlation. Models selection was carried out using the AIC.

2. RESULTS

Abiotic description of the gradient

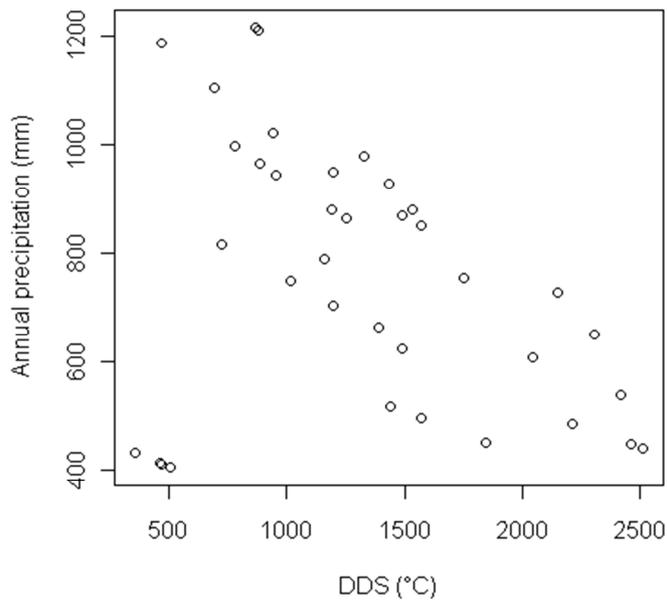


Figure 2: Correlation between temperature measured by (DDS >5.56°C) and annual precipitation across the geographic gradient.

Across all nine sites and across all altitudinal ranges, temperature and precipitation are strongly negatively correlated (Fig. 2, Pearson's correlation test, $n = 38$, $cor = -0.55$, $p < 2.2e-16$). Generally this is driven by high temperature site generally being drier than low temperature site. Note that an exception exists (corresponding to Sweden site) where low temperatures are associated to low precipitations.

Variation of herbivory across the climatic niche

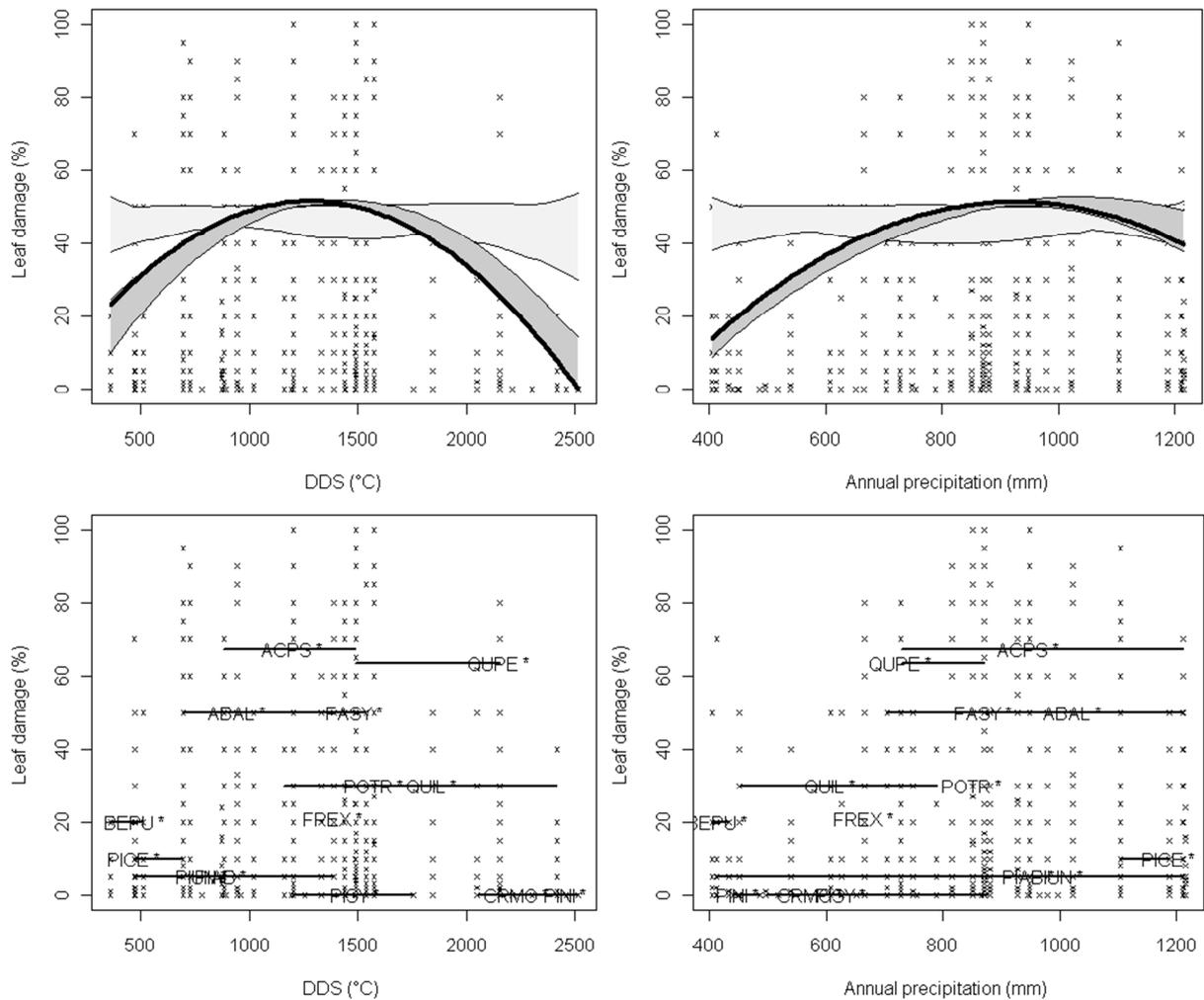


Figure 3: Variation leaf damage across climatic niche. Shown is the relationship between percent herbivory and (a) temperature and (b) precipitation. Solid lines represent the Quantile regression (95 %). The light grey envelope represents the 95% confidence intervals of the randomization test for null hypothesis (no plant species effect). The dark grey envelope represents 95% confidence intervals of the randomization test for the plant species effect. Average 95% quantile of leaf damage for each individual tree species is represented over their distribution along the temperature (c) and precipitation (d) gradient with black horizontal lines.

Across all 15 tree species we found that herbivory does change with both temperature and precipitation (Fig. 3). At the European scale, our result show a bell shaped curve of herbivory along temperature with low herbivory at both high and low temperature but high herbivory in less extreme temperature. For precipitation, our results show that herbivory increased with increasing precipitation, reach a threshold for higher precipitation regime and then experience a slight decrease. Randomization test reject the null hypothesis showing that the observed pattern different from a null model (light grey envelope Fig. 3). Randomization test also show that confidence interval (dark grey envelope Fig. 3) of the species effect includes the observed pattern for both temperature and precipitation. These results reveal that the observed variation may be explained simply by the replacement of tree species –with different average herbivory rate– along the climatic gradients without taking into account intraspecific variability of herbivory rate. In fact, it seems that tree species from extreme temperature condition suffered in average less herbivory than species predominantly found in average climatic zones (Fig. 3c). And tree species from dry environment suffered in average less herbivory than species predominantly found in average precipitation conditions (with intermediate herbivory at high precipitation site)(Fig. 3d).

Plant growth strategies versus herbivory level

Our results show that both radial growth and LMA are correlated with seedlings herbivory. For these two strategies, the model with an herbivory effect was selected (AIC Growth_herb: -36.79836 < AIC Growth_Null: -30.74723 and AIC LMA_herb: -8.233268 < AIC LMA_Null: 7.24126). Tree species with high growth rate or low LMA suffer generally more herbivory than plant with low growth rate or high LMA (Fig. 4). This analysis was carried out on only 10 of the 15 studied tree species because LMA and growth value were available only

for this subset of species and because we exclude species with less than 20 individuals (to small number of individual precluding an estimation of species herbivory Quantile).

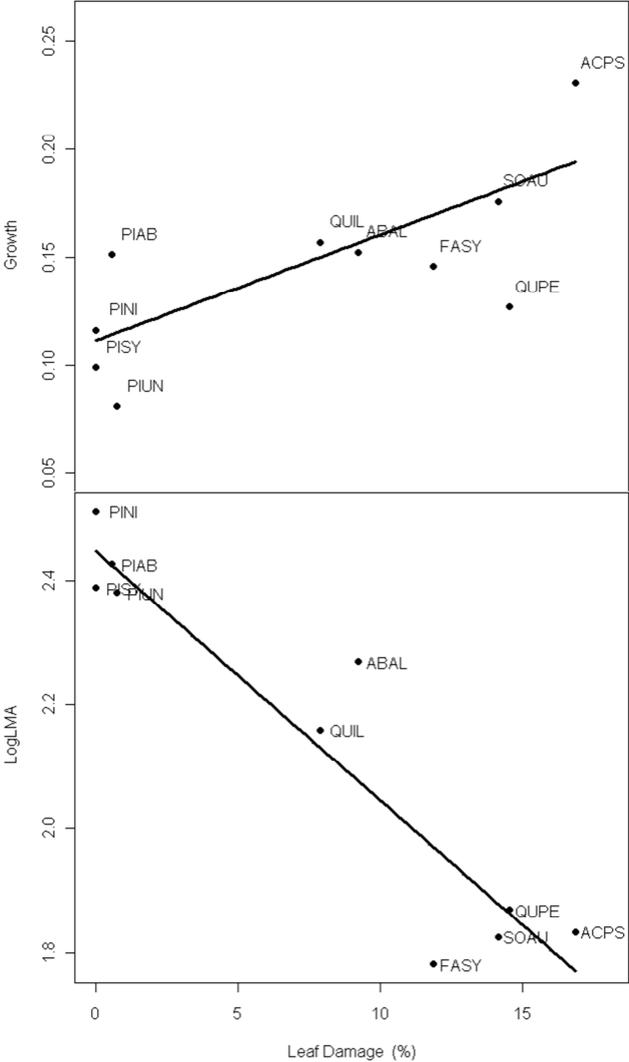


Figure 4 : Relation between plant growth parameters and herbivory rate. (A) Corellation between growth and herbivory. (B) Corellation between LogLMA and herbivory.

3. DISCUSSION

Unlike numerous studies before, our results show a non linear response of herbivory along a large temperature gradient and consequently don't support directly the "latitudinal herbivory

theory” (MacArthur 1972). Indeed, our results do not follow the classical linear decrease of herbivory rate with decreasing temperature or latitude but a bell shaped curve with low herbivory at extreme high and low temperature and a high herbivory rate in more intermediate temperature. For precipitation, we found a more monotonic response of herbivory where low precipitation site suffer less herbivory than high precipitation site (with only a slight decrease at very high precipitation). Analyses of factor influencing variation in herbivory reveal a strong effect of species-specific growth adaptations along the ecological gradients. We thus propose that variability of plants species growth strategies depend to their climatic niche, and this will drive herbivory level at the global level (in accordance with Herms & Mattson, 1992).

Global herbivory variation

It’s generally established that herbivory tend to decrease linearly with temperature. Indeed, in recent decade, ecologists have examined the variation of herbivory with temperature with latitudinal or elevation gradient (Coley and Aide 1991, Bolser and Hay 1996, Pennings *et al.* 2007, Sotka and Hay 2002, Post 2005, MacArthur 1972) and provide a strong support for this general pattern of broad scale variation in herbivory intensity.

In our study, we have explored the variation of intensity of insect herbivory on tree regeneration across a gradient of temperature and precipitation taking advantage of latitudinal and altitudinal variation of climate across Europe. Using model comparison, we found that herbivory describes a bell shaped curve with low herbivory at high and low temperature and a high herbivory rate in more intermediate temperature. This result doesn’t support the classical hypothesis. This is in lines with recent studies who also challenged the classical pattern with data reporting either no correlation or a negative correlation between temperature and herbivory (Andrew & Hughes, 2005; Kozlov 2008; Sinclaire & Hughes, 2008; Adams &

Zhang, 2009). This discrepancy between studies may result that temperature gradient as along variation of latitude or elevation are complex because they include other confounding abiotic variables that may affect herbivory (Körner 2007). For instance, in our study, we found that temperature was inversely correlated to precipitation across all sampling plots. Consequently, high temperature sites suffer more of aridity than low temperature sites and this could explain the decrease of herbivory rate observed in these conditions. It is thus crucial to take into account the complexity of the gradient analysed to accurately compare the results of different studies, and precipitation is probably the first variable to take into account in addition of temperature (Bale *et al.* 2002). Interestingly, the variation of forest productivity along our abiotic gradient is probably bell shaped with both extreme sites (dry and high temperature or cold temperature) being less productive than intermediate sites.

Effect of species replacement along the abiotic gradient on the global herbivory pattern

We found that the global pattern of variation of herbivory with temperature or precipitation was largely explained by the replacement of species with contrasted mean herbivory rate along the climatic gradients. Indeed, randomization of observation within species was not different from the observed pattern (Fig 3a solid line included in the dark grey envelope of the randomization). This shows that at large scale the intra-specific variability of herbivory rate along climatic gradient was not a strong determinant of herbivory rate. In average, species from both extreme low and high temperature suffered less herbivory and species mainly found in better climate suffered more herbivory. This seems to be in line with species from extreme climate (hot or cold) growing more slowly than species from more intermediate climate but our species sample size was too small to test such quadratic model.

Classically, variation of field leaf herbivory rate with temperature are explained by a variation of insect pressure, which shapes through a higher selective pressure the evolution of

higher levels of resistance traits (Dobzhansky, 1950; MacArthur, 1972; Coley & Aide, 1991; Coley & Barone, 1996; Van Alstyne *et al.*, 2001). This theory was recently challenged by Moles *et al.* (2011b) which proposed, based on a large meta-analysis of plant defence traits, that plant defence traits may be influenced directly by the abiotic conditions through their impact on plant ecological strategies, mainly nutrient conservation. Indeed, plants may develop two major strategies to cope with herbivory pressure, (i) they can invest in defence against herbivore to resist against herbivory pressure or (ii) they can develop high capacity to recover after damage –such as high growth rate or large investment in storage organs (Herms & Mattson, 1992). The strategy favoured depends on the ecological circumstances of the plant; high resource availability, favourable climatic conditions or infrequent herbivore pressure generally favouring resilience over resistance (Herms & Mattson 1992; Grime 2001; Bee *et al.*, 2007). This is because investment in defence constrains plants to slower their growth rate and also because the cost of losing leaves in an unproductive habitat is higher than in a productive habitat (because of leaf longevity and leaf construction cost) (Coley *et al.*, 1985; Herms & Mattson 1992; Fine *et al.*, 2004; Bee *et al.* 2007; Moles *et al.*, 2011b).

Here we propose that these inherent abiotic constraints on plant ecological strategy can affect the variation of the herbivory rate observed in the field. In line with this idea we found that species with low LMA experiencing higher herbivory, but have a higher growth rate. In addition species with high growth rate and low LMA (such as *Acer*, *Quercus* and *Fagus*) were generally specialized into more intermediate climatic conditions (however the small size of our data do not allowed to test directly this pattern). Consequently, our data support a view of species from productive climate to favour high growth rate ecological strategy associated with a strategy of resilience to herbivory and plants from more stress full climate to develop a slow growth rate and high nutrient conservation strategy associated with a strategy of defence against herbivory. This pattern of plant strategy could thus influence indirectly the herbivory

pattern. However, in this study we did not measure insect abundance so we have no data to evaluate how insect herbivory pressure varies along our gradient (because of direct abiotic effects on insect herbivores or indirect effects through their natural enemies see Bjorkman *et al.*, 2011). So we cannot directly evaluate the impact of herbivory pressure vs. plant defence on the herbivory pattern. We simply want to stress that the effect of climate on plant ecological strategies (and thus defence strategy) may partly explain observed variation of herbivory.

Conclusion

In our study we found that because temperature and precipitation are strongly correlated across both latitudinal and altitudinal gradients, it is necessary to analyse the pattern of variation of herbivory in regard to the key abiotic variable underpinning the gradient and not solely temperature. Through our study, an emerging idea is that variation in interaction strength between plant and insect herbivore is strongly dependent on the plant species distribution along the climate gradient. Contrary to the widely accepted idea, variation of plant defence strategies along an abiotic gradient is not only a simple consequence of variation in herbivory pressure but could also be a causal factor induced by the relationship between plant conservation strategies and limiting climatic conditions. Moreover, the idea is strongly in accord with theories that propose that plant-herbivore interaction strength decreases with decreasing productivity.

References

- Adams JM, Zhang Y. (2009) Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology* 97, 933-940.
- Adams J.M., Zhang Y., Basri M., & Shukor N., (2009) Do tropical forest leaves suffer more insect herbivory? A comparison of tropical versus temperate herbivory, estimated from leaf litter. *Ecological Research*, 24, 1440-1703.
- Andrew, N.R. & Hughes, L. (2005) Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos*, 108, 176–182.
- Bale, J.S. G.J. Masters, I.D. Hodkinson, C. Awmack, T.M. Bezemer, V.K. Brown, J. Butterfield, A. Buse, J.C. Coulson, J. Farrar, J.E.G. Good, R. Harrington, S. Hartley, T.H. Jones. R.L. Lindroth, M.C. Press, I. Symnioudis, A.D. Watt, and J.B. Whittaker. (2002) Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperatures on insect herbivores. *Global Change Biology* 8, 1-16.
- Bee JN, Kunstler G, Coomes DA. (2007) Resistance and resilience of New Zealand tree species to browsing. *Journal of Ecology*, 95, 1014-1026.
- Björkman, C., Berggren, Å. & Bylund, H. (2011) Causes behind insect folivory patterns in latitudinal gradients. *Journal of Ecology*, 99, 367-369.
- Bolser, R. C., and M. E. Hay. (1996) Are tropical plants better defended? Palatability and defenses of temperate vs. tropical seaweeds. *Ecology* 77, 2269–2286.
- Cade BS and Noon BR. (2003) A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Front Ecol Environ* 1, 412-20.
- Close D, McArthur C, Paterson S, Fitzgerald H, Walsh A, Kincade T. (2003) Photoinhibition: a link between effects of the environment on eucalypt leaf chemistry and herbivory. *Ecology* 84, 2952–2966.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230, 895–899.
- Coley, P. D., and T. M. Aide. (1991) Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Pages 25–49 in P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, and W. W. Benson, editors. Plant–animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Ann. Rev. Ecol. & System* 27, 305–335.
- Dobzhansky T. (1950) Evolution in the tropics. *American Scientist* 38, 209–221.

- Fine PVA, Mesones I, Coley PD. (2004) Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science*, 305, 663-665.
- Givnish TJ. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 63-93.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. Wiley, Chichester.
- Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT. (2007) What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* 77, 615–630.
- Hallam, A.& Read, J. (2006) Do tropical species invest more in anti-herbivore defence than temperate species? A test in Eucryphia (Cunoniaceae) in eastern Australia. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 41–51.
- Hermes, D.A. & Mattson, W.J. (1992) The dilemma of plants – to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67, 283–335.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, 1965-1978.
- Johnson M.T.J., Rasmann S. (2011) The latitudinal herbivory defence hypothesis takes a detour on the map. *New Phytologist*, 191, 589-592.
- Jordan GJ, Dillon RA, Weston PH. (2005) Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany*, 92, 789–796.
- Kozlov, M.V. (2008) Losses of birch foliage due to insect folivory along geographical gradients in Europe: a climate-driven pattern? *Climatic Change*, 87, 107–117.
- Körner C (2007) The use of “altitude” in ecological research. *Trends Ecol Evol* 22:569–574.
- MacArthur, R. H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row.
- Moles AT, Bonser SP, Poore AGB, Wallis IR, Foley WJ. (2011a) Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology*, 25, 380–388.
- Moles AT, Wallis IR, Foley WJ, Warton DI, Stegen JC, Bisigato AJ, Cella-Pizarro L, Clark CJ, Cohen PS, Cornwell WK, Edwards W, Ejrnaes R, Gonzales-Ojeda T, Graae BJ, Hay G, Lumbwe FC, Magaña-Rodríguez B, Moore BD, Peri PL, Poulsen JR, Veldtman R, von Zeipel H, Andrew NR, Boulter SL, Borer ET, Campón FF, Coll M, Farji-Brener AG, De Gabriel J, Jurado E, Kyhn L a, Low B, Mulder CPH, Reardon-Smith K, Rodríguez-Velázquez J, Seabloom EW, Veska P a, van Cauter A, Waldram MS, Zheng

- Z, Blendinger PG, Enquist BJ, Facelli JM, Knight T, Majer JD, Martínez-Ramos M, McQuillan P, Prior LD. (2011b) Putting plant resistance traits on the map: a test of the idea that plants are better defended at lower latitudes. *The New phytologist*: 777-788.
- Pennings, S.C. & Silliman, B.R. (2005) Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. *Ecology*, 86, 2310–2319.
- Pennings, S.C., Zimmer, M., Dias, N., Sprung, M., Davé, N., Ho, C.-K., Kunza, A., McFarlin, C., Mews, M., Pfaunder, A. and Salgado, C. (2007) Latitudinal variation in plant-herbivore interactions in European salt marshes. *Oikos*, 116, 543-549.
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM. (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* 19, 117–134.
- Post, E. (2005) Large-scale spatial gradients in herbivore population dynamics. *Ecology*, 86, 2320-2328.
- Salgado-Luarte C, Gianoli E, (2010) Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE* 5(7): e11460. doi:10.1371/journal.pone.0011460
- Schemske D. W., Mittelbach G. G., Cornell H. V., Sobel J. M., Roy K. (2009) Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 245–269.
- Sinclair, R.J. & Hughes, L. (2008) Incidence of leaf mining in different vegetation types across rainfall, canopy cover and latitudinal gradients. *Austral Ecology*, 33, 353–360.
- Sotka, E. E. and Hay, M. E. (2002) Geographic variation among herbivore populations in tolerance for a chemically rich seaweed. *Ecology* 83, 2721-2735.
- Swihart, R. K., J. P. Bryant, and L. Newton. (1994) Latitudinal patterns in consumption of woody plants by snowshoe hares in the eastern United States. *Oikos* 70, 427–434.
- Targett, N. M., L. D. Coen, A. A. Boettcher, and C. E. Tanner. (1992) Biogeographic comparisons of marine algal polyphenolics: evidence against a latitudinal trend. *Oecologia* 89, 464–470.
- Van Alstyne KL, Dethier MN, Duggins DO. (2001) Spatial patterns in macroalgal chemical defenses. In: McClintock JB, Baker BJ, eds. *Marine chemical ecology*. New York, NY, USA: CRC Press, 301–324.
- Wainhouse D, Ashburner R, Ward E, Rose J. (1998) The effect of variation in light and nitrogen on growth and defence in young Sitka spruce. *Functional Ecology* 12, 561–572.

