

Eric Garnier
Marie-Laure Navas

Diversité fonctionnelle des plantes

Traits des organismes,
structure des communautés,
propriétés des écosystèmes

COURS

Licence 3, Master et Doctorat
en Sciences de la Vie et
de la Terre, concours de
l'enseignement

LMD



Diversité fonctionnelle des plantes

Dans la collection **L**icence **M**aster **D**octorat

Biologie

COUÉE Y., FONTAINE-POITOU L., GUILLAUME V., *Biologie et physiologie cellulaires et moléculaires*
GAUTHIER CLERC M., THOMAS F., *Écologie de la santé et biodiversité*
GUÉGAN J.-F., CHOISY M., *Introduction à l'épidémiologie intégrative des maladies infectieuses et parasitaires*
MAZLIAK P., *Le déterminisme de la floraison : contrôles génétiques et épigénétiques*
TANZARELLA S., *Perception et communication chez les animaux*
THOMAS F., GUÉGAN J.-F., RENAUD F., *Écologie et évolution des systèmes parasités*

Méthodologie

AIMONETTI J.-M., *Comment ne pas endormir son auditoire en 30 secondes. La communication orale avec diaporama.*
POCHET B., *Méthodologie documentaire. 2^e éd.*

Chez le même éditeur

FORÊT R., *Dico de Bio. 2^e éd.*
RAVEN P.H., JOHNSON G.B., LOSOS J.B., SINGER S.S., *Biologie*
RAVEN P.H., EVERT R.F., EICHORN S.E., *Biologie végétale. 2^e éd.*
THOMAS F., LEFÈVRE T., RAYMOND M., *Biologie évolutive*

Dans la collection Memento Sciences

AYMERIC J.-L., LEFRANC G., *Immunologie humaine*
GALAS S., DESCAMPS S., MARTINEZ A.-M., *Le cycle cellulaire*
GAUDRIAULT S., VINCENT R., *Génomique*
NGUYÊN V., FERRY N., *La reproduction des Vertébrés*
VINCENT R., *Génétique moléculaire*

Eric Garnier

Marie-Laure Navas

Diversité fonctionnelle des plantes

Traits des organismes,
structure des communautés,
propriétés des écosystèmes

COURS

biologie

Licence 3, Master et Doctorat
en Sciences de la Vie et
de la Terre, concours de
l'enseignement



de boeck

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **www.deboeck.com**

© De Boeck Supérieur s.a., 2013
Rue des Minimes 39, B-1000 Bruxelles

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Imprimé en Belgique

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale, Paris : septembre 2013

Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2013/0074/154

ISBN 978-2-8041-7562-7

Remerciements

Fruit d'interactions multiples, cet ouvrage doit beaucoup aux échanges avec nombre de personnes que nous tenons à remercier ici :

- les membres de l'équipe d'Écophysiologie Comparative du Système Plante-Sol (ECOPAR) du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (UMR 5175), au sein de laquelle s'est développée une grande partie des travaux présentés dans les différents chapitres. Catherine Roumet et Cyrille Violle ont joué un rôle essentiel dans l'élaboration d'une vision partagée des concepts et approches expérimentales discutés au fil du texte, à laquelle Denis Vile et Eléna Kazakou ont largement contribué, ainsi que, plus récemment, Maud Bernard-Verdier, Marie-Angélique Laporte, et Karim Barkaoui ;
- Sandra Lavorel qui, par sa vision et son énergie, a largement contribué au développement et à la diffusion des travaux sur les traits des plantes, ainsi que plus récemment à ceux relatifs aux services des écosystèmes ;
- Hendrik Poorter, pour sa rigueur et ses questionnements salutaires, quoique parfois rugueux et déstabilisants ;
- les membres du Groupement De Recherche « TRAITs » (GDR 2574 du CNRS), et en particulier Pablo Cruz, Frédérique Louault, Pascal Carrère, Stéphanie Gaucherand, Anne Bonis et Bernard Amiaud. Ce GDR a servi de forum d'échanges sur nombre d'idées présentées ici, et permis le montage d'importantes expérimentations communes sur les prairies françaises ;
- les personnels de la station expérimentale INRA de La Fage pour leur accompagnement dans nos travaux sur les parcours du Larzac, avec une mention spéciale à Paul Autran et Didier Foulquié ;
- les membres du GDR International Montpellier-Sherbrooke, grâce auquel des échanges fructueux ont pu s'établir avec Bill Shipley, et dans le cadre duquel plusieurs travaux de thèses en co-tutelle ont pu être réalisés, contribuant largement au débat sur le thème ;
- les membres du réseau GlopNet et du consortium du programme européen VISTA, qui ont tous deux permis des avancées considérables sur le thème des traits des plantes, grâce notamment à la mise en commun d'importants jeux de données ;
- Alison Munson, dont la clairvoyance et la pugnacité ont permis de mettre en place un cycle de cours international sur les traits des organismes qui s'est d'abord déroulé au Québec puis en Provence et en Colombie ; ces cours, véritables laboratoires d'idées, constituent des moments privilégiés et ô combien