Wolf, A., Kozlov, M.V. & Callaghan, T.V. (2008) Impact of non-outbreak insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing climate. *Climatic Change*, 87, 91–106.

Wright, I.J. *et al.* (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–82.

Zimmermann, N.E., Moisen, G.G., Edwards Jr, T.C., Frescino, T.S. & Blackard, J.A. (2007) Remote sensing-based predictors improve distribution models of rare, early successional and broadleaf tree species in Utah. *Journal of Applied Ecology*, 44, 1057–1067.

Principaux résultats de l'article :

Contrairement aux études précédentes, nos résultats ne montrent pas une diminution linéaire de l'herbivorie avec la diminution de température, mais une distribution en cloche dans laquelle l'herbivorie est faible pour les températures extrêmes (chaudes et froides) et plus élevée dans les climats intermédiaires. Par conséquent, ces résultats ne supportent pas directement les théories établies (MacArthur 1972). Pour l'effet des précipitations, nous avons trouvé une réponse plus monotone dans laquelle les sites de bas régime de précipitations souffrent moins de l'herbivorie que les sites de fort régime (avec cependant une tendance de légère diminution de l'herbivorie pour les sites de très fort régime de précipitations). Dans notre étude, les variables températures et précipitations sont apparues corrélées négativement. Les sites les plus chauds souffrent donc d'un manque de précipitations par rapport aux sites les plus froids. En analysant notre gradient selon ces deux variables abiotiques, il s'avère que les sites de climat extrême pourraient être limitants pour la productivité végétale avec, par exemple, un effet de l'aridité pour les extrêmes chauds et un effet du gel et d'une saison de végétation courte pour les climats froids. Ces résultats mettent en évidence une réduction du taux d'herbivorie dans les milieux où les conditions de croissance des végétaux sont défavorables. La prise en compte simultanée de gradients de stress hydrique et thermique de directions opposées permet de comprendre ce patron complexe. De tels phénomènes pourraient expliquer pourquoi les études qui n'analysent pas précisément les variations d'environnement abiotiques correspondant aux gradients étudiés présentent parfois des résultats contradictoires (Andrew & Hughes 2005 ; Kozlov 2008 ; Sinclair & Hughes, 2008 ; Adams & Zhang, 2009).

L'analyse des facteurs influençant les variations de l'herbivorie a révélé que la distribution spatiale des espèces végétales et les stratégies de croissance des plantes expliquent fortement les variations d'intensité de l'herbivorie. En accord avec ce résultat, nous proposons que l'influence des conditions climatiques sur les stratégies de croissance des végétaux contraint les stratégies de réponse à l'herbivorie que peuvent développer les plantes et donc le taux d'herbivorie observé (en accord avec Herms & Mattson, 1992). Les plantes peuvent en effet développer deux stratégies principales face à l'herbivorie, soit développer des traits de défense, soit développer une stratégie de résilience caractérisée par une forte capacité de croissance après l'herbivorie (Herms & Mattson, 1992 ; Bee *et al.* 2007). La stratégie de résilience serait possible uniquement dans les milieux productifs et la stratégie de défense favorisée dans des milieux peu productifs, car elle favorise la conservation des nutriments

(Herms & Mattson, 1992 ; Bee *et al.*, 2007). Dans notre étude, le nombre limité d'espèces ne nous a cependant pas permis de tester directement la relation entre les stratégies de croissance et le climat. Ainsi, notre résultat constitue plus une proposition qu'une véritable conclusion. Pour reformuler notre hypothèse, nous proposons donc que les variations de stratégies de défense des plantes le long de gradient abiotique ne soient pas seulement une conséquence de la variation du taux d'herbivorie induit par l'effet direct du climat sur les populations d'herbivores, mais également une cause de ces variations en raison d'un effet direct du climat sur les stratégies écologiques des plantes (plus particulièrement lié à une stratégie de conservation dans les climats limitant la productivité).

Analyses complémentaires :

Afin d'explorer plus en détail les relations entre climat, distribution des espèces végétales (et leurs stratégies) et herbivorie, nous avons utilisé l'expérimentation mise en place pour l'étude des interactions entre plantes. En ajoutant un suivi du taux d'herbivorie par les insectes au moment du pic de végétation sur les plantules disponibles dans nos cages, nous avons pu obtenir des données sur les variations intra et interspécifiques du taux d'herbivorie le long d'un gradient climatique. Dans un

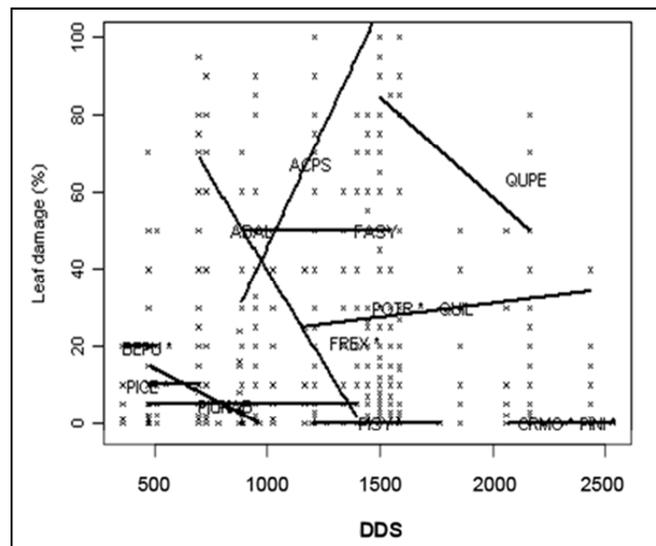


Figure 21 : Variation intra-spécifique de l'herbivorie en fonction de la température à partir des données du suivi de populations naturelles du gradient européen.

premier temps, nous avons tenté d'analyser les variations intra-spécifiques de l'herbivorie sur les espèces d'arbres issues du suivi européen, cependant aucun signal clair n'en était ressorti (figure 21). Ceci était probablement dû au fait que les données à l'échelle intra spécifique étaient insuffisantes (nombre d'individus et nombre de points le long du gradient trop faibles). Pour améliorer notre vision de ces interactions, nous avons donc réalisé une analyse par régression quantile des variations intra et interspécifiques du taux d'herbivorie le long du gradient de température de notre expérimentation.

Résultats préliminaires :

Nous avons dans un premier temps analysé la variation globale de l'herbivorie (toutes espèces confondues) en utilisant la température comme variable explicative. Contrairement aux résultats obtenus sur le gradient européen, nous avons observé un résultat en accord avec les théories établies caractérisé par une diminution linéaire de l'herbivorie avec la diminution de la température (figure 22). Nous n'avons pas encore testé l'effet des précipitations dans cette étude, mais le dispositif expérimental étant limité aux Alpes françaises, il est probable que nous n'atteignons pas des

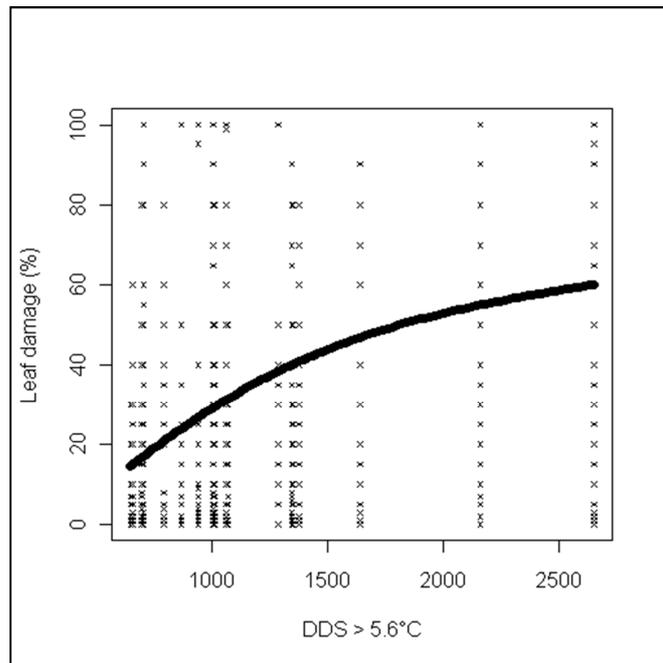


Figure 22 : Variation interspécifique de l'herbivorie en fonction de la température à partir des données issues de l'expérimentation sur les interactions plante-plante

niveaux d'aridité similaires à ceux du gradient européen qui descendait jusqu'au sud de l'Espagne. Le long du gradient alpin, il semblerait que ce soit principalement la diminution de température qui limite la productivité végétale et que les réponses attendues soient plus monotones. Si l'on considère que le gradient alpin représente la partie la plus froide du gradient européen, les résultats des deux études semblent cohérents (diminution de l'herbivorie dans les milieux les plus froids). Cet exemple illustre une fois de plus la nécessité de quantifier les paramètres abiotiques sous-jacents aux gradients environnementaux pour comparer les différentes études.

Afin d'aborder la question des stratégies des espèces végétales, nous avons ensuite analysé à l'échelle intra-spécifique la variation du taux d'herbivorie des différentes espèces d'arbres présentes dans notre dispositif expérimental. Nous avons trouvé un patron commun à toutes les espèces qui suit la même tendance que celui observé quand les espèces étaient confondues : une diminution de l'herbivorie lorsque la température diminue (figure 23). Pour chaque espèce, les graines utilisées dans l'expérimentation provenaient d'une population unique (source ONF). Les individus ne présentaient donc pas d'adaptation locale. La variation du taux d'herbivorie au sein des espèces est donc probablement due à une variation des

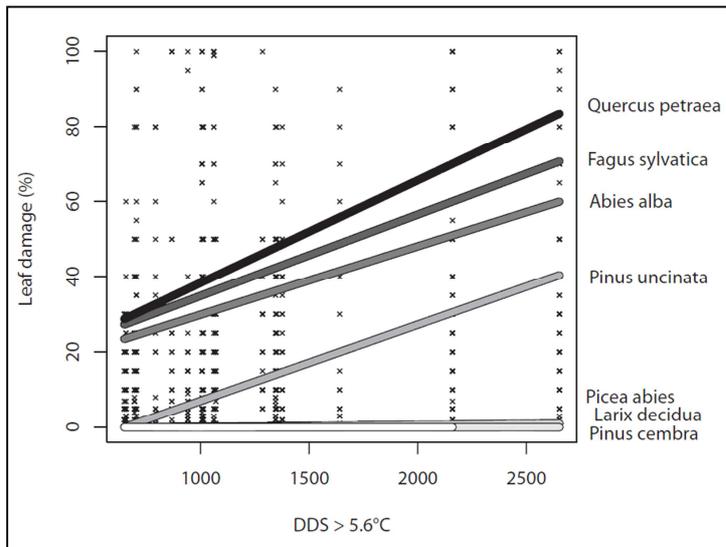


Figure 23 : Variation intra-spécifique de l’herbivorie en fonction de la température à partir des données issues de l’expérimentation sur les interactions plante-plante

populations d’herbivores le long du gradient. Ce résultat conforte l’idée générale que l’effet direct du climat sur les populations d’herbivores est en partie responsable de la variation du taux d’herbivorie le long de gradient climatique (Pennings & Silliman 2005). Cependant, dans notre étude, ce paramètre ne semble pas être le seul à pouvoir expliquer le patron général de variation de l’herbivorie. En effet, en comparant le taux

d’herbivorie moyen de chaque espèce, on constate qu’il existe une hiérarchie constante tout le long du gradient climatique. Ainsi, quelles que soient les conditions du milieu, les espèces de hautes altitudes, comme le pin à crochet ou le mélèze, présentent systématiquement des taux d’herbivorie plus faibles que les espèces de basses altitudes comme le hêtre ou le chêne. Pour résumer, il existe donc une hiérarchie stable dans laquelle, plus les espèces vivent dans des conditions climatiques froides (ou limitant la productivité), plus elles semblent résistantes à la pression d’herbivorie (stratégie de défense). Alors qu’à l’inverse les espèces de basses altitudes semblent avoir peu de défense, mais une forte capacité de croissance (données non présentées ici). Même si dans cette étude, nous n’avons pas directement mesuré de trait caractérisant les stratégies des espèces, nous pouvons supposer que les espèces de hautes altitudes ont développé des stratégies de conservation de biomasse plus importantes que les espèces de basse altitude. Par exemple, la dureté des aiguilles du pin à crochet est nettement supérieure à celle des feuilles du chêne.

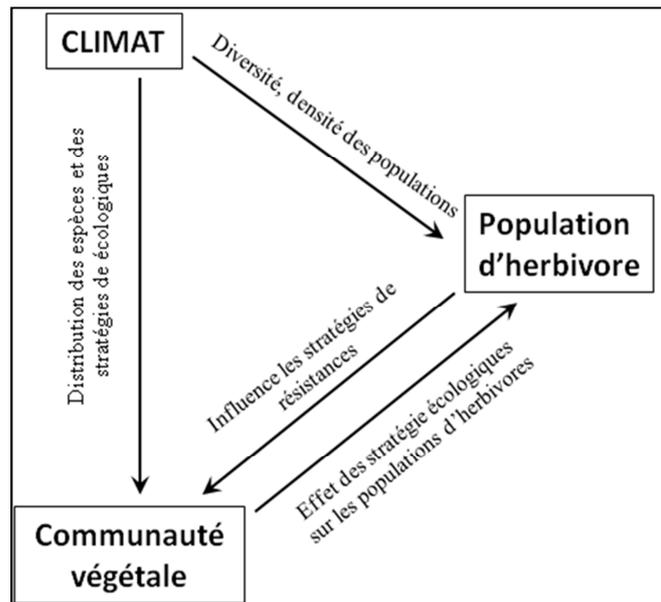


Figure 24 : Schéma théorique des relations entre climat et interactions plantes-insectes herbivores

La variation des stratégies écologiques entre les espèces suit donc le même patron que celui proposé dans l'étude sur les données européennes. Il semblerait donc que les stratégies écologiques de conservation des nutriments imposées par les climats froids (ou tout autre climat limitant la productivité ; ex les milieux arides) influencent les interactions plantes–insectes herbivores (voir schéma récapitulatif 24).

Conclusion et perspectives :

À travers cette seconde étude, l'idée que l'effet du climat sur la distribution des stratégies des espèces influence les patrons de variation d'herbivorie semble être renforcée. Nous n'avons cependant pas mesuré directement les variations intra et interspécifiques des traits reliés aux stratégies de défense des plantes et cette donnée nous manque pour conclure définitivement. Cette expérimentation restant partiellement en place après la thèse, une mesure de ces différents traits semble envisageable à court terme. De plus, les données de cette expérimentation devront à terme nous permettre d'étudier un niveau supérieur dans l'effet de ces interactions. En effet, nous pourrions par exemple tester les variations de l'effet de l'herbivorie sur les performances des espèces végétales (survie, croissance, mortalité) le long de gradients climatiques, ce qui permettra d'aborder la question de l'effet de ces interactions sur la structure des populations végétales.

À travers nos deux études basées sur une approche phyto-centrée, apparaît le fait que les relations entre herbivorie et climat représentent un système complexe comprenant des effets directs ainsi que des effets de rétroactions entre les différents protagonistes. La prise en compte de ce type d'interactions dans nos prédictions de l'effet du climat sur les forêts et plus généralement sur l'ensemble des communautés végétales devra intégrer cette complexité.

CHAPITRE III

INTERACTIONS PLANTES ET MICRO-ORGANISMES DU SOL

Introduction :

D'abord considéré uniquement comme un substrat sur lequel les végétaux s'enracinent et puisent les éléments nécessaires à leur croissance, le compartiment sol a suscité récemment un regain d'intérêt au vu des organismes qu'il abrite (voir par exemple les travaux de David Wardle). En effet, bien que restée longtemps inaperçue, la composante vivante du sol est aujourd'hui au cœur d'un champ de recherche extrêmement dynamique. Durant les dernières décennies, un nombre croissant d'études a mis en évidence une diversité et une abondance considérables des organismes du sol, en particulier au niveau des communautés microbiennes. Actuellement, on considère par exemple qu'un mètre carré de prairie tempérée peut abriter jusqu'à 260 millions d'espèces de micro-organismes. Une multitude d'interactions entre plantes et organismes du sol se traduit par des effets positifs et négatifs sur la démographie des espèces végétales (Packer & Clay 2000, Kilronomos 2002, Reinhart *et al.* 2003, Bardgett & Wardle 2010, Heil 2011.).



D. PARKINS

Extrait de « Underground networking », nature septembre 2007, John Whitfield

« Above ground, plants compete for life-giving sunlight, but below the surface a more complex picture emerges ».

John Whitfield

Certains micro-organismes du sol peuvent avoir des effets fortement négatifs sur la végétation. C'est le cas des pathogènes et parasites entraînant des nécroses racinaires. D'autres peuvent avoir des effets fortement bénéfiques en facilitant l'accès à des ressources limitantes du sol, comme le phosphore (Smith & Gianinazzi 1990), en protégeant les végétaux face à d'autres pathogènes (notamment par le piégeage des nématodes réalisé par les réseaux mycéliens) ou encore en dégradant ou bio-accumulant des éléments du sol, toxiques pour les végétaux (particulièrement les métaux lourds (Wilkinson 1995). De plus, des interactions plus complexes en balance entre mutualisme et parasitisme entre plusieurs plantes et champignons ont également été mises en évidence.

Les interactions entre plantes et micro-organismes du sol jouent par conséquent un rôle déterminant dans le processus de régénération forestière. Le phénomène de fonte de semis due à des champignons parasites provoque des mortalités importantes et il a été montré que ces interactions pouvaient lourdement influencer les capacités de régénération des arbres (Vaartaja *et al.* 1956 ; Packer & Clay 2000). Les graines et leur réserve d'amidon sont particulièrement attractives pour champignons, bactéries et nématodes pathogènes ou parasites. Les semis et leurs réseaux racinaires sont quant à eux particulièrement sensibles aux lésions occasionnées par les pathogènes racinaires. À l'opposé, les défenses et apports nutritifs procurés par la mycorhization favorisent la survie et la croissance des jeunes plantules.

Micro-organismes du sol et climat

Dans l'introduction générale de la thèse, nous avons présenté le fait que les communautés microbiennes telluriques sont influencées par les gradients abiotiques. La balance entre les effets négatifs (prédation/parasitisme) et les effets positifs (mutualisme/défense) des micro-organismes sur les plantes pourrait donc, elle aussi, varier le long de ces gradients d'une manière comparable à la « Stress Gradient Hypothesis » que nous avons testée pour les interactions entre plantes. Si c'est le cas, les communautés microbiennes du sol pourraient jouer elles aussi un rôle important dans la réponse des communautés végétales face aux changements globaux. Aucune étude n'a directement analysé la réponse des interactions plantes/micro-organismes du sol le long de gradients climatiques. À travers ce chapitre de thèse, j'ai tenté d'apporter les premiers éléments de réponse à cette question. Pour cela, j'ai

mis en place deux expérimentations de germinations successives en chambre de culture afin de comparer l'effet de sols stérilisés vs non-stérilisés, collectés le long d'un gradient d'altitude. L'ensemble de ces expérimentations a été réalisé sur le hêtre, car c'est une espèce qui offre un taux de germination relativement stable et des plantules facilement observables et reconnues comme sensibles à l'effet des micro-organismes du sol (pathogènes comme mutualistes).

Approche méthodologique :

À travers une première expérimentation, j'ai cherché à vérifier si la communauté microbienne du sol affecte significativement la régénération du hêtre et si cet effet varie le long d'un gradient d'altitude (la description précise du gradient se trouve détaillée dans l'article). J'ai prélevé aléatoirement 5 aliquotes de sol de 50 ml à 5 altitudes différentes (500, 980, 1350, 1729 et 2045 m) dans le massif de Belledonne (Figure 25).



Figure 25 : Localisation des sites d'échantillonnages des μ -organismes du sol le long du gradient altitudinal

Chaque aliquote a été utilisée pour réaliser deux inoculats de 25 ml. L'un des deux a été stérilisé afin de réaliser le témoin. Chaque échantillon a ensuite été mélangé avec un substrat stérile de 750 ml et mis à l'incubation durant 7 jours. Ce mélange a ensuite été reparti en 5 pots de 150 ml à des fins de réplication. Afin d'éviter toute contamination entre les pots, chaque outil en contact avec les échantillons de sol a été stérilisé par au minimum l'une des 5 méthodes suivantes : autoclave de 90 min, passage à la flamme, spray d'alcool (ETOH 90 %) ou immersion dans une solution d'eau de Javel. Dans chaque pot, 3 graines de hêtre ont été semées. L'ensemble des graines a été prélevé en un même site situé à une altitude moyenne



Photographie 5 : Expérimentation sur la régénération du hêtre en chambre de culture

pour cette espèce dans le massif du Jura par l'Office National des Forêts. L'effet d'adaptation locale n'a donc pas été pris en compte dans cette étude. L'expérience a été conduite dans une chambre de culture avec une température diurne de 14,8 °C et nocturne de 8,8 °C ; l'humidité a quant à elle été maintenue entre 65 et 95 %. La survie, la croissance et la germination des plantules ont été suivies pendant 60 jours.

Grâce aux données issues de cette première expérimentation, nous avons pu écrire un article illustrant les variations d'intensité des interactions entre la régénération du hêtre et les micro-organismes du sol le long d'un gradient d'altitude. Les résultats vous sont présentés dans une publication intitulée « *Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A study on *Fagus sylvatica** » (informations supplémentaires en annexe 2). Ils seront ensuite discutés et comparés avec d'autres résultats complémentaires.



Photographie 6 : Plantules de hêtre

Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A study on *Fagus sylvatica*

Emmanuel Defosse^{1,*}, Benoît Courbaud¹, Benoît Marcais², Wilfried Thuiller³, Elena Granda⁴ and Georges Kunstler¹

¹Cemagref, U.R. Ecosystèmes Montagnards, 2 rue de la Papeterie, 38402 St-Martin-d'Herès, France

²UMR 1136 Interactions Arbres/Microorganismes, INRA-Nancy, 54280 Champenoux, France

³Laboratoire d'Ecologie Alpine, UMR-CNRS 5553, UJF, 38041 Grenoble, France

⁴Centro de Ciencias Medioambientales, C.S.I.C. Serrano 115 dpdo, E-28006 Madrid, Spain

*Author for correspondence (emmanuel.defosse@cemagref.fr).

Theoretical models predict weakening of negative biotic interactions and strengthening of positive interactions with increasing abiotic stress. However, most empirical tests have been restricted to plant–plant interactions. No empirical study has examined theoretical predictions of interactions between plants and below-ground micro-organisms, although soil biota strongly regulates plant community composition and dynamics. We examined variability in soil biota effects on tree regeneration across an abiotic gradient. Our candidate tree species was European beech (*Fagus sylvatica* L.), whose regeneration is extremely responsive to soil biota activity. In a greenhouse experiment, we measured tree survival in sterilized and non-sterilized soils collected across an elevation gradient in the French Alps. Negative effects of soil biota on tree survival decreased with elevation, similar to shifts observed in plant–plant interactions. Hence, soil biota effects must be included in theoretical models of plant biotic interactions to accurately represent and predict the effects of abiotic gradient on plant communities.

Keywords: elevation gradient; forest regeneration; stress gradient hypothesis

1. INTRODUCTION

Biotic interactions have long been recognized as important drivers of plant community dynamics and composition [1]. Many studies have shown that these interactions may be altered by external drivers such as climate and nutrient availability [1]. These studies led to the ‘stress gradient hypothesis’ (SGH), which postulates that positive interactions predominate under environmentally stressful conditions and that negative interactions prevail under benign conditions [2]. While most studies focused on interactions between plants, other biotic interactions, including insect predation and fungal parasitism, have rarely

been considered within the SGH framework. This is particularly true for interactions between plant and soil biota.

However, soil biota is an important regulator of plant community composition and dynamics [3]; they can affect plant succession [4], species distribution and invasion processes [5]. The overall soil biota effect on plant performance is determined by the balance between positive and negative effects. For instance, plant recruitment is negatively affected through damping-off disease but positively affected by mycorrhization. Because the soil biota community is influenced by abiotic gradients [6,7], the balance between negative (predation/parasitism) and positive (mutualism) soil biota effects are likely to vary along abiotic gradients, as it has been reported for plant–plant interactions. Despite these findings, variation in the interactions between plants and below-ground organisms along abiotic gradients has never been investigated.

In this study, we quantified influences of soil biota on tree regeneration across an elevation gradient. We studied regeneration in *Fagus sylvatica* L., a species known to be highly sensitive to soil biota activity. In particular, we tested (i) whether soil biota affects regeneration of *F. sylvatica*, and (ii) whether the effect of soil biota on regeneration changes across an elevation gradient. To isolate soil biota effects from confounding influences, we compared the effects of sterilized and non-sterilized soils that were collected across an elevation gradient in the French Alps under controlled abiotic conditions (greenhouse). Finally, we explored the effects of abiotic and biotic drivers on the variation in soil biota community as a function of altitude. We focused particularly on the composition of local forest communities (e.g. for host abundances effect).

2. MATERIAL AND METHODS

(a) Description of the gradient

The study was conducted in the French Alps across an altitudinal gradient. Elevation is a complex abiotic gradient including numerous geophysical parameters, such as temperature, precipitation and radiation. The altitudinal gradient can be interpreted as a stress gradient for plant communities because productivity decreases with elevation (most tests of the SGH use productivity as a surrogate for stress) [2]. However, the stress measured at the species level generally differs from the one experienced by the overall community. Our elevation gradient encompassed both the lower and higher limits of the niche of *F. sylvatica*. Thus, the stress experienced by this species was unlikely to decrease monotonically with elevation. We built a habitat suitability map for *F. sylvatica* for use as an indicator of stress experienced by the species. This model was calibrated using presence/absence data from the French National Forest Inventory with the BIOMOD library in R software [8] and relevant environmental variables (electronic supplementary material, S1). We then predicted the probability of *F. sylvatica* presence at the five sites of soil collection and the 95% confidence intervals of each prediction (figure 1c).

(b) Greenhouse experiment

A greenhouse experiment was conducted to test the effects of soil biota (non-sterilized versus sterilized soil) from each elevation. We randomly sampled five soil aliquots (50 ml) at five elevations (500, 980, 1350, 1729 and 2045 m). We used these samples to create two soil biota inocula of 25 ml each. One was sterilized for control. In each pot, we mixed 25 ml inoculum with 750 ml of sterile background soil and incubated the mixture for 7 days in a greenhouse. The mixture was then distributed to five pots for replication. To avoid contamination, all tools, materials and surfaces in contact with the soil samples were sterilized by one of the following four methods: autoclaving for 90 min, flame sterilization, spraying with 90 per cent ETOH and bleach immersion. In each pot, three seeds

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2011.0236> or via <http://rsbl.royalsocietypublishing.org>.

Received 2 March 2011

Accepted 5 April 2011

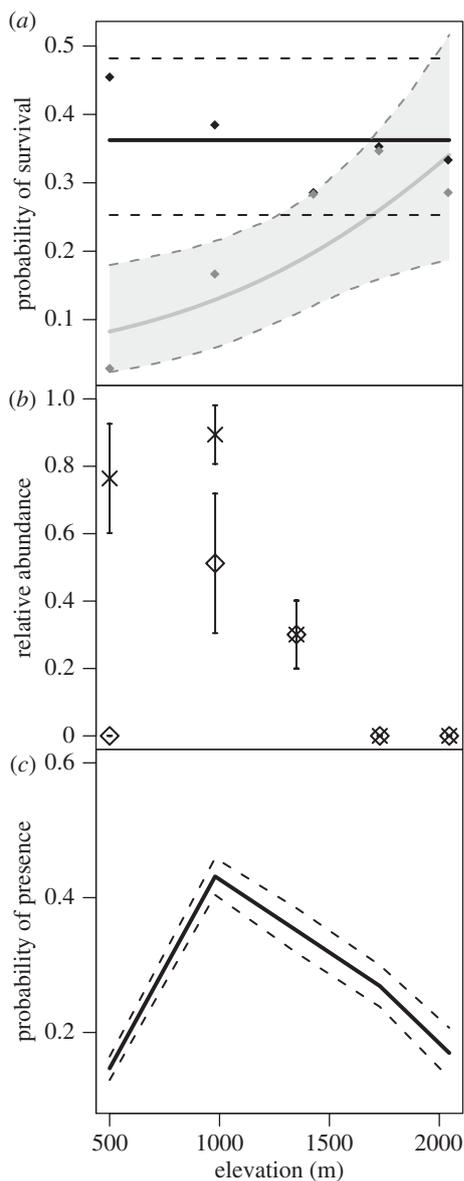


Figure 1. (a) Survival of *F. sylvatica* seedlings in sterilized versus non-sterilized soil as a function of soil source elevation. The solid line represents predictions of the best-fit model (see §2) and diamonds represent the mean of survival rate at each elevation. The confidence envelope (dashed lines) represents the 95% confidence intervals of the predictive posterior distributions of survival probability. (b) Points represent local relative abundance (\pm s.d.) of *F. sylvatica* (diamonds) and HOST CLUSTER (crosses) measured at the five sample sites. (c) Predicted probability of *F. sylvatica* presence estimated with BIOMOD; 95% confidence intervals of the prediction are indicated by dashed lines. Black lines, sterilized; grey lines, non-sterilized.

of *F. sylvatica* were sown. All seeds were collected on the same site from the centre of its elevation distribution by the National Forest Office in the French Jura. Consequently, effects of local adaptation are eliminated. Experiments were then conducted in a greenhouse maintained at 14°C during the day and 8°C during the night; humidity was maintained between 65 and 95 per cent. Tree survival was monitored over 60 days. We fitted a series of alternative hierarchical Bayesian logistic mixed models to identify the best among three competing hypotheses: (i) soil biota do not affect regeneration of *F. sylvatica* (survival), (ii) soil biota affect regeneration of *F. sylvatica*, and (iii) the effect of soil biota on regeneration is a function of altitude (electronic supplementary material, S2). For the fixed effects, there was a null model with no effects (*NULL* for hypothesis (i)), a model with soil treatment effects (sterilized versus non-sterilized soil; *SOIL* for hypothesis (ii)), and a model with effects of

non-sterilized soil varying by elevation (*SOIL_ELV* for hypothesis (iii)). The most parsimonious model was selected by deviance information criteria (lowest deviance information criterion (DIC) for the best model).

(c) Potential drivers of soil biota community

Altitudinal variation in the soil biota community interacting with *F. sylvatica* may result from variable abiotic conditions and/or from effects of local forest community composition. Effects of the local forest depend on both *F. sylvatica* tree abundance and on the species composition of the whole local forest community. To assess the effects of local vegetation, we described tree species composition in the surrounding community for each elevation (electronic supplementary material, S3) and calculated the relative density of (i) *F. sylvatica* and (ii) species that occupy a similar position in the tree–pathogen interaction network, viz., *Quercus pubescens*, *Quercus rubra*, *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *F. sylvatica*, and *Carpinus betulus* (fig. 3 in [9]). This group of potential host species for *F. sylvatica* pathogens is referred to as *HOST CLUSTER* hereafter.

3. RESULTS

Logistic regression showed a significant negative influence of soil biota on seedling survival structured by elevation (DIC *NULL* = 223.7 versus DIC *SOIL* = 219.7 and versus DIC *SOIL_ELV* = 215.4). The probability of survival was lower in non-sterilized soils than in sterilized soils, and this difference decreased with increasing elevation. The habitat suitability model showed that the negative soil biota effect was limited to lower elevations of *F. sylvatica* suitable habitats.

Comparisons with surrounding community composition showed that the strongest negative influences of soil biota were restricted to lower elevations, where the relative abundance of *F. sylvatica* was low, but relative abundances of species from the *HOST CLUSTER* were high (mainly *Q. petraea*). At high elevations, where the relative abundances of both groups were low, there was no evidence of a negative effect of soil biota on seedling survival.

4. DISCUSSION

Our results showed negative effects of the soil biota community on European beech survival. Model comparisons demonstrated that these negative effects decreased with elevation and disappeared in samples from the highest altitude. This is the first study to show variability in interactions between plants and the soil biota community across an elevation gradient. These findings are consistent with those of numerous plant–plant interaction tests of the SGH. Incorporation of plant–soil biota interactions into the framework of the SGH is of considerable intrinsic interest and calls for further studies into these interactions. In our experiments, many micro-organisms with rapid proliferation rates may have triggered the negative effects observed. For instance, *F. sylvatica* seedlings are known to host oomycetes from the family *Pythiaceae*, which are responsible for root and collar rot symptoms in herbaceous and woody plants [10]. Our experiment was probably of insufficient duration to allow positive interactions, such as mycorrhization, to be expressed, and indeed, we observed no mycorrhized roots under microscopic observation. Soil biota inoculum was the only factor varying between pots. Hence, the trend observed was probably the consequence of a decrease in the soil pathogen pressure on *F. sylvatica* with increase in elevation.

Variability in the effects of soil biota on *F. sylvatica* regeneration across our elevation gradient may have had several root causes. First, a direct effect of climate may explain the trend. Variation in soil temperature or moisture between our sites might lead to differences in local soil biota community composition. For example, parasitic fungal species richness is negatively affected by low winter temperatures [7]. Moreover, several pathogenic species of *Pythiaceae* that infect members of the HOST CLUSTER are limited by low temperature [11]. Second, climate may also directly influence the plant species composition of the local forest community, which in turn affects the soil biota community; this would be an indirect effect of climate on the soil biota. Pathogen density is generally correlated with host density [12]. However, in our study, the local density of potential conspecific hosts did not appear to be a determinant of soil pathogen pressure. Negative effects were maximal at low elevation where the density of *F. sylvatica* was low, and although our site at 980 m elevation had a mono-specific *F. sylvatica* stand, soil pathogen pressure was not elevated at this altitude. The suite of *F. sylvatica* pathogens is influenced not only by *F. sylvatica* abundance, but also by the composition of the whole local forest stand. At our study sites, abundance of a group of plant species with positions similar to that of *F. sylvatica* in the tree–pathogen interaction network (i.e. HOST CLUSTER) decreased with elevation in parallel with decreasing pathogen pressure. It is thus likely that in addition to a direct climate effect, soil pathogens were affected by HOST CLUSTER abundance.

We have shown that negative soil effects are restricted to lower elevations within the realized niche of European beech. This altitude-dependent variation in the effects of micro-organisms may play a significant role in shaping tree species' distributions across elevations and, consequently, the responses of forest communities to climate change. Although our work is the first step in describing the variation in the balance of interactions between soil biota and plants along an abiotic gradient, understanding processes engaged in these phenomena need an accurate description of the protagonists. Studies using diverse microbiological tools are needed to investigate which soil pathogen, parasite and mutualism is involved in the variation of soil biota effects along the abiotic gradient. Eventually, this will allow the incorporation of soil biota effects into the SGH.

We thank P. Tardif for his technical help. This research was funded by the EU BACCARA (N° 226299) and Alcotra 2007–2013 N° 032 projects. W.T. was funded by the ANR

DIVERSITALP (ANR-07-BDIV-014), and the EU Ecochange (GOCE-CT-2007-036866) projects.

- 1 Brooker, R. W. 2006 Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytol.* **171**, 271–284. (doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01752.x)
- 2 Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F. & Lortie, C. 2009 Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *J. Ecol.* **97**, 199–205. (doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x)
- 3 Klironomos, J. N. 2002 Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* **417**, 67–70. (doi:10.1038/417067a)
- 4 Van der Putten, W. H., Van Dijk, C. & Peters, B. A. M. 1993 Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* **362**, 53–56. (doi:10.1038/362053a0)
- 5 Mitchell, C. E. & Power, A. G. 2003 Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**, 625–627. (doi:10.1038/nature01317)
- 6 Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J. & Green, J. L. 2008 Colloquium paper: microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **105**, 11 505–11 511. (doi:10.1073/pnas.0801920105)
- 7 Vacher, C., Vile, D., Helion, E., Piou, D. & Desprez-Loustau, M. 2008 Distribution of parasitic fungal species richness: influence of climate versus host species diversity. *Divers. Distrib.* **14**, 786–798. (doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00479.x)
- 8 Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araújo, M. B. 2009 BIOMOD—A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* **32**, 369–373. (doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x)
- 9 Vacher, C., Piou, D. & Desprez-Loustau, M. 2009 Architecture of an antagonistic tree/fungus network: the asymmetric influence of past evolutionary history. *PLoS ONE* **3**, e1740. (doi:10.1371/journal.pone.0001740)
- 10 Erwin, D. C. & Ribeiro, O. K. 1996 *Phytophthora diseases worldwide*. St Paul, MN: APS Press.
- 11 Marçais, B., Bergot, M., Pérarnaud, V., Levy, A. & Desprez-Loustau, M. L. 2004 Prediction and mapping of the impact of winter temperatures on the development of—*P. cinnamomi* induced cankers on red and pedunculate oak. *Phytopathology* **94**, 826–883. (doi:10.1094/PHYTO.2004.94.8.826)
- 12 Guégan, J., Morand, S. & Poulin, R. 2001 Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In *Parasitism and ecosystems* (eds F. Thomas, J.-F. Guégan & F. Renaud), pp. 22–42. Oxford, UK: Oxford University Press.

Principaux résultats de l'article :

Dans cette étude nous avons montré que les effets négatifs des micro-organismes du sol varient le long d'un gradient d'altitude. Nos résultats révèlent qu'ils s'expriment majoritairement à basse altitude et ont tendance à diminuer jusqu'à disparaître à mesure que l'altitude augmente. Cette étude est la première à montrer une variation linéaire de l'effet des micro-organismes du sol le long d'un gradient environnemental. Cette dépendance à l'altitude suggère que les interactions plantes – micro-organismes du sol pourraient jouer un rôle dans la distribution des espèces végétales le long du gradient et la réponse des communautés végétales face aux changements climatiques. On pourrait par exemple faire l'hypothèse (comme cela a été fait pour les interactions plantes-insectes herbivores) qu'une augmentation de la température dans les milieux froids pourrait entraîner une augmentation des effets négatifs des micro-organismes du sol. Cet exemple est évidemment théorique, car seules une description complète des communautés du sol (incluant les μ -organismes ayant des effets positifs) et une description des processus responsables de ces variations nous permettraient de tirer de telles conclusions. Nos résultats apparaissent donc comme globalement en accord avec les théories portant sur les interactions des plantes avec d'autres types d'organismes, qui proposent que l'intensité des interactions négatives soit plus forte dans les milieux chauds et productifs et tende à diminuer dans des conditions moins clémentes. Ce résultat souligne la nécessité de donner une place aux interactions plantes – micro-organismes dans le cadre théorique portant sur la relation entre interactions biotiques et gradients environnementaux. Il faut toutefois garder à l'esprit que dans notre étude, nous avons seulement regardé si des communautés de μ -organismes du sol adaptées à des climats différents avaient des effets différents sur la régénération du hôte. Les prochaines études devront coupler des approches similaires de comparaison de sol stérilisé et non stérilisé à des transplantations le long de gradients climatiques afin de tester la résilience des effets des communautés microbiennes telluriques.

Analyses complémentaires :

En analysant les facteurs potentiellement responsables du patron observé, la densité de plantes hôtes des pathogènes du sol nous est apparue comme potentiellement responsable des variations observées. En effet, il a été montré qu'une augmentation de la densité de plantes augmentait la densité de pathogènes et par conséquent les probabilités de subir des dommages

(Janzen 1970). Cette idée a été principalement développée dans le cadre des théories de coexistence des communautés végétales en milieu tropical à travers l'hypothèse de Janzen-Connell (Reinhart & Callaway 2006; Janzen 1970 et Connell 1971). Dans notre cas, le hêtre étant de la famille des fagacées, ce sont l'ensemble des plantes de cette famille qui peuvent être considérées comme des hôtes potentiels des pathogènes du hêtre. Nous avons donc exploré la variation de densité des arbres de cette famille (hêtres et chênes) le long de notre gradient et montré que la diminution de la densité de ce groupe avec l'augmentation de l'altitude semblait corrélée à la baisse des effets négatifs des μ -organismes du sol. Dans ce cas, c'est l'effet indirect du climat sur les communautés végétales qui serait responsable du patron observé. Cependant, les résultats de notre expérience ne nous permettent pas de tester directement l'effet de la composition de communautés végétales environnantes sur les interactions entre régénération du hêtre et μ -organismes du sol.

Principe et méthodes

Afin d'éclaircir ce point, nous avons décidé de réaliser une seconde expérimentation à plus large échelle pour traiter spécifiquement cette question. À travers un projet « Genoscope » (Porteur B. Marçais INRA Nancy), nous avons eu la possibilité de mettre en place une expérimentation en collaboration avec deux équipes de l'INRA de Nancy et de Bordeaux. Nous avons réutilisé le même principe expérimental

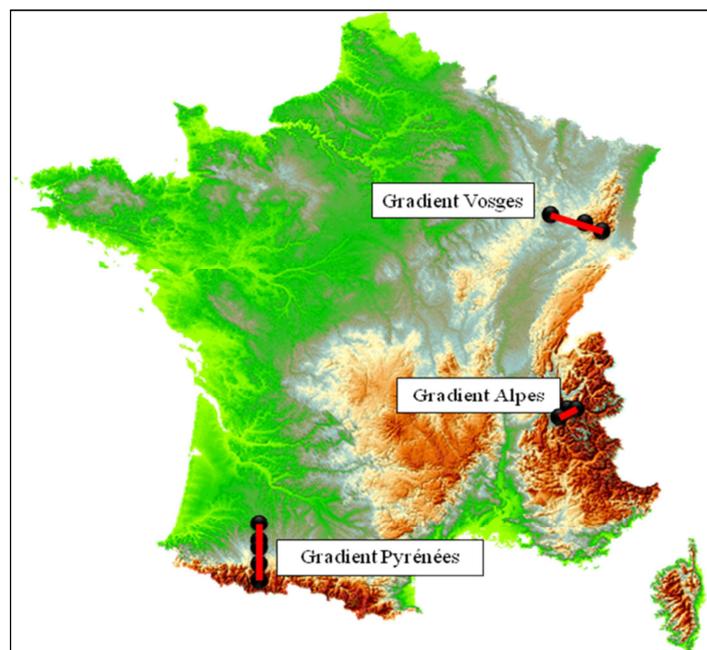


Figure 26 : Localisation des trois gradients altitudinaux

d'inoculation développé dans l'article. Contrairement à la première analyse, nous avons dans ce cas standardisé l'effet de la composition des communautés végétales environnantes en ne réalisant des prélèvements que dans des patches de hêtre. Ce protocole nous a permis de tester si en l'absence de variation de la composition de la communauté végétale environnante, l'effet des μ -organismes du sol variait le long de gradients altitudinaux. Les deux équipes de l'INRA de Nancy et de Bordeaux ont réalisé parallèlement à notre expérimentation en chambre de culture, des analyses génétiques permettant de décrire les communautés de μ -

organismes présents dans les sols étudiés, ce qui à terme devrait nous permettre de mieux comprendre les facteurs qui déterminent ces éventuelles variations. Les prélèvements nécessaires pour notre seconde expérimentation ont été réalisés par chacune des équipes sur ses propres terrains expérimentaux, le long de trois gradients situés dans les Alpes, les Pyrénées et les Vosges. Le gradient Alpes (pour lequel nous avons réalisé les prélèvements) est constitué de 3 sites situés à 700, 1000 et 1500 mètres, le gradient pyrénéen de 5 sites à 131, 488, 833, 1190 et 1533 mètres et le gradient vosgien de 4 sites à 380, 550 et 1180 mètres (figure 26 ; table 1).

| Mountains | Site name | Altitude | Latitudes | Longitudes | Slope | Annual mean temperature (°C) |
|-----------|-----------------|----------|-----------|------------|-------------------|-------------------------------|
| Pyrénées | Laveyron | 131 | N 43°45' | W 00°13' | flat | 13,18 |
| Pyrénées | Lourdes | 488 | N 43°05' | W 00°05' | north | 11,98 |
| Pyrénées | Arras-Sireix | 833 | N 42°58' | W 00°08' | north | 1 0,16 |
| Pyrénées | Haugarou | 1190 | N 43°00' | W 00°12' | north | 9,33 |
| Pyrénées | Lienz | 1533 | N 42°53' | E 00°04' | north | 7,48 |
| Vosges | Ligneville | 380 | N 48°07' | E 5°59' | north | 13,90 |
| Vosges | St Nicolas | 550 | N 47°44' | E 6°56' | west | 12,00 |
| Vosges | Guebwiller | 1180 | N 47°55' | E 7°02' | south east | 10,93 |
| Alpes | Vizille | 700 | N 45°04' | E 5°47' | east | 11,37 |
| Alpes | Montsec | 1100 | N 45°04' | E 5°48' | flat (south east) | 7,99 |
| Alpes | pic de l'oeilly | 1500 | N 45°05' | E 5°50' | south e ast | 5,80 |

Table 1 : Localisation et caractéristiques des trois gradients altitudinaux

Sur chaque site de ces trois gradients d'altitudes, 5 échantillons de sol ont été prélevés pour réaliser les inoculations. En suivant le protocole de l'article précédent, nous avons comparé l'effet de sol stérilisé vs non-stérilisé sur la survie du hêtre le long de nos trois gradients d'altitudes. Les données issues de cette expérimentation ont ensuite été analysées selon les mêmes méthodes de comparaison de modèles. Nous avons donc, pour chaque site, comparé un modèle nul avec un modèle comprenant un effet traitement et un modèle comprenant un effet traitement en interaction avec un effet altitude. La sélection de modèles a été réalisée par comparaison des valeurs de DIC.