agréables, d'échanges entre chercheurs et étudiants, qui méritent d'être pérennisés ;

- Gaëlle Damour et Sabrina Gaba, qui avec enthousiasme et implication, nous aident à tester l'approche présentée ici dans les systèmes cultivés ;
- les nombreux étudiants des « Ecoles Traits », de Montpellier SupAgro et de l'Université Montpellier II, à qui sont destinées certaines de ces pages ;
- Éric Lichtfouse, dont l'incitation à produire une revue sur les traits des plantes est finalement à l'origine de cet ouvrage, et Michael Kleyer, dont l'invitation à faire une conférence plénière sur ce thème a été le ferment de cette revue ;
- Bruno Fady, pour son regard de généticien sur la notion de trait et ses commentaires pénétrants sur certains passages du texte.

Nous tenons également à remercier le CEntre de Synthèse et d'Analyse sur la Biodiversité (CESAB) de la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité, qui a gracieusement mis à notre disposition une partie de ses locaux à un moment décisif pour la rédaction de cet ouvrage. Un grand merci à Magali Grana et Baptiste Laporte pour leur chaleureux accueil à cette occasion.

*À Benoît, Coline et Violette, qui entendent parler de ce livre depuis (trop) longtemps
À nos parents, pour qui l'écologie (scientifique) reste un pays bien mystérieux*

*Comme il arrive que l'étude d'objets classés
par catégories s'en trouve clarifiée,
il est bon de procéder ainsi pour ceux qui s'y prêtent.
Voici les catégories fondamentales et essentielles
qui comprennent semble-t-il la totalité ou la plupart des végétaux :
les arbres, les arbrisseaux, les sous-arbrisseaux, les plantes herbacées
(Théophraste, ca. 315 av. J.-C.)*

*To the detriment of ecology as a predictive science,
the evidence of a consistent predisposition
in the fundamental architecture of evolution
has been obscured by a focus on micro-evolution and,
until recently, a tendency to ignore widespread evidence
of repeated patterns in macro-evolution
(Grime et Pierce, 2012)*

Sommaire

Préface	11
Table des abréviations	13
Chapitre 1 Une approche fonctionnelle de la diversité biologique	17
Chapitre 2 Traits et écologie comparative : définitions, méthodes et cadre conceptuel	31
Chapitre 3 Caractérisation fonctionnelle des végétaux.....	61
Chapitre 4 Gradients, traits de réponse et stratégies adaptatives.....	109
Chapitre 5 Une approche fonctionnelle de la structure des communautés végétales	151
Chapitre 6 Traits et propriétés des écosystèmes	185
Chapitre 7 Diversité fonctionnelle et services des écosystèmes...	221
Chapitre 8 Diversité fonctionnelle en agriculture : exemples des prairies et des adventices des cultures...	241
Chapitre 9 Gestion des données de la diversité fonctionnelle...	293
Chapitre 10 Perspectives	321
Glossaire.....	337
Index.....	343
Table des matières	349