Résultats préliminaires

| Model | Totale | DIC | | |
|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | | Pyrénées | Alpes | Vosges |
| Null | 324.4915 | 160.5517 | 63.51395 | 98.31857 |
| Traitement | 320.8390 | 157.6086 | 66.05962 | 101.0772 |
| Traitement_altitude | 321.2152 | 159.7786 | 68.71766 | 103.8326 |

Table 2 : Valeur de DIC des différents modèles

La comparaison des différents modèles montre que contrairement à la première expérience, l'altitude n'a aucun effet dans cette expérimentation (table 2). Pour les trois gradients, le DIC le plus élevé est systématiquement celui du modèle comprenant une interaction avec l'altitude. Pour l'effet « traitement » en revanche, le résultat semble moins clair. Dans ce cas, le gradient pyrénéen fait apparaître un effet du traitement alors pour les deux autres (Alpes et Vosges) le modèle nul semble mieux expliquer les données. Il faut également noter que l'analyse des données totales révèle aussi un effet du traitement. Cependant, les différences de DIC étant très faibles dans chacun des cas (inférieure à 5), il semblerait que le traitement de stérilisation n'ait pas eu un effet fort dans cette expérimentation, ce qui limite fortement la portée de ces résultats. L'effet global du traitement apparaît comme pour la première expérimentation, toujours négatif et donc dû aux pathogènes du sol (figure 27).

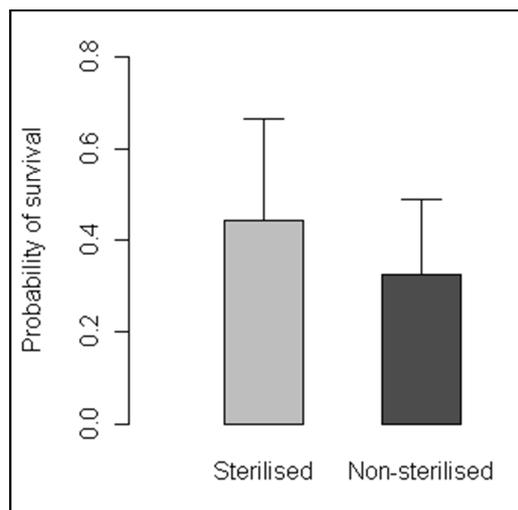


Figure 27 : Effet du traitement de stérilisation du sol sur la survie globale de plantules de hêtre.

Comparaison des deux études :

Les résultats de la seconde expérimentation mettent en évidence qu'en l'absence de variation de la composition végétale environnante, l'effet des μ -organismes du sol est stable et ce, même si les conditions climatiques varient fortement. À la lumière de ce résultat, il semblerait que l'hypothèse que nous avons proposée à la fin de l'article précédent puisse être validée. Dans ce cas, la variation des interactions entre μ -organismes du sol et plantes le long du gradient altitudinal est probablement en partie due à un effet indirect du climat sur les communautés des pathogènes via son influence directe sur la composition et la distribution des communautés végétales. Cependant, au cours de cette expérimentation les taux de germination des graines de hêtre utilisées ont été anormalement bas, probablement en lien avec une mauvaise conservation du lot de graines. Ce problème technique a fortement altéré la qualité de l'expérimentation, et est probablement en partie responsable de l'effet limité du traitement de stérilisation. Si l'effet du traitement n'a pas pu être détecté, il est tout à fait

possible que l'effet des gradients d'altitudes, qui est en toute logique plus fin à détecter, soit passé inaperçu. En accord avec les limites de cette dernière expérimentation, je limiterai donc l'idée d'un effet indirect du climat sur les communautés de μ -organismes du sol à l'état d'hypothèse. Les résultats complémentaires de description des communautés microbiennes telluriques issues de pyroséquençage sont encore actuellement dans un état relativement préliminaire, mais à terme ils permettront certainement d'éclaircir notre vision des processus responsables des variations de l'intensité des interactions entre μ -organismes du sol et plantes le long de gradients abiotiques.

Perspectives :

Dans tous les cas, le nombre d'études dans ce domaine étant encore faible, il est aujourd'hui nécessaire qu'un effort de recherche soit fait en ce sens. En effet, bien que rare, la plupart des études qui abordent directement ou indirectement les relations entre climat et interactions plantes/ μ -organismes du sol s'accordent toutes sur un rôle important des communautés microbiennes telluriques dans la réponse des communautés végétales face aux changements climatiques. Comprendre les processus qui régissent ces relations constitue donc une étape dans notre compréhension des processus d'assemblage des communautés végétales.

CONCLUSION GÉNÉRALE DE LA THÈSE ET PERSPECTIVES

1) Rappel des objectifs et mise en perspective

L'objectif premier de cette thèse a été de décrire comment les effets des interactions biotiques sur le processus de régénération des forêts varient le long de gradients climatiques. Une meilleure compréhension de l'impact du climat sur la régénération des forêts et les interactions biotiques qui la régissent est en effet fondamentale pour produire des prédictions robustes des impacts des changements climatiques sur les forêts. Dans cette thèse, je me suis focalisé sur trois grands types d'interactions (plantes-plantes, plantes-insectes herbivores et plantes-micro-organismes du sol). Pour certains de ces types d'interactions, les variations le long de gradients abiotiques ont été étudiées depuis de nombreuses années et de nombreuses théories ont été proposées pour formaliser leurs variations (plantes-plantes). À l'inverse, d'autres n'ont presque jamais été étudiés (plantes- μ -organismes du sol). Dans un premier temps, je vais mettre en perspective nos résultats avec les résultats et théories antérieurs et discuter des similarités entre les trois types d'interactions. Ensuite, je discuterai comment ces travaux, confirment la nécessité de redéfinir les différents gradients décrits dans ces théories (gradient de stress ou gradient de latitude) à travers les variables abiotiques qui les composent pour faciliter les ponts et consensus entre les différentes théories et leur utilisation dans le cadre du changement climatique. Nous avons ensuite cherché à intégrer une vision plus complexe des interactions dans les théories classiques généralement établies uniquement sur les interactions directes. Dans cette thèse, les travaux sur les interactions entre plantes ont été conduits avec comme objectif à long terme de les décrire par les mécanismes sous-jacents basés sur les effets sur les ressources et variables abiotiques. Je discuterai les avantages de cette approche et les pistes pour la poursuivre. Enfin, je discuterai comment les avancées faites au cours de cette thèse sur les interactions biotiques pourraient être incluses dans les modèles de dynamique forestière et utilisées pour mieux prédire et comprendre les impacts des changements climatiques.

2) Des résultats en accord avec les théories établies

Comme je l'ai rappelé précédemment, nous avons cherché dans cette thèse à nous appuyer sur le cadre théorique développé autour des relations entre interactions biotiques et gradients environnementaux afin d'explorer la question de la place des interactions biotiques dans la réponse de la régénération face aux variations du climat. Ce cadre théorique ayant été majoritairement fondé à partir d'expérimentations par paires d'espèces, nous allons dans un premier temps limiter notre discussion sur les résultats obtenus pour les interactions directes.

Interactions directes plantes-plantes et gradients abiotiques

Comme cela a été présenté en introduction, la « Stress-Gradient Hypothesis », développée à la base par Bertness et Callaway (1994) propose que les interactions positives prédominent dans les environnements stressants et que les interactions négatives dominent dans des conditions plus clémentes (Bertness & Callaway 1994; voir aussi Maestre & Cortina 2004; Brooker *et al.* 2005 ; Michalet *et al.* 2006). À travers notre expérimentation le long de gradients d'altitudes, nous avons pu directement tester cette théorie sur deux types d'interactions directes : les interactions canopée-régénération et les interactions végétation au sol - régénération. Les résultats que nous avons obtenus confortent globalement le patron théorique de la SGH (compétition marquée dans les milieux chauds avec une forte productivité qui a tendance à diminuer voire à laisser place à de la facilitation dans les milieux froids moins productifs). Cependant, nous devons noter que bien que l'effet compétitif ait été facilement détectable, nous n'avons en revanche observé que peu d'effets facilitatifs. Une des raisons possibles serait que notre étude n'ait pas exploré un

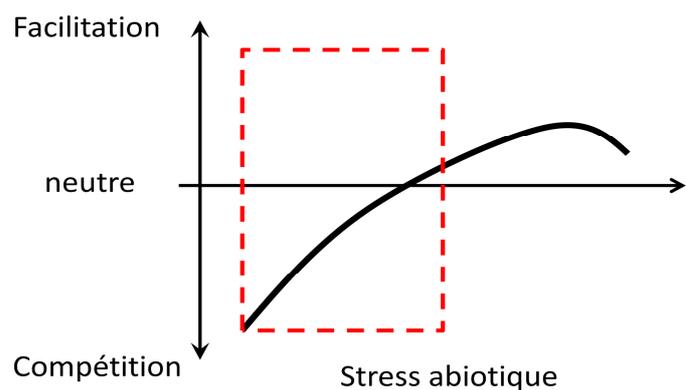


Figure 28 : Schéma théorique modifié de la « Stress gradient hypothesis » d'après Michalet et al. (2006)

gradient abiotique suffisamment large notamment au niveau des conditions stressantes pour permettre la mise évidence de ce type d'effet (cadre rouge figure 28). Ainsi, nous n'aurions

décrit qu'une partie limitée du gradient négligeant la partie supérieure du patron qui inclut l'augmentation des interactions positives puis leur déclin à mesure que le stress devient trop intense (Figure 28 ; Michalet *et al.* 2006). Cependant, notre expérimentation ayant été conduite jusqu'à la limite supérieure de la forêt, il n'aurait pas été possible (du moins pour les interactions avec la canopée) d'augmenter l'étendue de notre gradient. Ainsi, si cette limite supérieure est due aux paramètres climatiques et non à des facteurs anthropiques, on peut alors supposer que ces interactions positives ne jouent qu'un rôle mineur dans notre système.

Afin de mieux comprendre les raisons de cette variation d'intensité des interactions, nous avons cherché à nous affranchir de la simple définition du gradient à travers la notion de stress associée à la productivité par une description plus fine des variables abiotiques qui le composent. En effet, comme nous l'avons présenté, le gradient d'altitude est un gradient complexe qui inclut bien une variation linéaire de la température, mais également de nombreuses autres variables corrélées ou non à l'altitude (humidité, CO₂, nutriment du sol, radiation, vent...) qui peuvent elles aussi affecter les interactions biotiques. Nous avons montré que l'humidité du sol, qui est une variable déterminante pour la régénération, est négativement corrélée à la température entre nos sites expérimentaux. Ainsi, notre gradient serait composé de deux effets stressants qui évoluent en sens inverse. Un stress lié à la température (par exemple un risque de gel et une diminution de la durée de la saison de végétation) qui augmenterait avec une baisse des températures, et un stress lié à la ressource hydrique qui lui augmenterait avec l'augmentation des températures. Cette corrélation négative entre facteurs de stress pourrait non seulement diminuer le gradient, mais également conduire à des réponses plus complexes. En effet, il a été proposé que l'effet du gradient de stress sur les interactions biotiques puisse être différent suivant qu'il s'agisse d'un stress lié à une ressource ou d'un stress lié à une condition d'environnement non-ressource comme la température (Maestre *et al.* 2009). Un stress provoqué par un manque de ressource pourrait globalement entraîner des interactions négatives, car les espèces entrent en compétition pour la ressource lorsqu'elle est disponible en quantité limitée. De telles limites de quantité disponible n'existent pas dans le cas de variables de conditions d'environnement (par exemple la température) et un stress dû à ce type de variables aurait semble-t-il systématiquement un effet positif sur les interactions biotiques (Maestre *et al.* 2009). Nos résultats sont en accord avec cette idée, puisque dans notre cas, les interactions négatives prédominent en milieu stressant pour la ressource hydrique et

les interactions nulles ou positives prédominent elles dans des milieux stressés par une variable de condition (la température). Il faut noter que dans notre gradient, il semblerait que la ressource hydrique n'atteigne pas des niveaux de stress importants par rapport aux écosystèmes méditerranéens où il a été mis en évidence une augmentation forte de la compétition avec le stress hydrique (Maestre *et al.* 2005). Ceci confirme la nécessité d'analyser les différentes variables qui composent les gradients abiotiques et de ne pas se limiter à une description généraliste basée sur la productivité.

Pour en terminer sur les interactions directes entre plantes, il nous reste à discuter la question des stratégies des espèces. Il a été montré que la réponse des interactions biotiques le long d'un gradient abiotique pouvait varier en fonction des stratégies des espèces étudiées (compétitive ou tolérante au stress ; voir Choler *et al.* 2001 ; Liancourt *et al.* 2005 ; Maestre *et al.* 2009). Dans notre expérimentation, nous avons pu voir que la canopée a globalement un effet négatif plus marqué sur les espèces intolérantes à l'ombre que sur les espèces tolérantes (en accord avec Kunstler *et al.* 2011). Pour la végétation au sol, nous avons pu également montrer que la réponse semblait être fonction de la niche altitudinale de l'espèce (un effet compétitif plus marqué pour les espèces de haute altitude). Cette relation entre niche de l'espèce et résultats des interactions biotiques a déjà été formalisée dans une étude précédente basée sur la notion de déviation à l'optimum écologique (optimum de croissance, « strain ») qui démontrait que les effets positifs augmentent avec la déviation de l'optimum (Gross *et al.* 2010). Dans notre étude, nous n'avons pas quantifié le stress du point de vue de l'espèce, cependant cette méthode apparaît comme intéressante à développer. Une autre approche pertinente serait de décrire comment la stratégie des espèces influence la variation des interactions le long du gradient en utilisant leurs traits (Gross *et al.* 2009).

Interactions directes plantes-insectes herbivores et gradients abiotiques

L'étude de l'effet des gradients environnementaux sur les interactions plantes-insectes herbivores est depuis longtemps sujette à débat. Bien que l'idée générale, qui propose que l'intensité de ces interactions s'intensifie à mesure que l'on s'approche de l'équateur et que les stratégies de défense des plantes suivent ce même patron, ait été longtemps acceptée (Dobzhansky, 1950 ; MacArthur, 1972 ; Coley & Aide, 1991 ; Coley & Barone, 1996 ; Van Alstyne *et al.* 2001 Schemske *et al.* 2009), ce cadre théorique a été récemment largement remis en cause. Les résultats contradictoires dans ce domaine sont

nombreux, en témoignent deux travaux de la même équipe (Adams *et al.* 2009 et Zhang *et al.* 2011) qui sur un même gradient ont trouvé des résultats opposés (corrélation négative entre température et herbivorie mesurée sur des feuilles collectées sur des arbres adultes au pic de végétation et corrélation positive avec une mesure d'herbivorie faite sur des feuilles collectées dans des pièges à litière) sans pour autant être discutés. De plus, les récents travaux de Moles et collègues (Moles *et al.* 2011 a et b), qui présentent une théorie alternative, illustrent la fragilité des fondements de ces théories (Johnson & Rasmann, 2011). En effet, à travers une première méta-analyse, ils montrent qu'il n'existe pas d'évidence d'une corrélation négative entre latitude et herbivorie pour de nombreux écosystèmes et trouvent parfois même une corrélation positive (ils ne retrouvent le patron classique que dans 18 % des cas étudiés ; Moles *et al.* 2011 a). De plus, à travers une seconde étude empirique, ils réfutent l'idée de l'augmentation des défenses des plantes à mesure que la latitude diminue (Moles *et al.* 2011 b). Dans ce cas, ils présentent même un patron inverse dans lequel les défenses des plantes semblent plus développées à mesure que la latitude augmente (Moles *et al.* 2011 b, voir aussi Figure 29).

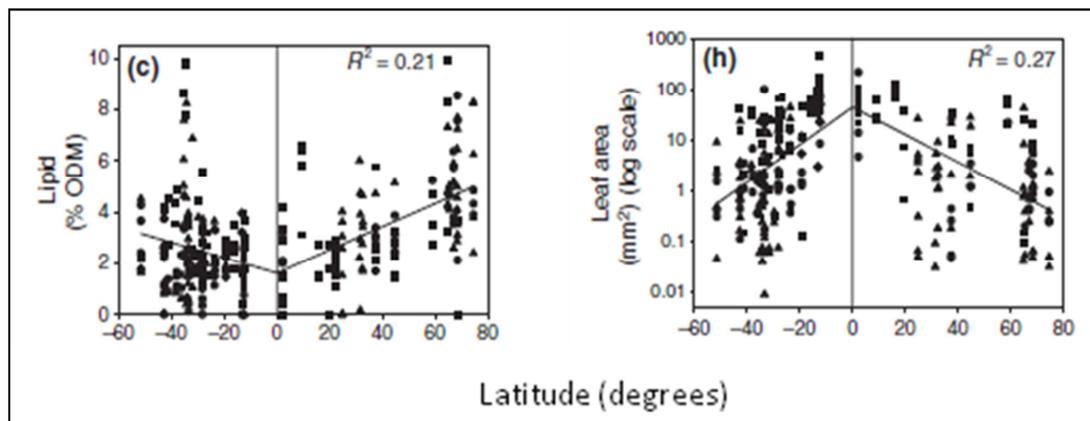


Figure 29 : Exemple de variation latitudinale de traits associés aux défenses anti herbivores des plantes (extrait de Moles et al, 2011 b)

En accord avec Moles et collègues, nos résultats ne confirment pas l'idée d'une simple diminution linéaire de l'herbivorie vers les climats les plus froids. En effet, bien que nous ayons trouvé une diminution de l'herbivorie vers les climats les plus froids, nous avons également mis en évidence une diminution du taux d'herbivorie pour les climats les plus chauds (diminution du taux d'herbivorie vers les deux extrêmes climatiques du gradient représentant tous des milieux peu productifs, limités par l'aridité au sud et le froid au nord). À travers nos résultats, il apparaît que le gradient de latitude est un gradient

complexe qui est source de confusion, et que par conséquent une description fine de ce gradient permet de mieux comprendre les variations d'intensité de ces interactions. Plus précisément, il semblerait, comme pour les interactions plantes-plantes, que ce soit principalement le rapport entre température et précipitation qui soit indispensable à la compréhension du fonctionnement du système.

Dans leur étude sur les défenses des plantes, Moles et collègues ont proposé que contrairement à ce qui est généralement établi, ce ne soit pas seulement la pression d'herbivorie qui induise les stratégies de défense des plantes, mais également les conditions climatiques. Les conditions climatiques limitant la croissance des plantes entraîneraient également le développement de stratégies de défense dans une optique de conservation de la ressource. Dans ce cas, les stratégies de défense ne seraient plus seulement une conséquence, mais également une cause de la variation du taux d'herbivorie en fonction des conditions climatiques. Nos résultats (suivi de population naturelle et expérimentation) montrent que le patron de variation de l'herbivorie est lourdement influencé par la distribution des espèces et que d'autre part les espèces végétales présentent des capacités de résilience importantes en milieu productif (régénération et croissance rapide) alors qu'à l'inverse les espèces de milieux peu productifs ont tendance à développer des caractéristiques en lien avec des stratégies de défense. Cependant, une limite importante de notre étude est de ne pas avoir directement mesuré les traits reliés aux stratégies de défense des insectes. Néanmoins, puisque l'expérimentation est restée en place, il serait possible d'explorer plus en détail la variation de ces traits.

Pour résumer, nos résultats attestent l'idée que le taux d'herbivorie a tendance à diminuer à mesure que le climat devient limitant pour la croissance des végétaux (que ce soit par l'aridité ou le gel). Ce patron est probablement influencé d'une part par un effet direct du climat sur les populations herbivores et d'autre part par un effet du climat sur les stratégies de défense des plantes en lien avec les stratégies d'économie de ressource. Cependant, il semblerait que ces facteurs ne soient pas les seuls à pouvoir affecter ces interactions, les populations d'insectes peuvent aussi être affectées par leurs ennemis naturels (prédateur, parasitoïde ou autre) (Bjorkman *et al.* 2011).

Interactions directes plantes–μ-organismes du sol et gradients abiotiques

L'importance majeure des communautés microbiennes telluriques sur la structure et le fonctionnement des communautés végétales est aujourd'hui établie (Packer & Clay 2000, Klironomos 2002, Reinhart *et al.* 2003, Bardgett & Wardle 2010, Heil 2011). Par exemple, il a été montré qu'elles jouent un rôle important dans les processus de coexistence des espèces végétales à travers des effets « *Janzen-Connell* » (Packer 2000 ; Mangan *et al.* 2010). Ou encore qu'elles peuvent être déterminantes dans les processus d'invasion à travers des effets « *Enemy Realise Hypothesis* » (Reinhart *et al.* 2003). Cependant, la place que pourraient occuper ces interactions dans la réponse des communautés végétales face aux variations du climat reste encore mal connue (voir Van der Putten 2010 pour une revue).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons tenté d'apporter quelques éléments de réponse au sujet de l'effet du climat sur les interactions plantes–μ-organismes du sol. Nous avons mis en évidence un patron dans lequel l'effet négatif des μ-organismes du sol provenant d'un climat chaud est globalement plus fort que celui de communautés provenant d'un climat froid. Ce résultat est en accord avec les rares autres résultats issus de la littérature qui ont montré que les communautés de pathogènes du sol semblent être limitées par la température (Ruess *et al.* 1999 ; Marcais *et al.* 2004 ; Vacher *et al.* 2008). Par exemple, une approche de modélisation a montré que suite à un réchauffement l'activité négative des pathogènes du sol (notamment des *pythium*) pouvait être augmentée (Brasier 1996). De plus, il a été montré que des espèces végétales de climat chaud pourraient être facilitées lors de colonisation de milieux aux climats plus froids par des effets d'« *Enemy Realise Hypothesis* » principalement dus à l'absence de pathogènes spécialistes (Van Grunsven *et al.* 2007). Ce dernier résultat renforce là encore notre étude et ouvre la question de la relation entre pathogènes généralistes/spécialistes et climat. Ainsi, il semblerait que les pathogènes spécialistes pourraient être déterminants dans les patrons observés, car ils présentent une double dépendance au climat, plus marquée que les généralistes. En effet, ils sont à la fois influencés par le climat et par les densités et la distribution d'hôtes potentiels. En accord avec cette idée, dans notre étude nous avons proposé que ce soit principalement les pathogènes spécialistes d'un même groupe de plantes qui soient responsables des variations observées (le groupe des *pythium*, pathogène spécialiste des *Fagaceae*). De tels effets rétroactifs de la communauté végétale sur ces interactions pourraient s'avérer déterminants pour comprendre l'impact des

changements climatiques (Staddon *et al.* 2003 ; Fujimura *et al.* 2008). Cependant, cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée directement dans notre étude, car nous ne disposons pas de données sur la composition spécifique des communautés de μ -organismes du sol. Ainsi, apparaît l'intérêt de coupler le type d'approche expérimentale que nous avons développé avec une analyse génétique décrivant la communauté du sol pour avoir une image claire du fonctionnement du système. Perspective dans laquelle nous nous sommes placés au cours d'une seconde expérimentation comprenant des collaborations avec des études de biologie moléculaire (dont les résultats ne sont pas encore disponibles dans le cadre de cette thèse).

Bien que nos résultats soient globalement en accord avec la littérature, nous avons pu noter plusieurs limites importantes dans notre approche. Tout d'abord, dans cette étude nous avons testé l'effet de communauté du sol provenant de climats différents, mais nous n'avons pas exploré l'effet des variations du climat sur ces communautés du sol (expérimentation en conditions contrôlées). Il serait intéressant de compléter notre étude par une modification des conditions climatiques des différentes communautés du sol analysées. Une approche intéressante serait d'utiliser des méthodes de transplantation de sol le long de gradients environnementaux ou des expérimentations de variation des conditions climatiques en mésocosme.

Une autre lacune importante de notre étude réside dans le fait que notre approche expérimentale n'a pas permis d'aborder la question de l'effet des variations du climat sur les interactions positives telles que la mycorhization. Nous avons identifié ce problème comme étant principalement dû à une durée d'expérimentation trop courte pour permettre à ces interactions de s'exprimer. Or, la communauté des μ -organismes du sol est particulièrement connue pour avoir des effets positifs importants sur les communautés végétales et la non-prise en compte de ces effets implique de prendre nos résultats avec un certain recul. En effet, l'effet net des μ -organismes du sol sur les communautés végétales est déterminé par la balance entre ces effets positifs et négatifs. De plus, la littérature illustre que ce type d'interactions présente une forte sensibilité aux conditions climatiques. Par exemple, il a été montré qu'une augmentation de la température du sol a tendance à augmenter l'efficacité de la mycorhization (Rillig *et al.* 2002). À l'inverse, l'absence de mycorhization suite à un déplacement d'espèces induites par les variations du climat peut limiter la capacité colonisatrice des espèces par une perte de l'effet bénéfique dû à cette interaction (Richardson *et al.* 2000). Par conséquent il semblerait que les études sur ce type d'interactions nécessitent un suivi à long terme pour permettre

d'analyser l'ensemble des effets des μ -organismes du sol et ainsi avoir une image plus complète de l'effet du climat sur ce type d'interactions.

Une généralisation possible ?

À travers ces trois exemples, il semble que la vision théorique qui voudrait que les interactions biotiques soient plus intenses dans les climats chauds et productifs que dans les climats froids peu productifs ait tendance à se vérifier pour toutes ces interactions, qu'elles soient d'un même niveau trophique ou non (en accord avec l'idée proposée par Dobzhansky 1950). Cependant, les mécanismes sous-jacents à ces interactions sont très différents et les théories développées pour les expliquer sont basées sur des gradients différents (latitude, stress lié à la productivité), ce qui limite les comparaisons possibles. Ainsi, à travers cette étude, il apparaît qu'une perspective intéressante serait de dépasser la description classique des gradients environnementaux à la base de ces théories (latitudes, altitude ou stress de la communauté) en la remplaçant par une approche plus descriptive des variables abiotiques qui les composent et qui sont elles directement impliquées dans les mécanismes à la base des interactions. En particulier, nos résultats suggèrent que dans un premier temps cette approche devrait se concentrer sur le rapport température/précipitations qui semble avoir une importance majeure.

3) Prise de conscience de la complexité des systèmes

Historiquement, ce sont majoritairement les interactions entre paires d'espèces qui ont modelé notre vision de la place des interactions biotiques dans les processus d'assemblage des communautés (Connolly *et al.* 2001). La logique de recherche suit généralement un cheminement allant du plus simple vers le plus complexe. Dans le cas de l'étude des interactions biotiques, ce schéma de pensée a été intuitivement corrélé à l'importance des interactions elles-mêmes. Ainsi, les interactions directes ont rapidement été présentées comme un élément majeur du fonctionnement des écosystèmes au détriment des interactions de niveau plus complexe qui ont quant à elles longtemps reçu une attention limitée. Bien que cette dichotomie ait tendance à s'effacer, et que de nombreuses études aient décrit des systèmes en abordant un niveau important de complexité des interactions (voir par exemple Weigelt *et al.* 2007), ce phénomène s'exprime encore fortement dès lors que l'on s'intéresse à la variation des interactions le

long de gradients environnementaux. Comme nous l'avons vu dans les parties précédentes, le cadre théorique développé autour des relations entre gradients environnementaux et interactions biotiques néglige les interactions indirectes. Or, nous avons vu dans l'introduction que se limiter à un petit nombre d'interactions directes conduit à une vision trop partielle du fonctionnement des communautés (voir l'exemple de la transitivité en introduction pour la facilitation indirecte).

Une des raisons de la « non-prise en compte » de la complexité réside probablement dans l'approche expérimentale elle-même. En effet, le fondement de ces grandes théories est souvent basé sur une approche expérimentale. Or, toute manipulation d'un système impose des simplifications. Ainsi, dans l'étude des interactions biotiques, la simplification évidente est apparue en traitant seulement l'effet direct d'une espèce A sur une espèce B. En tentant de nous affranchir de cette simplification, grâce à l'utilisation de dispositifs complexes, nous avons abordé la question des relations entre interactions biotiques et gradients environnementaux à niveau de complexité supérieure pour le cas des interactions plantes-plantes (et pas les autres interactions).

Des interactions indirectes

Les interactions indirectes entre plantes se déroulent suivant plusieurs processus. Elles peuvent être dues à des modifications de l'abondance d'un compétiteur. Dans notre cas, la canopée peut potentiellement limiter l'effet compétitif de la strate herbacée sur la régénération en limitant sa densité. Elles peuvent également être dues à des effets non additifs. Dans ce cas, la compétition pour la lumière de la canopée pourrait augmenter l'effet compétitif sur l'eau du sol des herbacées sur la régénération par des effets de synergie non additifs (une plante stressée par un facteur verra sa sensibilité aux autres paramètres environnementaux accrue). Pour plus de clarté, la figure 30 vous présente ces deux mécanismes différents.

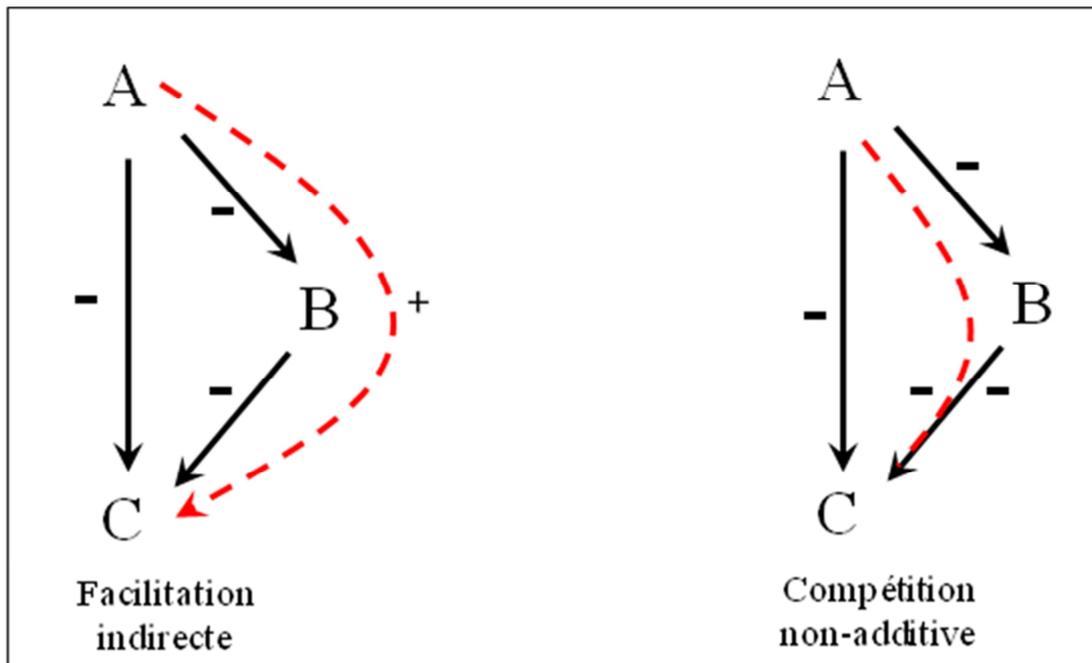


Figure 30 : (A gauche) facilitation indirecte par limitation de l'effet d'un compétiteur. (A droite) Compétition non-additive du à la synergie de deux effets compétitifs (par exemple, les effets de compétition pour l'eau de A sur C augmente l'effet négatif de la compétition pour la lumière de B sur C)

Pour que ces interactions indirectes puissent exister, il semblerait qu'il soit nécessaire que les interactions directes entre les différents protagonistes soient basées sur des variables différentes. Cette idée est soutenue par Levine (1999) qui propose que la facilitation indirecte entre 3 espèces de plantes puisse exister dès lors que les interactions entre espèces se font sur des ressources différentes. Au cours de notre analyse, nous avons bien retrouvé un effet de ces deux types d'interactions indirectes. Dans notre cas, deux ressources différentes paraissent entrer en jeu, la lumière et l'eau, en accord avec les théories de Levine. L'analyse de la distribution de ces interactions le long du gradient abiotique nous a montré que l'interaction indirecte dominante semblait être la facilitation indirecte et qu'elle avait tendance à s'exprimer majoritairement dans les climats chauds et productifs, là où la compétition directe est la plus intense. Les interactions indirectes semblent tamponner pour certaines espèces l'effet des interactions directes dans ce cas. Dans un contexte de changement climatique, la facilitation indirecte pourrait donc limiter l'augmentation de l'effet compétitif direct induit par une augmentation de la température. Cette idée est en accord avec les rares études ayant abordé le sujet qui ont toutes mis en évidence la même relation entre facilitation directe et compétition indirecte (Seifan *et al.* 2010 ; Cuesta *et al.* 2010 ; Le Bagousse-Pinguet *et al.* 2012). Un exemple récent est l'étude de

Le Bagousse-Pinguet et al (2012) qui montre une augmentation de la facilitation indirecte avec la fertilisation pour des communautés aquatiques. À travers ces résultats soulignant l'importance des interactions indirectes, il apparaît que le fonctionnement des communautés végétales ne peut être décrit par une simple somme d'effets directs entre les organismes qui la compose. De plus, la nécessité d'aborder les interactions dans un niveau de complexité supérieur à de simples effets directs est déjà apparue au travers des études testant différents assemblages de communauté. Par exemple, il a été montré que pour comprendre l'effet de la compétition sur la structure d'un système végétal qui comporte plus deux types d'espèces, seule une approche capable d'explorer à la fois les effets additifs et non additifs permettrait d'expliquer les résultats des interactions biotiques (Weigelt *et al.* 2007).

Pour comprendre le fonctionnement des communautés végétales, les interactions entre plantes ne sont pas les seules à nécessiter une prise en compte de la complexité. Des effets complexes non additifs ont également été mis en évidence au niveau des interactions multi-trophiques. Par exemple, il a été montré que la prédation réalisée par les oiseaux sur les insectes herbivores en forêt limite le taux d'herbivorie sur de jeunes arbres (Giffard *et al.* 2011). Cet effet des prédateurs des insectes herbivores a même été proposé comme une explication pour les variations des taux d'herbivorie avec la température (Bjorkman *et al.* 2011). D'autres travaux ont montré que la présence de mycorhizes arbusculaires influençait la capacité compétitrice des espèces végétales (Gross et al, 2010). Dans cette thèse, nous avons aussi proposé qu'il puisse exister un effet indirect de la composition de la communauté végétale sur la régénération via un effet sur les communautés de μ -organismes du sol. Une revue de la littérature récente (Tylianakis *et al.* 2008) a défendu le point de vue selon lequel ce serait l'ensemble des différentes interactions biotiques – directes et indirectes – à tous les niveaux du réseau trophique qui doivent être prises en compte pour comprendre l'impact des changements climatiques sur les communautés végétales (figure 31).

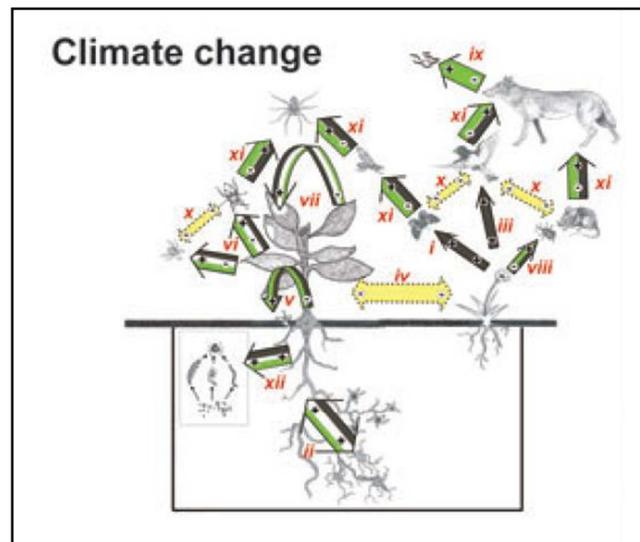


Figure 31 : Réponse des interactions biotiques clés aux changements climatiques (d'après Tylianakis et al. 2008).

Pour le processus de régénération des arbres (en prenant comme exemple le cas du hêtre), la Figure 32 résume l'ensemble des interactions que nous avons analysées et leurs variations entre un climat chaud et un climat froid.

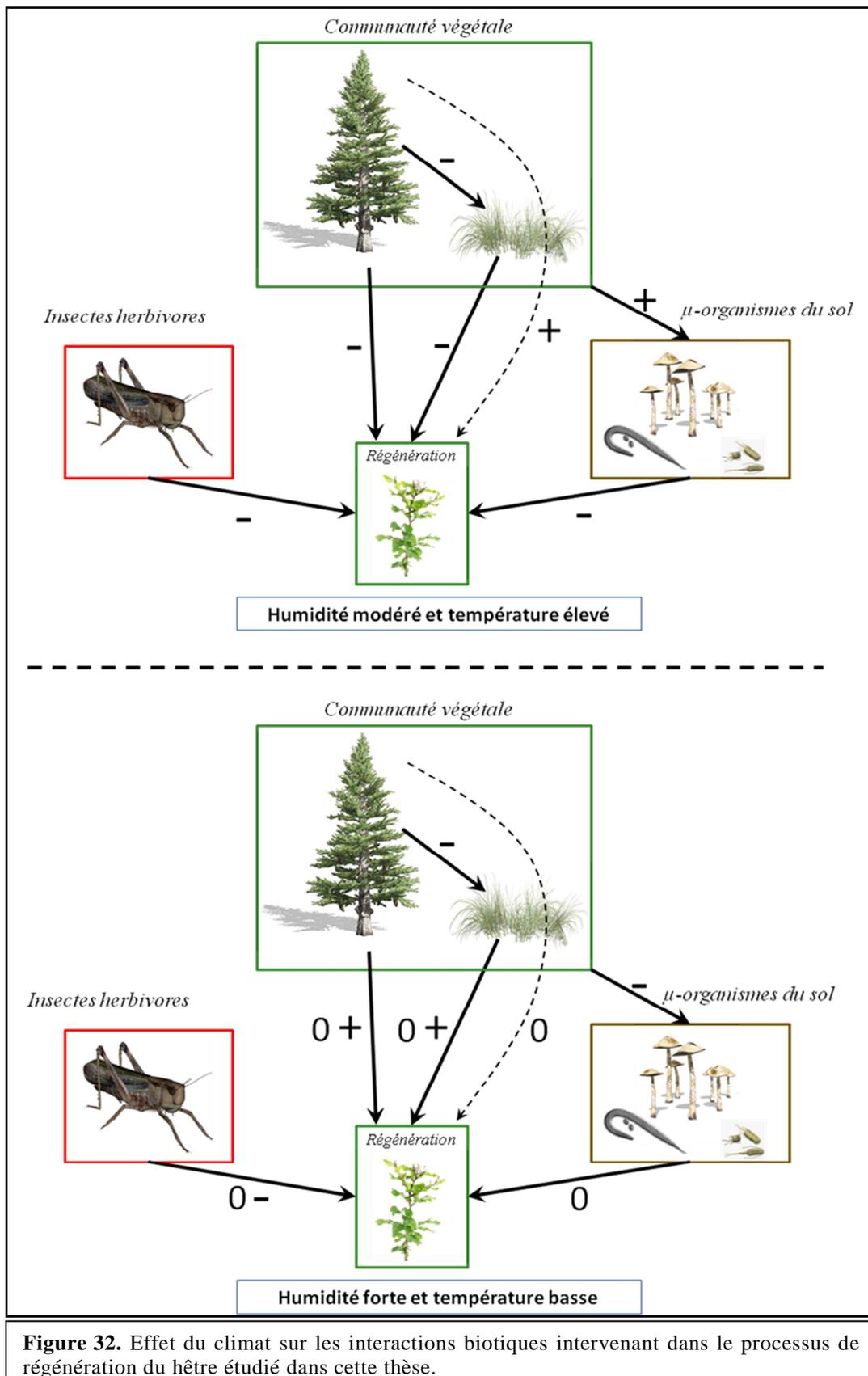


Figure 32. Effet du climat sur les interactions biotiques intervenant dans le processus de régénération du hêtre étudié dans cette thèse.

Conclusion sur la complexité

À travers nos résultats et l'ensemble des études présentées, il est évident que la description des interactions à un niveau de complexité supérieur aux simples interactions directes améliorerait fortement notre compréhension du fonctionnement des écosystèmes (Weigelt *et al.* 2007). De plus, dans un contexte de changements globaux, les forçages climatiques ou anthropiques vont intervenir directement sur ce système complexe et ainsi modifier le résultat de ces interactions (Tylianakis *et al.* 2008). Mais une approche intégrant toute la diversité et la complexité des interactions d'un système vivant est bien évidemment utopique. Il est donc indispensable d'arriver à représenter cette complexité tout en limitant le nombre de paramètres à étudier.

4) Modéliser la complexité : vers une approche mécanistique

Au cours du XX^e siècle, la majorité des travaux ont produit des indices qui traduisent directement l'effet d'une espèce A sur une espèce B (par exemple à travers un indice de compétition). Ainsi, quand, dans les années 80, les chercheurs ont tenté de coupler les études empiriques à l'approche modélisation, ils ont été confrontés à un problème directement lié à cette représentation des interactions. En effet, à partir d'indices d'interactions par paires d'espèces, une complexification du modèle augmentera le nombre de paramètres au carré du nombre d'effets ajoutés (n^2) s'il ne prend que les interactions directes, et au cube (n^3) s'il intègre les interactions indirectes (Pacala *et al.* 1996). Par conséquent, cette approche limite directement le niveau de complexité qui peut être pris en compte. De plus, elle est très éloignée de la représentation que l'on peut se faire du fonctionnement d'un écosystème. Modéliser la complexité des écosystèmes sans céder à une inflation démesurée du nombre de paramètres nécessite une description mécaniste des interactions (Pacala *et al.* 1996). On peut analyser par exemple la compétition entre plusieurs espèces de plantes à travers leur effet sur une ressource (par exemple la lumière, voir Pacala *et al.* 1996). Dans ce cas, un modèle mécaniste comportera un nombre de paramètres qui n'augmentera que de manière linéaire en fonction du nombre d'espèces (nombre d'espèces x nombres de ressources). De plus, sa structure sera beaucoup plus proche de la représentation que l'on peut se faire du fonctionnement d'un écosystème. Partant de cette constatation, il est clair que l'étude des

interactions biotiques doit aujourd'hui se faire avec une description mécaniste des processus sous-jacents.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons cherché à représenter au maximum les processus sous-jacents aux interactions. Nous discuterons surtout cette description mécaniste pour les interactions entre plantes, car nous avons pu aller plus loin pour ces interactions que pour les interactions multi-trophiques. Bien que le but premier de notre expérimentation sur les interactions entre plantes ait été de produire à terme un modèle mécaniste, présentant les interactions entre canopée, végétation au sol et régénération à travers leurs effets sur la lumière, la température et l'humidité du sol, nous n'y sommes pas encore parvenus. Pour l'instant, nous avons décrit séparément les effets des différents composants entre eux et leurs effets sur les ressources. Cela représente une première étape vers une description mécaniste totale du système. À travers cette approche, nous avons pu isoler plusieurs effets sur les ressources permettant d'expliquer les effets des interactions directes et indirectes sur la régénération. Nous avons par exemple montré que les effets de protections contre les températures froides pouvaient expliquer l'effet positif de la canopée en haute altitude ou encore que la consommation en eau des herbacées en milieu chaud pouvait partiellement expliquer leur effet négatif en basse altitude. Compte tenu de l'imprécision de certaines de nos mesures sur plusieurs paramètres micro-environnementaux (principalement due à la qualité des appareils utilisés, ex : humidité du sol) je ne suis pas sûr que l'utilisation seule des données collectées permettra à terme de réaliser « l'ambitieux » modèle initialement prévu. Il semble nécessaire de compléter notre expérimentation par des études plus précises sur chaque processus comme par exemple la sensibilité de la survie des plantules au gel. L'utilisation des modèles Bayésiens Hiérarchique pourrait ensuite permettre d'utiliser ces différentes sources de données pour calibrer un modèle statistique représentant les processus et les interactions directes et indirectes dans la phase de régénération (voir Clark & Gelfand 2006 pour une présentation plus précise de l'approche).

5) Des interactions biotiques à la structure des populations

Comme je l'ai souvent rappelé dans cette thèse, les interactions biotiques interviennent dans le processus d'assemblage des communautés végétales. Dès lors se pose la question de faire un lien entre résultat des interactions et démographie des populations. Il est évident que le

résultat des interactions peut fortement varier entre les différentes étapes du cycle démographique des espèces. Par exemple, il a été mis en évidence qu'entre le stade plantules (individus de moins de 15 cm) et le stade jeunes arbres (individus de taille supérieure à 50 cm), l'effet compétitif de la canopée sur la survie diminuait fortement (Kunstler *et al.* 2009). Ainsi, il devient indispensable d'analyser l'effet d'une interaction biotique sur l'ensemble du cycle démographique pour en déterminer le réel effet sur la population (Freckleton *et al.* 2009). En outre, pour prédire l'effet d'une interaction, il est également nécessaire d'avoir une vision continue des interactions afin de pouvoir modéliser les effets densité dépendance. Ainsi, les études ayant simplement une approche « neighborhood removal » qui ne quantifie pas la densité des compétiteurs et ne donne qu'une information sur le sens d'une interaction, ne permettent pas de représenter les processus de régulation des populations qu'exercent les interactions biotiques (Freckleton *et al.* 2009). C'est pourquoi dans cette thèse nous avons mesuré l'effet compétitif de la canopée des arbres adultes par une mesure continue de la lumière interceptée, ce qui devrait permettre à terme de modéliser des effets densité dépendance. Pour la question de la démographie, et bien qu'il ait été question à l'origine de travailler sur l'ensemble du cycle démographique des arbres, cela s'est révélé irréalisable. En effet, ce cycle inclut de nombreuses étapes (figure 33) et leurs études simultanées nécessitent des moyens supérieurs à ceux pouvant être mis en place à l'échelle d'une thèse. Les résultats de cette thèse sur la phase de régénération devront être mis en commun avec d'autres études portant sur les autres stades comme la croissance et la mortalité des arbres adultes ainsi que sur la production de graines, ceci afin de couvrir l'ensemble du cycle démographique (Figure 33).

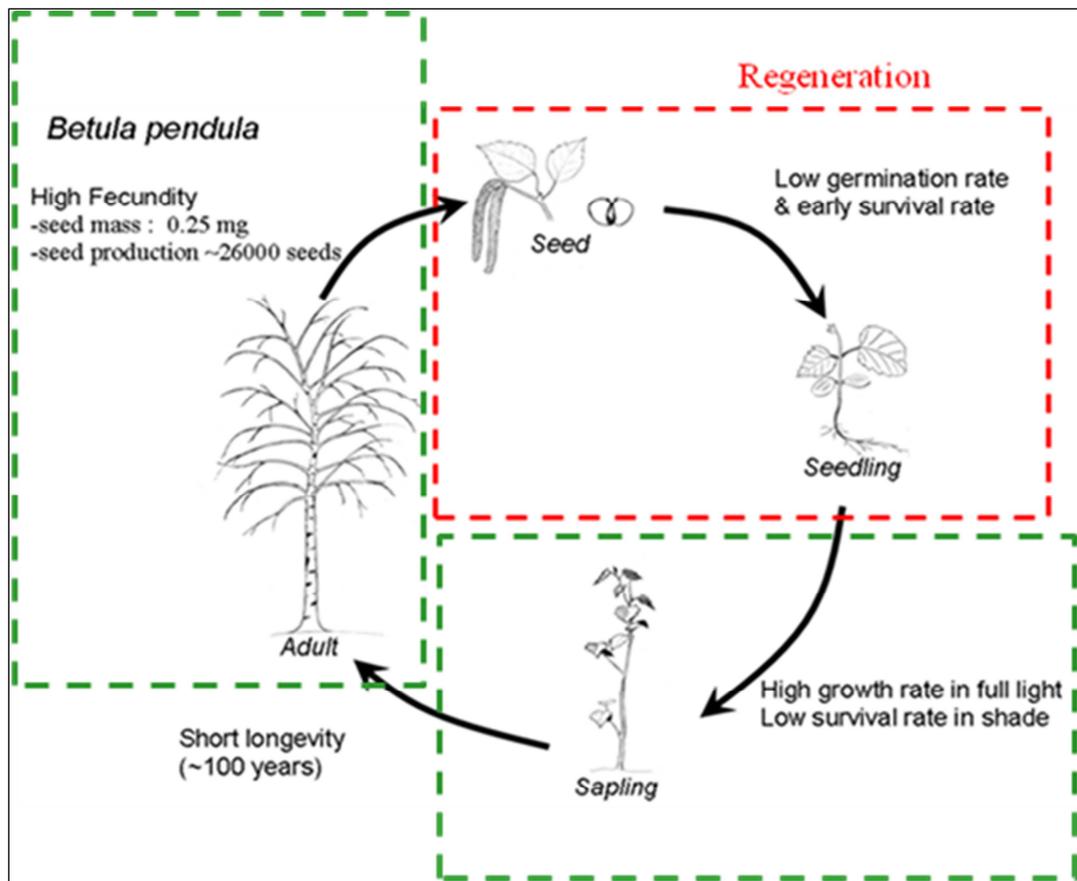


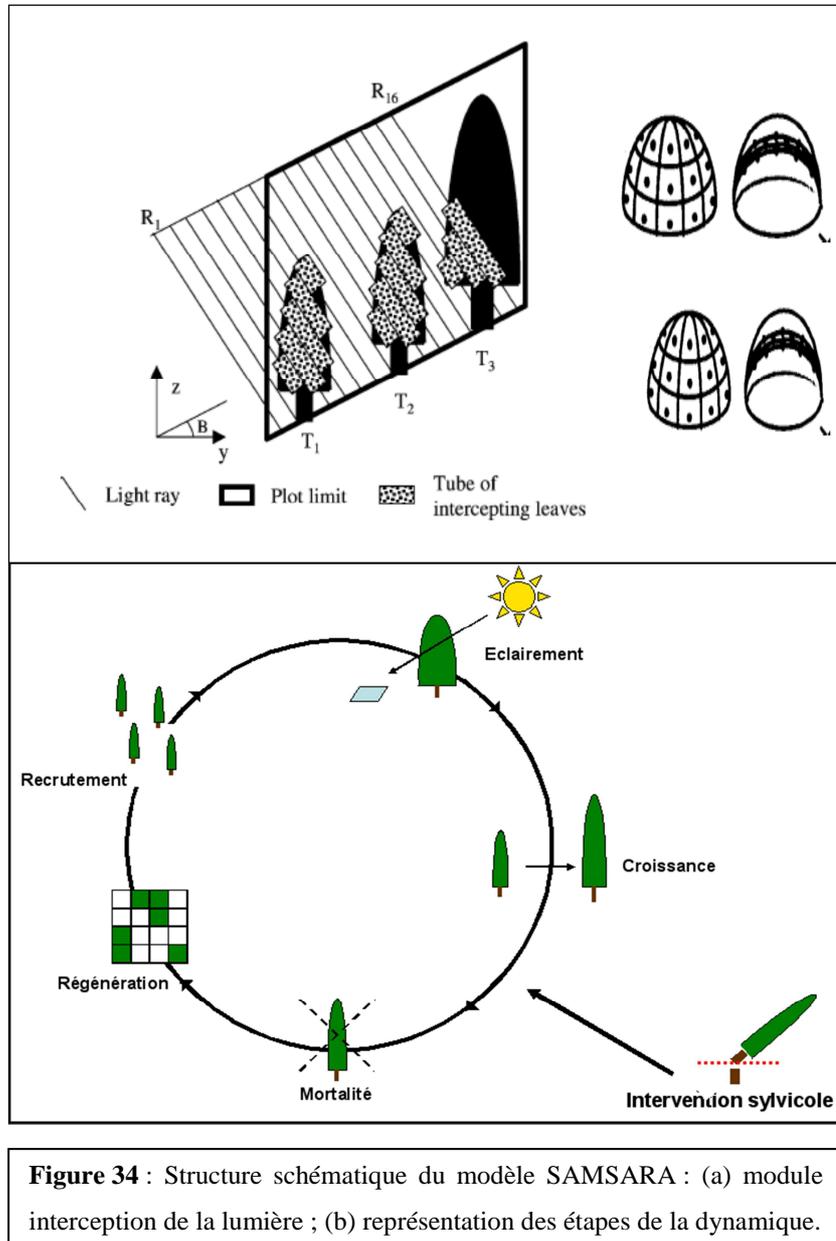
Figure 33 : Cycle démographique de *Betula pendula*. Le cadre rouge représente la phase de régénération étudiée durant la thèse. Les cadres verts représentent les étapes qui restent à étudier.

6) Intégration des interactions biotiques dans les modèles de dynamique forestière

Pour conclure cette thèse, nous avons cherché à proposer une vision à plus long terme des retombées potentielles de nos travaux et leur donner ainsi une dimension un peu plus appliquée. Aussi, cette dernière partie d'ouverture a pour but de présenter comment nos travaux pourraient être intégrés à des modèles existants de dynamique forestière. Ceci permettrait alors d'explorer comment les relations entre régénérations et interactions biotiques pourraient influencer l'impact des changements climatiques sur les forêts de montagne.

Le modèle **Samsara** est un modèle individu centré (développé sous la plateforme Capsis) qui décrit les processus de compétition pour la lumière pour les arbres le long du cycle démographique (Courbaud *et al.* 2003 ; Figure 34) et permet de tester différents scénarii d'intervention sylvicole. Cependant, actuellement, ce modèle ne prend en compte que

l'interaction directe de la canopée sur les semis via un effet lumière, pour des conditions d'environnement standard. Nos travaux pourraient être utilisés pour enrichir ce modèle en prenant en compte d'une part l'effet d'un gradient environnemental et d'autre part les interactions avec d'autres niveaux trophiques et les interactions indirectes.



De plus, l'IRSTEA de Nogent a récemment développé un modèle de régénération (également implémenté sous Capsis) qui décrit la compétition avec la strate herbacée (pour la lumière et pour l'eau) appelé **RReShar** (Regeneration and Resource Sharing). Ainsi, les données de cette thèse devraient permettre de paramétrer ce type de modèle pour les forêts de montagne et d'inclure l'effet des variations du climat sur ces processus. À travers la mise en commun de ces deux modèles, nous pourrions alors envisager de faire des simulations pour analyser l'effet

des changements climatiques sur les forêts, et par exemple tenter de comprendre si ces effets pourraient être dus à des phénomènes tels que des blocages de la phase de régénération.

Pour finir, nous pourrions tester comment différents scénarii de gestion d'intensité variable pourraient influencer les interactions biotiques, en particulier les interactions complexes entre canopée, végétation au sol et régénération. Cette capacité à tester les relations entre gestion et changement climatique nous permettrait d'éclaircir la question de la mise en place d'une gestion adaptée aux changements climatiques. Une solution proposée est d'augmenter le niveau d'ouverture des peuplements forestiers afin de limiter la compétition pour l'eau entre les arbres adultes (Legay & Mortier 2005). Or, cette solution ne prend pas en compte les effets de l'ouverture du peuplement sur la végétation au sol qui pourraient entraîner un blocage de la régénération. Par conséquent, pouvoir tester ces différents effets par simulation avant l'application de plans de gestion représenterait un atout majeur.

BIBLIOGRAPHIE

- Abadie J-C, Püttsepp Ü, Gebauer G, Faccio A, Bonfante P, Selosse MA .2006.** *Cephalanthera longifolia* (Neottieae, Orchidaceae) is mixotrophic: a comparative study between green and nonphotosynthetic individuals. *Canadian Journal Botany* **84**: 1462–1477
- Abd Latif Z, Blackburn GA. 2010.** The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of biometeorology* **54**:119-29.
- Adams JM, Zhang Y. 2009.** Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America *Journal of Ecology* **97**: 933-940.
- Adams JM, Zhang Y, Basri M, & Shukor N. 2009.** Do tropical forest leaves suffer more insect herbivory? A comparison of tropical versus temperate herbivory, estimated from leaf litter. *Ecological Research* **24**: 1440-1703.
- Allen CD & Breshears D.D. 1998.** Drought-induced shift of a forest-woodland ecotone: Rapid landscape response to climate variation *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95**: 14839-14842.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kizberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N. 2010.** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* **259**: 660-684.
- Andrew NR, & Hughes L. 2005.** Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. *Oikos* **108**: 176–182.
- Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos J. 2005.** Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* **210**: 117-129.
- Aussenac G. 2000.** Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* **57**: 287-301.
- Badeau V et al. 2004.** Modélisation et cartographie de l'aire climatique potentielle des grandes essences forestières française. *Rapport CARBOFOR INRA*.
- Bader MY, van Geloof I, Rietkerk M. 2007.** High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* **191**: 33-45.
- Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH,**

- Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB. 2002.** Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperatures on insect herbivores. *Global Change Biology* **8**: 1-16.
- Ball MC, Egerton JJ, Lutze JL, Gutschick VP, Cunningham RB. 2002.** Mechanisms of competition: thermal inhibition of tree seedling growth by grass. *Oecologia* **133**: 20-130.
- Bardgett, RD & Wardle DA. 2010.** Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes and Global Change. Oxford University Press (Oxford Series in Ecology and Evolution).
- Batllori E, Camarero JJ, Ninot JM, Gutierrez E. 2009.** Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming. *Global Ecology and Biogeography* **18**: 460–472.
- Bee JN, Kunstler G, Coomes DA. 2007.** Resistance and resilience of New Zealand tree species to browsing. *Journal of Ecology* **95**: 1014-1026.
- Beckage B, & Clark JS. 2003.** Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* **84**:1849–1861.
- Beckage B, Osborne B, Gavin DG, Pucko C, Siccama T, Perkins T. 2008.** A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**: 4197-4202
- Benichou P & Le Breton O. 1987.** Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie* **7**: 23–34.
- Bertness M & Callaway RM. 1994.** Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 191–193.
- Bertness MD & Hacker SD. 1994.** Physical Stress And Positive Associations Among Marsh Plants. *American Naturalist* **144**: 363-372.
- Björkman C, Berggren Å, Bylund H. 2011.** Causes behind insect folivory patterns in latitudinal gradients. *Journal of Ecology* **99**: 367-369.
- Bolser R C & Hay ME. 1996.** Are tropical plants better defended? Palatability and defenses of temperate vs. tropical seaweeds *Ecology* **77**: 2269–2286.
- Booth MG & Hoeksema JD. 2010.** Mycorrhizal networks counteract competitive effects of canopy trees on seedling survival *Ecology* **91**: 2294-302.
- Breshears DD et al. 2005.** Regional vegetation die-off in reponse to global-change-drought-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 15144-15148.

- Brasier CM. 1996.** Phytophthora cinnamomi and oak decline in southern Europe. *Annals of Forest science* **53**: 347–358.
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL. 2008.** Colloquium paper: microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**: 11505-11.
- Brooker R, Kikvidze Z, Pugnaire FI, Callaway RM, Choler P, Lortie CJ, Michalet R. 2005.** The importance of importance. *Oikos* **109**: 63–70.
- Brooker RW. 2006.** Plant-plant interactions and environmental change. *New Phytologist* **171**: 271-84.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielborger K, Travis JM, Anthelme F. 2008.** Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* **96**: 18-34.
- Bugmann H. 2001.** A review of forest gap models. *Climate Change* **51**: 259
- Cade BS & Noon BR. 2003.** A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontier in Ecology and the Environment* **1**: 412-20.
- Callaway RM. 1998.** Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. *Oikos* **82**: 561-573.
- Callaway RM. 2007.** *Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Callaway RM & Walker L R. 1997.** Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**: 1958-1965.
- Canham CD, McAninch JB, Wood DM. 1994.** Effects of the Frequency, Timing, and Intensity of Simulated Browsing on Growth and Mortality of Tree Seedlings. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 817-825.
- Chase JM, Leibold MA. 2003.** *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chapin FS III, Giblin AE, Laundre JA, Nadelhoffer KJ, Shaver GR. 1995.** Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* **76**: 694-711.
- Choler P, Michalet R, Callaway RM. 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

Clark JS, Beckage B, Camill P, Cleveland B, HilleRisLambers J, Lichter J, McLachlan J, Mohan J, Wyco P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86**: 1-16

Clark JS & Gelfand AE. 2006. A future for models and data in environmental science. *Trends in Ecology & Evolution* **21**: 375-380.

Close D, McArthur C, Paterson S, Fitzgerald H, Walsh A, Kincade T. 2003. Photoinhibition: a link between effects of the environment on eucalypt leaf chemistry and herbivory. *Ecology* **84**: 2952–2966.

Coley PD, Bryant JP, Chapin FS. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* **230**: 895–899.

Coley PD & Aide TM. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Pages 25–49 in P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, and W. W. Benson, editors. *Plant–animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.

Coley PD & Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematic* **27**: 305–335.

Coll L, Balandier P, Picon-Cochard C, Prévosto B, Curt T. 2004. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* **60**: 593-600.

Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in forest trees. *Dynamics of Populations* (eds P.J. den Boer & G.R. Gradwell), pp. 298–312. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Connolly J, Wayne P, Bazzaz FA. 2001. Interspecific competition in plants: How well do current methods answer fundamental questions? *American Naturalist* **157**: 107–125.

Coomes DA & Grubb PJ. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 283-291.

Courbaud B, de Coligny F, Cordonnier T. 2003. Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology*. **116**: 1–18.

Cramer W *et al.* 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* **7**: 357-373.

Cuesta B, Villar-Salvador P, Puértolas J, Rey Benayas JM, Michalet R. 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology* **98**: 687-696.

- Dawes, M, Hättenschwiler S, Bebi P, Hagedorn F, Handa IT, Körner C, Rixen C. 2011.** Species-specific tree growth responses to 9 years of CO₂ enrichment at the alpine treeline. *Journal of Ecology* **99**: 383–394.
- Davis AJ, Jenkinson LS, Lawton JH, Shorrocks B, Wood S. 1998.** Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* **391**: 783–786.
- Dobzhansky T. 1950.** Evolution in the tropics. *American Scientist* **38**: 209–221.
- Dullinger S, Dirnböck T, Grabherr G. 2003.** Pattern of shrub invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **35**: 434-441.
- Eichhorn MP, Nilus R, Compton SG, Hartley SE, Burslem DFRP. 2010.** Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. *Ecology* **91**: 1092-101.
- Fine PVA, Mesones I, Coley PD. 2004.** Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* **305**: 663-665.
- Frazer GW, Canham C, Lertzman KP. 1999.** *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs.* Users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Freckleton RP, Watkinson AR, Rees M. 2009.** Measuring the importance of competition in plant communities. *Journal of Ecology* **97**: 379–384
- Fujimura KE, Egger KN, Henry GH. 2008.** The effect of experimental warming on the root-associated fungal community of *Salix arctica*. *The ISME Journal* **2**: 105–114
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS, Rubin DB. 2004.** *Bayesian Data Analysis*, 2nd edn. Chapman & Hall, London.
- Giffard B, Corcket E, Barbaro L, Jactel H. 2011.** Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. *Oecologia*. **168**: 415-24
- Givnish TJ. 1988.** Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**: 63-93.
- Gómez-Aparicio LR, Zamora J, Castro JA Hódar. 2008.** Facilitation of tree saplings by 7 nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* **19**: 161-172.
- Gómez-Aparicio L. 2009.** The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* **97**: 1202-1214.

Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* **369**: 44

Gross N, Kunstler G, Liancourt P, de Bello F, Suding K, Lavorel S. 2009. Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology* **23**: 1167–1178.

Gross N, Liancourt P, Choler P, Suding KN, Lavorel S. 2010. Strain and vegetation effects on limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**: 9–19.

Guisan A, Zimmermann NE, Elith J, Graham CH, Phillips S, Peterson AT. 2007. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs* **77**: 615–630.

Grime JP. 1973. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* **1**: 15 1- 167

Grime JP. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**: 1169 -119

Grime JP. 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties. Wiley, Chichester.

Grubb PJ. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**: 107-145.

Grubb PJ. 1985. Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance, and competition: problems of generalization. Pages 595-621 in J. White, editor. The population structure of vegetation. Dr. W. Junk, Dordrecht, The Netherlands.

Guégan J, Morand S, Poulin R. 2001. Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In: Parasitism and ecosystems (ed. F. Thomas, J.-F. Guégan, F. Renaud), pp. 22-42. Oxford: Oxford University Press.

Hallam A & Read J. 2006. Do tropical species invest more in anti-herbivore defence than temperate species? A test in Eucryphia (Cunoniaceae) in eastern Australia. *Journal of Tropical Ecology* **22**: 41–51.

Hansen J, Sato M, Ruedy R, Lo K, Lea DW MedinaElizade M. 2006. Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 14 288–14 293.

Hättenschwiler S & Körner C .2003. Does elevated CO₂ facilitate naturalization of the non-indigenous *Prunus laurocerasus* in Swiss temperate forests. *Functional Ecology*. **17**: 778–785.

Harcombe PA. 1987. Tree life tables. *BioScience* **37**: 557-568.

- Harper JL. 1977.** Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Heil M. 2011.** Plant-mediated interactions between above- and below-ground communities at multiple trophic levels. *Journal of Ecology* **99**: 3–6.
- Herms DA & Mattson WJ. 1992.** The dilemma of plants – to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* **67**: 283–335.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.
- Hillocks RJ & Wydra K. 2002.** Bacterial, Fungal and Nematode Diseases. In Cassava: Biology, Production and Utilization (ed. R. J. Hillocks, J. M. Thresh, & A.C. Belloti). pp. 261–280. UK: CABI.
- Hughes TP et al. 2003.** Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*: **5635**: 929–933.
- Hutchinson GE. 1957.** Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. **22**: 415–42
- Ibanez I, Clark JS, LaDeau SL, Hille Ris Lambers J. 2007.** Exploiting temporal variability to understand tree recruitment response to climate change. *Ecological Monographs* **77**:163–177.
- Ibáñez I, Clark JS, Dietze MC. 2008.** Evaluating the source of potential migrant species: Implications under climate change. *Ecol Appl* **8**: 1664–1678.
- Janzen DH. 1970.** Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* **104**: 501–528
- Johnson MTJ & Rasmann S. 2011.** The latitudinal herbivory defence hypothesis takes a detour on the map. *New Phytologist* **191**: 589–592.
- Johnson SN, Staley JT, McLeod FAL, Hartley SE. 2011.** Plant-mediated effects of soil invertebrates and summer drought on above-ground multitrophic interactions. *Journal of Ecology* **99**: 57–65.
- Jones HG. 1992.** *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*, 2nd edn. Cambridge University Press.
- Jordan GJ, Dillon RA, Weston PH. 2005.** Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany* **92**: 789–796.
- Jump AS & Penuelas J. 2005.** Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**: 1010–1020
- Keddy PA. 1989.** *Competition*. Chapman and Hall, London, UK.

- Keddy PA & Shipley B. 1989.** Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos* **54**: 234-241.
- Kilronomos JN. 2002.** Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities. *Nature* **417**: 67-70
- Kitajima K & Fenner M. 2000.** Seedling regeneration ecology. *Seeds: Ecology of Regeneration in Plant Communities*, 2nd edn (ed.M.Fenner), pp. 331–360. CAB International, Wallingford, UK.
- Kobe RK, Pacala SW, Silander JA Jr, Canham CD .1995.** Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. *Ecological Application* **5**: 517-53
- Körner C. 2003. Limitation and stress – always or never?** *Journal of Vegetation Science* **14**: 141–143
- Körner C & Paulsen J. 2004.** A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* **31**: 713–732.
- Körner C .2007.** The use of “altitude” in ecological research. *Trends Ecol Evol* **22**: 569–574.
- Kozlov MV. 2008.** Losses of birch foliage due to insect folivory along geographical gradients in Europe: a climate-driven pattern? *Climatic Change* **87**: 107–117.
- Kunstler G, Curt T, Bouchaud M, Lepart J. 2006.** Indirect facilitation and competition in tree species colonization of sub-mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* **17**: 379–388.
- Kunstler G, Coomes DA, Canham CD. 2009.** Size-dependence of growth and mortality influence the shade tolerance of trees in a lowland temperate rain forest. *Journal of Ecology* **97**: 685 - 695.
- Kunstler G, Albert CH, Courbaud B, Lavergne S, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann NE, Coomes DA. 2011.** Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients in the French alps. *Journal of Ecology* **99**: 300-312.
- Kurz WA, Dymond CC, Stinson G, Rampley GJ, Neilson ET, Carroll AL, Ebata T, Safranyik L. 2008.** Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature* **452**: 987–990.
- Laird RA & Schamp BS. 2006.** Competitive intransitivity promotes species coexistence. *American Naturalist* **168**: 182-193.
- Latif ZA & Blackburn GA. 2010.** The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* **54**: 119-129.

- Lavergne S, Mouquet N, Thuiller W, Ronce O. 2010.** Biodiversity and climate change: integrating evolutionary and ecological responses of species and communities. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **41**:321–350
- Le Bagousse-Pinguet Y, Gross EM, Straile D. 2012.** Release from competition and protection determine the outcome of plant interactions along a grazing gradient. *Oikos* **121**: 95–101.
- Legay M & Mortier F. 2006.** La forêt face au changement climatique. Adapter la gestion forestière. Synthèse de l'atelier ONF/INRA du 20 octobre 2005.
- Lepage PT, Canham CD, Coates KD, Bartemucci P. 2000.** Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 415–427
- Levine J. 1999.** Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* **80**: 1762–1769.
- Lewis SL et al. 2004.** Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation, and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* **92**: 929–944.
- Liancourt P, Callaway RM, Michalet R. 2005a.** Stress tolerance and competitive response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* **86**: 1611-1618.
- Liancourt P, Corcket E, Michalet R. 2005b.** Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment. *Journal of Vegetation Science* **16**: 713-722.
- Liancourt P et al. 2008.** Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* **96**: 18-34.
- Littell J, Peterson DL, Tjoelker M. 2008.** Douglas-fir growth in mountain ecosystems: water limits tree growth from stand to region. *Ecological Monograph* **78**: 349–368.
- Lortie CJ, Brooker RW, Kikvidze Z, Callaway RM. 2004.** The value of stress and limitation in an imperfect world: a reply to Körner. *Journal of Vegetation Science* **15**: 577–580
- Lindner M, Maroschek M, Netherer S, Kremer A, Barbati A, Garcia-Gonzalo J, Seidl R, Delzon S, Corona P, Kolström M, Lexer MJ, Marchetti M. 2010.** Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems *Forest Ecology and Management* **259**: 698–709
- MacArthur RH. 1969.** Patterns of communities in the tropics. Pages 19-30 in R. H. Lowe-McConnell, ed. Speciation in tropical environments. Academic Press, New York.
- MacArthur RH. 1972.** Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row.

- Maestre FT & Cortina J. 2004.** Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London B Supplement* **271**: S331–S333.
- Maestre FT, Valladares F, Reynolds JF. 2005.** Is the change of plant–plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* **93**: 748–757.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009.** Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* **97**: 199–205.
- Mahmoud A & Grime JP. 1976.** An analysis of competitive ability in three perennial grasses. *New Phytologist* **77**: 431–435.
- Mangan S, Schnitzer S, Herre E, Mack KML, Valencia MC, Sanchez EI, Bever JD. 2010.** Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* **466**: 752–755.
- Marçais B, Bergot M, Pérarnaud V, Levy A, Desprez-Loustau ML. 2004.** Prediction and mapping of the impact of winter temperatures on the development of- *P. cinnamomi* induced cankers on red and pedunculate oak. *Phytopathology* **94**: 826–83
- Matías L, Zamora R, Castro J. 2011.** Repercussions of Simulated Climate Change on the Diversity of Woody-Recruit Bank in a Mediterranean-type Ecosystem. *Ecosystems* **14**: 672–682.
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Callaway RM. 2006.** Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* **9**: 767–773.
- Michalet R. 2007.** Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. *New Phytologist* **173**: 3–6.
- Mitchell CE & Power AG. 2003** Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**: 625–627.
- Moles AT, Bonser SP, Poore AGB, Wallis IR, Foley WJ. 2011a.** Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology* **25**: 380–388.
- Moles AT et al. 2011b.** Putting plant resistance traits on the map: a test of the idea that plants are better defended at lower latitudes. *The New phytologist* **191**: 777–788.
- Morin X & Lechowicz MJ. 2008.** Contemporary perspectives on the niche that can improve models of species range shifts under climate change. *Biology Letters* **4**: 573–576.
- Moon DC & Stiling P. 2000.** Relative importance of abiotically-induced direct and indirect effects on a salt-marsh herbivore. *Ecology* **81**: 470–481.

- Moon DC & Stiling P. 2004.** The relative importance of top-down and bottom-up forces in coastal versus upland tritrophic complexes. *Ecology* **85**: 2709–2716.
- Moon DC, Moon J, Keagy A. 2010.** Direct and Indirect Interactions. *Nature Education Knowledge* **1**:11- 9
- Moon D & Moon J. 2011.** Abiotically-Mediated Direct and Indirect Effects. *Nature Education Knowledge* **2**: 1-9
- Myneni CD, Keeling CJ, Tucker G, Asrar RR. 1997.** Nemani Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature* **386**: 698–702
- Novoplansky A & Goldberg DE. 2001.** Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* **12**:199-208.
- Pacala SW, Canham CD, Saponara J, Silander JJA, Kobe RK, Ribbens E. 1996.** Forest models defined by fields measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* **66**: 1-43.
- Packer A & Clay K. 2000.** Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature* **404**: 278–281.
- Padilla FM & Pugnaire FI. 2006.** The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers In Ecology And The Environment* **4**: 196-202.
- Pagès JP & Michalet R. 2003.** A test of the indirect facilitation model in a temperate hardwood forest of the northern French Alps. *Journal of Ecology* **91**: 932–940.
- Pagès JP, Pache G, Joud D, Magnan N, Michalet R. 2003.** Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology* **84**: 2741–2750.
- Pages JP & Michalet R. 2006.** Contrasted responses of two understorey species to direct and indirect effects of a canopy gap. *Plant Ecology* **187**: 179–187
- Parmesan C & G Yohe. 2003.** A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37-42
- Pennings SC & Callaway RM .1992.** Salt marsh plant zonation: the relative importance of competition and physical factors. *Ecology* **73**: 681-690
- Pennings SC & Silliman BR. 2005.** Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. *Ecology* **86**: 2310–2319.
- Pennings SC, Zimmer M, Dias N, Sprung M, Davé N, Ho CK, Kunza A, McFarlin C, Mews M, Pfaunder A, Salgado C. 2007.** Latitudinal variation in plant-herbivore interactions in European salt marshes. *Oikos* **116**: 543-549.
- Penuelas J & Boada M. 2003.** A global change-induced biome shift in the Montseny Mountains (NE Spain). *Global Change Biology* **9**: 131-140.

- Perez-Ramos IM, Gomez-Aparicio L, Villar R, Garcia LV Maranon T. 2010.** Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *Journal of Vegetation Science* **21**: 419–437.
- Phillips OL et al. 2004.** Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE *Royal Society London. B* **359**: 381–407.
- Plummer M. 2003.** *JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling*. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (eds K. Hornik, F. Leisch & A. Zeileis), Technische Universitat Wien, Vienna, Austria.
- Post E. 2005.** Large-scale spatial gradients in herbivore population dynamics. *Ecology* **86**: 2320-2328.
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM. 1992.** A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography* **19**: 117–134.
- Pulliam H. 2000.** On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* **3**: 349–361.
- Purves DW. 2009.** The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. PROCEEDINGS OF THE *Royal Society London. B* **276**:1477–84
- Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carroll AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH. 2008.** Crossscale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience* **58**: 501–517.
- Rasmann S, Köllner TG, Degenhardt J, Hiltbold I, Toepfer S, Kuhlmann U, Gershenson J, Turlings TCJ. 2005.** Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. *Nature* **434**: 732–737
- Renaud V, Innes JL, Dobbertin M, Rebetez M. 2011.** Comparison between open-site and below-canopy climatic conditions in Switzerland for different types of forests over 10 years (1998–2007). *Theoretical and Applied Climatology* **105**: 119-127.
- Reinhart KO, Packer A, Van der Putten WH Clay K. 2003.** Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. *Ecology Letters* **6**: 1046– 1050.
- Reinhart & Callaway. 2004.** Soil biota facilitate exotic Acer invasions in Europe and North America. *Ecological Applications* **14**: 1737-1745.
- Reinhart KO & Callaway RM. 2006.** Soil biota and invasive plants. *New Phytologist* **170**: 445–457.
- Richardson DM, Allsopp N, D’Antonio CM, Milton SJ, Rejmanek M. 2000.** Plant invasions: the role of mutualisms. *Biological Review* **75**: 65–93.

- Rillig MC, Wright SF, Shaw MR, Field CB. 2002.** Artificial climate warming positively affects arbuscular mycorrhizae but decreases soil aggregate water stability in an annual grassland. *Oikos* **97**: 52–58.
- Ruess L, Michelsen A, Schmidt IK, Jonasson S. 1999.** Simulated climate change affecting micro-organisms, nematode density and biodiversity in subarctic soils. *Plant and Soil* **212**: 63–73.
- Saccone P, Pages JP, Girel J, Brun J-J, Michalet R. 2010.** *Acer negundo* invasion along a successional gradient: early direct facilitation by native pioneers and late indirect facilitation by conspecifics. *New Phytologist*: **187**: 559-562.
- Sala OE et al. 2005.** Biodiversity across scenarios. Island Press, Washington DC, 375-408.
- Salgado-Luarte C & Gianoli E. 2010.** Herbivory on Temperate Rainforest Seedlings in Sun and Shade: Resistance, Tolerance and Habitat Distribution. *PLoS ONE* 5(7): e11460.
- Selosse MA, Richard F, He XH, Simard SW. 2006.** Mycorrhizal networks: des liaisons dangereuses? *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 621–628
- Schemske DW, Mittelbach GG, Cornell HV, Sobel JM, Roy K. 2009.** Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *ANNUAL Review of ECOLOGY, EVOLUTION, and Systematics* **40**: 245–269.
- Schiffers K & Tielbörger K. 2006.** Ontogenetic shifts in interactions among annual plants. *Journal of Ecology* **94**: 336-341.
- Schumacher S & Bugmann H. 2006.** The relative importance of climatic effects, wild-fires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Global Change Biology* **12**: 1435–1450.
- Seifan M, Tielbörger K, Kadmon R. 2010.** Direct and indirect interactions among plants explain counterintuitive positive drought effects on an eastern Mediterranean shrub species. *Oikos* **119**: 1601-1609.
- Sexton JP, McIntyre PJ, Angert AL, Rice KJ. 2009.** Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. **40**: 415–36
- Sinclair RJ & Hughes L. 2008.** Incidence of leaf mining in different vegetation types across rainfall, canopy cover and latitudinal gradients. *Austral Ecology*, 33, 353–360.
- Sitch SB et al. 2003.** Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*. **9**: 161-185.
- Smit C, Vandenberghe C, den Ouden J, Müller-Schärer H. 2007.** Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* **152**: 265-73.

- Smith SE & Gianinazzi-Pearson V. 1990.** Phosphate uptake and arbuscular activity in mycorrhizal *Allium cepa* L.: effects of photon irradiance and phosphate nutrition. *Australian Journal of Plant Physiology* **17**: 177–188.
- Smith WK, Germino MJ, Hancock TE, Johnson DM. 2003.** Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree physiology* **23**: 1101-12.
- Spiegelhalter D, Best N, Carlin B, van der Linde A. 2002.** Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* **64**: 583–639.
- Sotka, EE & Hay ME. 2002.** Geographic variation among herbivore populations in tolerance for a chemically rich seaweed. *Ecology* **83**: 2721-2735.
- Strauss SY. 1991.** Indirect Effects in Community Ecology Their Definition Study and Importance. *Trends in Ecology and Evolution* **6**: 206–210.
- Staddon PL, Ramsey CB, Ostle N, Ineson P, Fitter AH. 2003.** Rapid turnover of hyphae of mycorrhizal fungi determined by AMS microanalysis of ¹⁴C. *Science* **300**: 1138–1140.
- Suttle KB, Thomsen MA, Power ME. 2007.** Species interactions reverse grassland responses to changing climate. *Science* **315**: 640–642
- Swihart RK, Bryant JP, Newton L. 1994.** Latitudinal patterns in consumption of woody plants by snowshoe hares in the eastern United States. *Oikos* **70**: 427–434.
- Targett NM, Coen LD, Boettcher AA, Tanner CE. 1992.** Biogeographic comparisons of marine algal polyphenolics: evidence against a latitudinal trend. *Oecologia* **89**: 464–470.
- Teste FP, Simard SW, Durall DM, Guy RD, Jones MD, Schoonmaker AL. 2009.** Access to mycorrhizal networks and roots of trees: importance for seedling survival and resource transfer. *Ecology* **90**: 2808-22.
- Theurillat J-P & Guisan A. 2001.** Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* **50**: 77-109.
- Thuiller W, Lavorel S, Araújo MB, Sykes T Prentice C. 2005.** Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 8245-8250.
- Thuiller W, Lafourcade B, Engler R, Araújo MB. 2009.** BIOMOD - A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* **32**: 369-373
- Tielbörger K & Kadmon R. 2000.** Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* **81**: 1544–1553.
- Tilman D. 1985.** The Resource-Ratio Hypothesis of Plant Succession. *American Naturalist* **125**: 827-852.

- Tilman D. 1988.** Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman D. 1991.** Relative Growth-Rates And Plant Allocation Patterns. *American Naturalist*. **138**: 1269-1275.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA. 2008.** Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **11**: 1351–1363.
- Vacher C, Vile D, Helion E, Piou D, Desprez-Loustau M. 2008.** Distribution of parasitic fungal species richness: influence of climate versus host species diversity. *Diversity and Distributions* **14**: 786-798
- Vacher C, Piou D, Desprez-Loustau M. 2009.** Architecture of an Antagonistic Tree/Fungus Network: The Asymmetric Influence of Past Evolutionary History. *PLOS one* **3**: e1740.
- Valladares F & Pearcy RW. 2002.** Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* **25**: 749–759.
- Van Alstyne KL, Dethier MN, Duggins DO. 2001.** Spatial patterns in macroalgal chemical defenses. In: McClintock JB, Baker BJ, eds. *Marine chemical ecology*. New York, NY, USA: CRC Press, 301–324.
- Van der Putten WH, Van Dijk C, Peters BAM. 1993.** Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* **362**: 53-56.
- Van der Putten WH. 2009.** A multitrophic perspective on functioning and evolution of facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* **97**: 1131–1138.
- Van der Putten WH, Macel M, Visser ME. 2010.** Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE Royal Society London. B* **365**: 2025–2034
- Van Mantgem PJ, Stephenson NL, Keeley JE. 2006.** Forest reproduction along a climatic gradient in the Sierra Nevada, California. *Forest Ecology and Management* **225**: 391–399.
- Van Grunsven RHA, Van der Putten WH, Bezemer TM, Tamis WLM, Berendse F, Veenendaal EM. 2007.** Reduced plant–soil feedback of plant species expanding their range as compared to natives. *Journal of Ecology* **95**:1050–1057
- Wainhouse D, Ashburner R, Ward E, Rose J. 1998.** The effect of variation in light and nitrogen on growth and defence in young Sitka spruce. *Functional Ecology* **12**: 561–572.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002.** Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389–395

- Vaartaja O. 1962.** The relationship of fungi to survival of shade tree seedlings. *Ecology* **43**: 547-549.
- Way DA & Oren R. 2010.** Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiol* **30**: 669–688.
- Wedin D & Tilman D. 1993.** Competition Among Grasses Along A Nitrogen Gradient - Initial Conditions And Mechanisms Of Competition. *Ecological Monographs*. **63**: 199-229.
- Weigelt A & Jolliffe P. 2003.** Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**:707-720.
- Weigelt A, Schumacher J, Walther T, Bartelheimer M, Steinlein T, Beyschlag W. 2007.** Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. *Journal of Ecology* **95**: 53-64.
- Wilkinson DM & Dickinson NM. 1995.** Metal resistance in trees: the role of mycorrhizae. *Oikos* **72**: 298–300.
- Wilson SD & Keddy PA. 1986.** Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results for a shoreline community. *American Naturalist* **127**: 862-869.
- Wilson SD & Tilman D. 1996.** Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology* **77**: 1253-1253.
- Wilson SD. 1998.** *Competition between grasses and woody plants. Population Ecology of Grasses*, ed. G.P.Cheplick, pp.231–254. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wolf A, Kozlov MV, Callaghan TV. 2008.** Impact of non-outbreak insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing climate. *Climatic Change* **87**: 91–106.
- Woodall CW, Oswalt CM, Westfall J, Perry CH, Nelson MD, Finley O. 2009.** An indicator of tree migration in forests of the eastern United States. *Forest Ecology and Management* **257**: 1434-1444.
- Wright IJ et al. 2004.** The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821–82.
- Zhang YJ & Adams JM. 2011.** Does insect folivory vary with latitude among temperate deciduous forests?. *Ecological Research* **26**: 377-383
- Zimmermann, NE, Moisen GG, Edwards Jr TC, Frescino TS Blackard JA. 2007.** Remote sensing-based predictors improve distribution models of rare, early successional and broadleaf tree species in Utah. *Journal of Applied Ecology* **44**: 1057–1067.

ANNEXE I:

Supporting Information for “Do indirect plant interactions follow the stress-gradient hypothesis? An experimental test on the regeneration success of six tree species in the French Alps”

Emmanuel Defosse, Olivier Lasbouygues, Benoît Courbaud,

Katja Schiffrers, Georges Kunstler

Table S1.

Table S1. Number of seed sowed, seed germinated and seedlings selected to monitor survival (after selection of one individual per germination unit) for each species.

| Species | No. seed sowed | No. seed germinated | No. seedling included on the final analysis, <i>N</i> |
|------------------------|-----------------------|----------------------------|--------------------------------------------------------------|
| <i>Larix decidua</i> | 20060 | 1025 | 408 |
| <i>Pinus uncinata</i> | 40120 | 3190 | 1022 |
| <i>Picea abies</i> | 18320 | 1042 | 455 |
| <i>Abies alba</i> | 20620 | 1757 | 1157 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 17540 | 209 | 206 |
| <i>Quercus petraea</i> | 5020 | 1081 | 1081 |
| total | 101620 | 7279 | 3921 |

The numbers of seed sowed represent the overall of seed sowed during the three years of the experiment. The seed germinated represent all the seedlings that germinated in the course of the experiment, while the numbers of seedling included on the final analysis represent only the seedling randomly to monitoring survival.

Appendix S1 : Computation of VPD

Computation of the Vapor pressure Deficit (VPD) was carried out using the daily mean temperature and relative humidity of the air in each plot. We compute the saturation vapor pressure (VP_{sat}) and the ambient vapor pressure (VP_{air}), and Vapor pressure Deficit (VPD) using the following equations (Prenger and Ling 2000, Jones 1992) :

$$1) \quad VP_{sat} = 613.75 \exp \left[17.502 \frac{T_{day}}{240.97 + T_{day}} \right]$$

$$2) \quad VP_{air} = VP_{sat} \left[\frac{RH_{air}}{100} \right]$$

$$3) \quad VPD = VP_{sat} - VP_{air}$$

Where RH is relative humidity (%) and T is temperature.

References

Prenger, J.J. & P.P. Ling. (2000). Greenhouse Condensation Control. Fact Sheet (Series) AEX-800. Ohio State University Extension, Columbus, OH.

Jones H.G. (1992) Plants and Microclimate: a Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge University Press, Cambridge.

Appendix S3: Comparison between DIC of interactions model *vs.* DIC of model Null for seedling height growth

| | Species | | | | | |
|--------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|--------------------|----------------------|
| Model | <i>Abies alba</i> | <i>Pinus uncinata</i> | <i>Quercus petraea</i> | <i>Fagus sylvatica</i> | <i>Picea abies</i> | <i>Larix decidua</i> |
| Interactions model | -3712.2 | -2455.4 | -2439.9 | -437.2 | -1223.3 | -650.7 |
| Null model | -3741.9 | -2452.0 | -2449.1 | -449.2 | -1272.6 | -654.1 |

The goodness of fit of our biotic interactions model for seedling height growth was evaluated by comparing them with a Null model using deviance information criteria (DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002) (lower DIC for the best model). For 5 of the 6 species used in our experiment the DIC of the Null model was lower than the DIC of interactions model indicating that biotic interactions do not affect seedlings growth. Only for *Pinus uncinata* the interactions model was slightly better than the null model but the absolute difference in DIC between the models was > 5 indicating that the interaction model is not strongly supported. In addition for all species the 95% confidence intervals of the interaction coefficient did not differ from zero (Fig. S2), supporting little effect ground vegetation and canopy on seedling height growth.

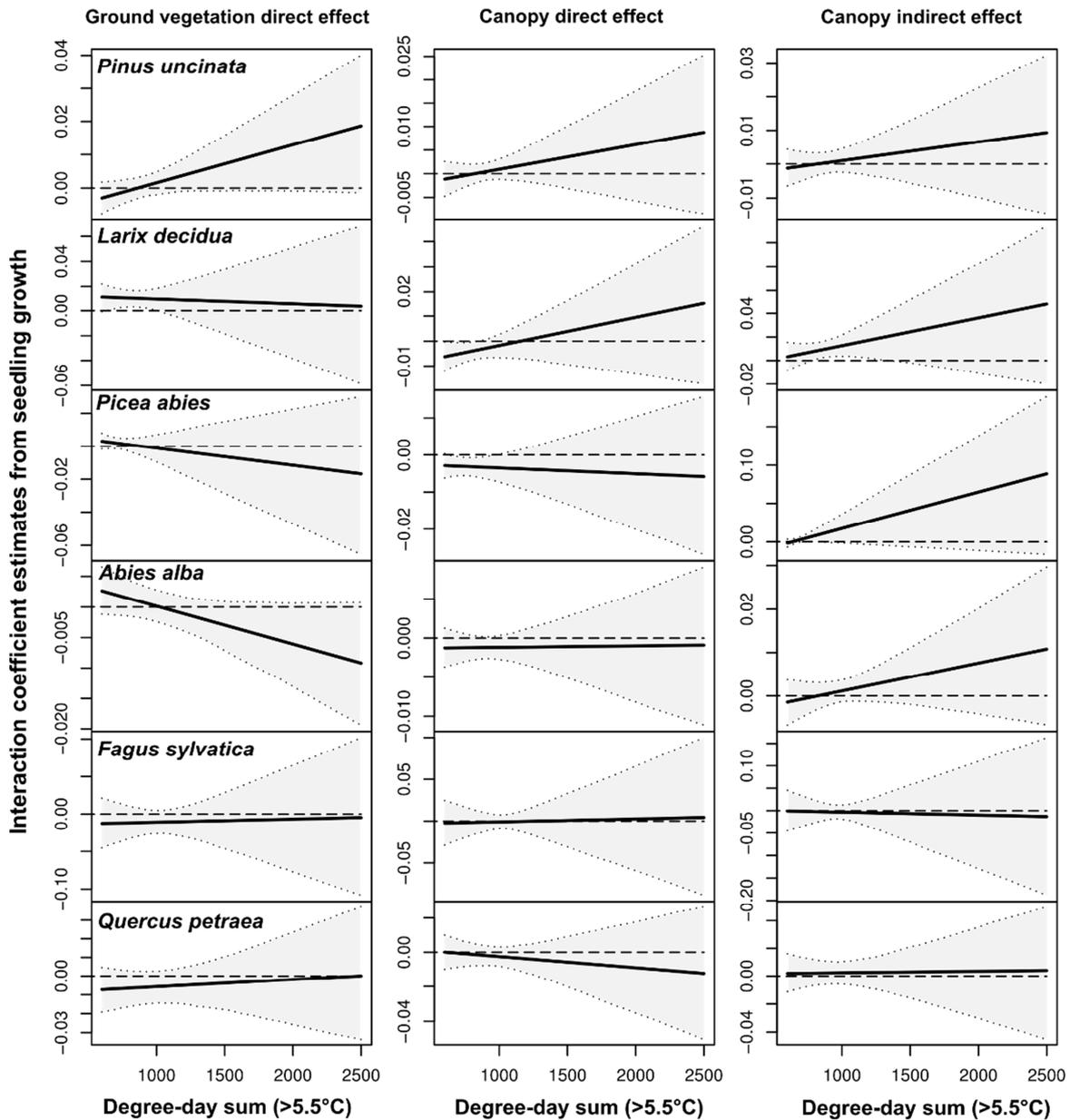


Fig. S1. Interactions coefficient estimates for floor vegetation, canopy and indirect canopy effects on seedling height growth in function of Degree-day sum (>5.5°C). Positive value of the coefficients indicates facilitative effect and negative value indicates competitive effect. Solid lines are mean posterior values and dashed lines (& shading) are the 95% confidence intervals.

References

Spiegelhalter, D., Best, N., Carlin, B. & van der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **64**, 583–639.

Appendix S3: Comparison between DIC of interactions model vs. DIC of model Null for seedling survival

| | Species | | | | | |
|--------------------|-------------------|-----------------------|------------------------|------------------------|--------------------|----------------------|
| Model | <i>Abies alba</i> | <i>Pinus uncinata</i> | <i>Quercus petraea</i> | <i>Fagus sylvatica</i> | <i>Picea abies</i> | <i>Larix decidua</i> |
| Interactions model | 1388,2 | 1045,8 | 518,7 | 275,4 | 377,0 | 342,7 |
| Null model | 1435,5 | 1068,6 | 530,8 | 296,8 | 373,6 | 350,3 |

The goodness of fit of our biotic interactions model of seedling survival was evaluated by comparing them with a Null model using deviance information criteria (DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002) (lower DIC for the best model). For 5 of the 6 species used in our experiment the DIC of the interactions model was lower than the DIC of Null model indicating that biotic interactions affect seedlings survival. In the opposite, *Picea abies* was the only species with no effect of plant interactions on seedling survival (according to the DIC the best fitting model was the Null model).

References

Spiegelhalter, D., Best, N., Carlin, B. & van der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **64**, 583–639.

Appendix S4: Correlation between DDS and Tmin, VPD, and SWC

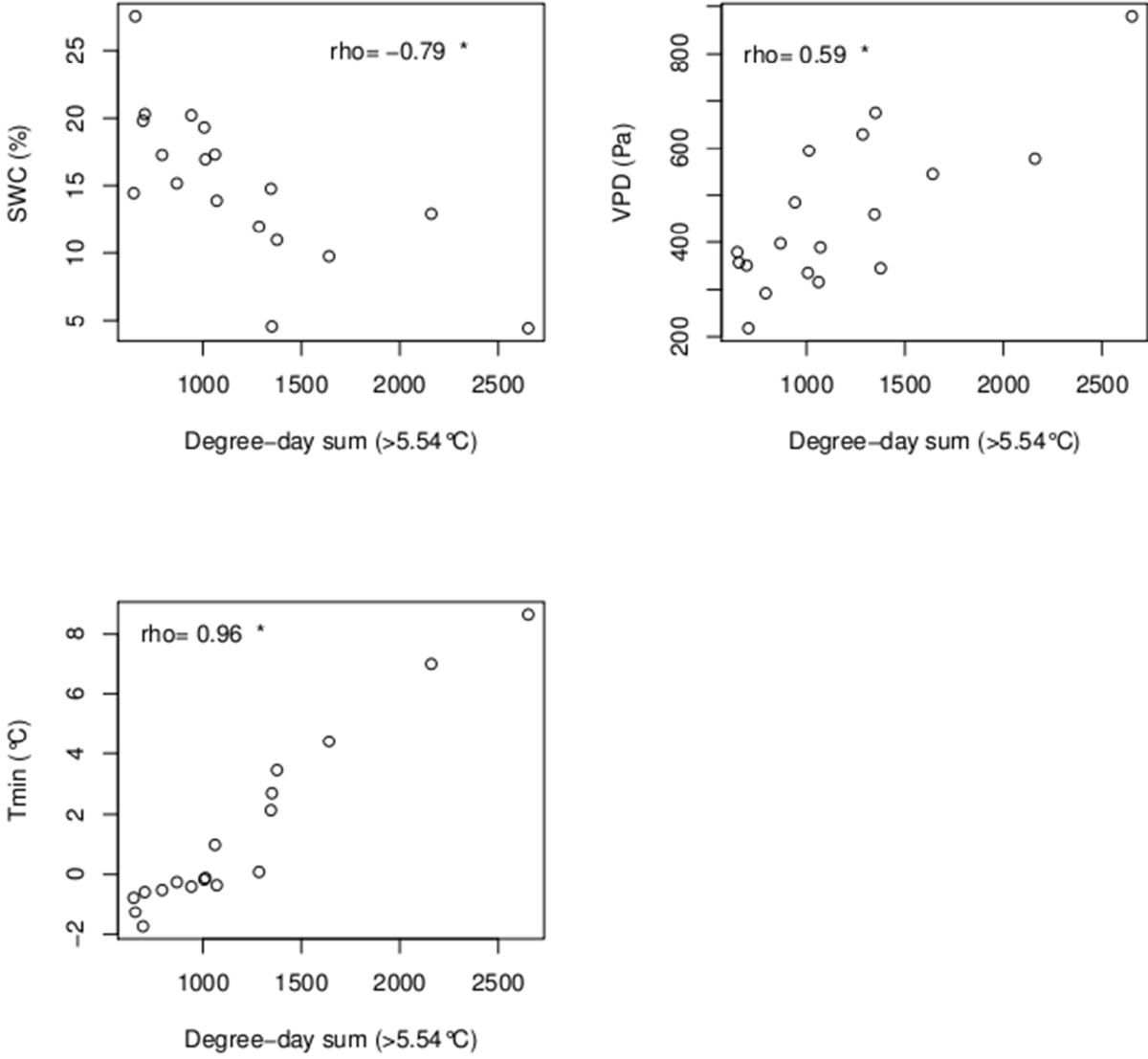


Fig. S2. Correlation between DDS and SWC, VPD, and Tmin among average value measured each year for the 10 sites. Correlation (rho coefficient of correlation) was tested with a spearman' rank correlation test (significant correlation at $p < 0.001$ are indicated by *)..

Appendix S5: DIC of relation between micro-environmental variables and canopy cover.

| | VPD | min Tair | Soil water content | Ground vegetation cover |
|-----------|---------------|--------------|--------------------|-------------------------|
| SHADE_DDS | 370.6 | 198.8 | 1039.06 | 922.664 |
| SHADE | 351.9* | 36.8* | 695.7* | 897.8704* |
| NULL | 361.3 | 47.8 | 713.5 | 946.3483 |

We fitted a series of alternative hierarchical Bayesian logistic models to identify the best among tree competing hypotheses: (i) canopy cover do not affect micro-environmental variables, (ii) canopy cover affect micro-environmental variables, and (iii) the effect of canopy cover on micro-environmental variables is a function Degree-day sum (DDS). For that we compare the DIC of a null model with no effects (NULL for hypothesis (i)), a model with canopy intercepted light effects (SHADE (ii)), and a model with a canopy intercepted light effects varying with DDS (SHADE_DDS for hypothesis (iii)). For the 4 micro-environmental variable analyzed (VPD, minimal temperature, soil water content and ground vegetation cover), the most parsimonious model (corresponding to the model with lowest DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002) was the Model SHADE. These result support the hypothesis (ii) and show that canopy cover affect micro-environmental but that these effects did not varies with DDS.

References

Spiegelhalter, D., Best, N., Carlin, B. & van der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **64**, 583–639.

Appendix S6: DIC of relation between micro-environmental variables and ground vegetation cover.

| | VPD | min Tair | Soil water content | Intercepted light |
|-----------|------------------|------------------|--------------------|-------------------|
| LIGHT_DDS | 1179.609 | 527.7154 | 1293.335 | 869.415 |
| LIGHT | 1143.586* | 243.7421* | 762.2582* | 822.453* |
| NULL | 1155.213 | 252.9715 | 794.5321 | 895.268 |

For ground vegetation, we used the same methods than for canopy. In the case, for the 4 micro-environmental variable analyzed (VPD, minimal temperature, soil water content and light interception), the most parsimonious model was the Model LIGHT. These result support the hypothesis (ii) and show that ground vegetation cover affect micro-environmental but that these effects did not varies with *DDS*.

ANNEXE II:

Supporting Information for « Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A test on *Fagus sylvatica* »

ESM 1. Niche based model (*Biomod*)

We used presence/absence data from the French National Forest Inventory to calibrate habitat suitability models (predicting probability of presence of *Fagus sylvatica*). This data set is based on more than 17,000 plots covering a 66,000 km² area which extends from the Jura Mountains to the south of the Alps. Data report forest composition on 15 m radius circular plots (see Kunstler *et al.* 2011 for more detail about the French National Forest Inventory data). We extracted presence/absence of *Fagus sylvatica* from this data. We used 5 non-correlated topo-climatic explicative variables, growing degree-days (5.56°C), annual precipitation, annual solar radiation, and topographic wetness index from downscaled data of the meteorological model Aurelhy (Benichou & Le Breton 1987). We fitted models using the BIOMOD package in R (Thuiller *et al.*, 2009) with generalized linear models (with polynomial transformation). Model were fitted on 70% subsampling of the data and evaluated on the remaining 30% using the ROC curve (Thuiller *et al.*, 2009). Then we predicted the probability of *Fagus sylvatica* presence on the five sites of soil collection and the 95% confidence interval of the prediction.

Electronic Supplementary Material (ESM) for « Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A test on *Fagus sylvatica* » by Defosse *et al.*

ESM 2. Greenhouse experiment statistical analysis

Models were fitted in an hierarchical Bayesian framework in Winbugs 1.4.3. Pots with inocula from identical soil sample are statistically non independent. We thus included a soil

sample random effect on the intercept of the logistic regression. Because of the too small number of replicates per pot (only 3 seeds) it was not possible to include a pot random effect. We ran Monte Carlo Markov Chains (MCMC) for 20,000 iterations with a 5,000 burning period and a thinning of 20. We checked for convergence with two MCMC using the potential scale reduction factor Rhat (convergence threshold $Rhat < 1.1$ as recommended by Gelman *et al.* (2004)). The most parsimonious model was selected using the deviance information criteria (DIC; Spiegelhalter *et al.* 2002) (lower DIC for the best model)

Electronic Supplementary Material (ESM) for « Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A test on *Fagus sylvatica* » by Defosse *et al.*

ESM 3. Description of the tree surrounding community

At each elevation, six plots were established along a transect close to the soil sampling sites to describe the local tree community. On each plot we measured the diameter at breast height (dbh) and mapped all trees greater than 7.5cm of dbh included in a 10m radius circle.

REFERENCES

Benichou, P. & Le Breton, O. 1987 Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. *La Météorologie*, **7**, 23–34.

Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S. & Rubin, D.B. 2004 Bayesian Data Analysis, 2nd edn. (ed. Chapman & Hall) London : CRC press company.

Kunstler, G., Albert, C. H., Courbaud, B., Lavergne, S., Thuiller, W., Vieilledent, G. & Coomes, D. A. 2010 Effects of competition on tree radial-growth vary in importance but not in intensity along climatic gradients. *JOURNAL OF ECOLOGY* **99**, 300-312.

Spiegelhalter, D., Best, N., Carlin, B. and Van der Linde, A. 2002 Bayesian measures of model complexity and fit. *J. R. Stat. Soc. Ser. B Stat. Methodol* **64**, 583-639

Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R. & Araújo, M.B. 2009 BIOMOD - A platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* **32**, 369-373

Electronic Supplementary Material (ESM) for « Do interactions between plant and soil biota change with elevation? A test on *Fagus sylvatica* » by Defosse et al.

| Elevation | Tree community composition |
|------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 500 | <i>Quercus petraea, Acer platanoides, Castanea sativa, Carpinus betulus, Tilia platiphyllos, Prunus avium</i> |
| 980 | <i>Quercus petraea, Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, Castanea sativa, Carpinus betulus, Tilia platiphyllos, Fraxinus excelsior, Acer campestre</i> |
| 1350 | <i>Abies alba, Acer platanoides, Sorbus aucuparia, Fagus sylvatica, Acer pseudoplatanus, Picea abies</i> |
| 1730 | <i>Picea abies, Abies alba, Betula, Pinus uncinata</i> |
| 2045 | <i>Pinus uncinata, Pinus cembra</i> |

Table ESM1. Description of the tree community composition at each elevation.

Résumé

Comprendre comment les variations du climat pourraient influencer le recrutement des arbres en forêt est un défi car la germination, la croissance et la survie des semis sont particulièrement sensibles aux facteurs biotiques et abiotiques. Plusieurs modèles conceptuels généraux, (la « stress gradient hypothesis » SGH et « latitudinal herbivory theory » LHT,) suggèrent que la nature et l'intensité des interactions biotiques varient le long de gradients environnementaux. Ces modèles constituent une base théorique utile pour déterminer le rôle des interactions biotiques dans la réponse des communautés végétales aux variations du climat. Cependant, les études portant sur la SGH se sont limitées aux interactions directes entre plantes et ont négligé les interactions complexes. Les théories développées pour des niveaux trophiques supérieurs (comme la LHT) sont quant-à elles sujettes à débat et ne considèrent qu'un nombre limité d'interactions. Les interactions avec les micro-organismes du sol ont par exemple été négligées. Dans cette thèse, j'ai analysé comment les interactions directes et indirectes entre les semis, les arbres adultes, la végétation herbacée, les insectes herbivores et les pathogènes du sol varient en nature et en intensité le long de gradients climatiques. Pour explorer les interactions entre plantes, j'ai effectué une expérimentation s'appuyant sur la variabilité spatio-temporelle des conditions climatiques dans les Alpes. Les résultats montrent que les effets directs de compétition de la canopée et de la végétation herbacée augmentent avec la température. Cependant, pour les sites les plus chauds, la facilitation indirecte pourrait limiter la compétition directe des herbacées. Pour les interactions avec insectes herbivores, nous avons montré que le long de gradients d'altitude et de latitude, l'herbivorie est minimale là où les stress thermiques et hydriques est fort. Enfin, pour les interactions avec les micro-organismes du sol, nous avons mesuré en chambre de culture la survie de plantules de hêtre dans des sols, stérilisés ou non, collectés le long d'un gradient d'altitude. Les résultats montrent que les effets négatifs des micro-organismes sont plus faibles quand les communautés microbiennes proviennent de sols d'altitudes. Cette thèse suggère que les effets directs négatifs des plantes, des insectes herbivores et des pathogènes du sol sur les semis dominant dans les environnements chauds et productifs et s'atténuent dans des conditions plus froides. Les interactions indirectes semblent varier inversement et pourraient ainsi tamponner l'effet des interactions directes.

Abstract

Understand how climate change could influence forest tree recruitment is a challenge because germination, seedling growth and seedling survival are especially sensitive to biotic and abiotic factors. Several conceptual models (as the “Stress Gradient Hypothesis”, SGH, and the “Latitudinal Herbivory Theory”, LHT) propose that the nature and intensity of biotic interactions vary along environmental gradients. These models constitute a useful theoretical basis to determine the role played by biotic interactions in the response of vegetation communities to climate variations. However, SGH studies have nevertheless been limited until now to direct interactions between plants and have neglected complex interactions. Theories including higher trophic levels, as the LGH, are still debated and have focused on a limited number of interactions. For example, interactions with soil biota have been neglected. In this thesis, we have analysed how direct and indirect interactions between seedlings, adult trees, ground vegetation, herbivorous insects, and soil pathogens vary in nature and intensity along climate gradients. To study interactions between plants, we established an experimentation using the spatio-temporal climatic variability in the French Alps. The results show that the direct effects of competition from adult tree canopy and ground vegetation diminish at higher altitudes. However, for warmer sites, indirect facilitation by canopy could limit direct competition by ground vegetation. To study the interactions between seedlings and herbivorous insects, we have analysed the altitudinal and latitudinal variation of herbivory on young trees across Europe. Results show that herbivory is the lowest where temperature and water stresses are strong. Finally, to study interactions with soil microorganisms, we have measured in a greenhouse the survival of European beech seedlings on soils either sterilized or not, collected along an altitudinal gradient. The results show that the negative effect of microorganisms is lower when microbe communities come from higher altitudes. The results suggest that the negative direct effects of plants, herbivorous insects and soil pathogens on seedlings are dominant in warm and productive environments and diminish in cold environments. Indirect interactions seem to vary inversely and could buffer the effects of direct interactions.