Préface

La diversité du vivant, sujet d'étonnement renouvelé pour le naturaliste comme pour le grand public, ne se laisse pas enfermer dans le carcan simpliste du nombre : la diversité d'une communauté végétale ne saurait se résumer à son nombre d'espèces, pas plus que la diversité culturelle d'un pays ne saurait se résumer, par exemple, au nombre de films qu'il produit chaque année. Si l'on revient à l'étymologie, « *diversus* » signifie « contraire », « opposé », et invite à aborder la biodiversité par les caractéristiques biologiques, les « traits » si contrastés qui font la richesse du vivant.

Le renouveau qu'est l'approche fonctionnelle de la biodiversité, renouveau auquel participent de façon active Éric Garnier et Marie-Laure Navas, propose une vision basée largement sur l'écophysiologie végétale, sur la façon dont chaque plante utilise les ressources disponibles, mais ouvert de plus en plus également à la démographie, à la façon dont chaque plante, par sa production de fleurs, graines puis plantules, va se multiplier et occuper l'espace.

C'est bien sûr qualifier beaucoup plus précisément et plus profondément la biodiversité que par de simples nombres d'espèces. On se rapproche là de la biologie évolutive et des populations, pour laquelle une diversification des fonctions est plus significative qu'une simple divergence morphologique peu marquée entre organismes de même « design » général.

C'est aussi faire de la biodiversité un mécanisme écologique potentiel, en prenant comme hypothèse de travail naturelle que, par exemple, des différences entre espèces végétales dans l'efficacité de la photosynthèse, dans la capture de l'eau du sol, dans la capacité à retenir les éléments minéraux jouent un rôle plus déterminant pour les flux de matière et d'énergie que le nombre d'espèces par lui-même. L'influence éventuelle du nombre d'espèces d'un écosystème sur son fonctionnement, un temps sujet phare de la recherche en écologie, ne peut alors avoir de sens qu'à travers une diversité des fonctions.

L'approche fonctionnelle de la biodiversité renouvelle également l'étude des interactions au sein d'assemblages d'espèces, l'écologie des communautés, longtemps écartelée entre approches descriptives et approches mécanistes. Dans l'approche fonctionnelle, les interactions dans les communautés sont vues comme des interactions de fonctions caractérisées par les différents traits d'histoire de vie des espèces. La complémentarité des traits, par exemple efficacité photosynthétique pour certaines espèces et capacité à mobiliser l'azote du sol pour d'autres, devient aussi importante que la compétition, longtemps privilégiée comme interaction essentielle du fait de la simplicité avec laquelle on pouvait la représenter dans des modèles mécanistes.

Ce nouveau paradigme induit désormais une intense activité de recherche sur les traits d'histoire de vie et les fonctions associées chez les végétaux. On comprend bien que le lien entre diversité des traits, et donc des fonctions, et fonctionnement des écosystèmes est essentiel pour appréhender les conséquences des changements planétaires sur les systèmes écologiques. En effet ces changements amènent d'une part une érosion et homogénéisation de la biodiversité et d'autre part des changements environnementaux de toutes sortes. Il s'agit bien sûr des changements climatiques, dont on ne peut plus douter qu'ils sont en marche, mais aussi des multiples changements d'usage des terres, qui vont de l'abandon des terres à une active intensification agricole, voire à l'urbanisation. On peut craindre que l'érosion et l'homogénéisation de la biodiversité ne fassent qu'amplifier les conséquences des changements environnementaux, notamment en diminuant la résilience des écosystèmes et leur capacité à « encaisser » des événements extrêmes.

On doit savoir gré à Éric Garnier et Marie-Laure Navas d'avoir pris le parti de proposer un ouvrage qui témoigne de ce renouveau des recherches sur la biodiversité en visant prioritairement un public d'étudiants. Leur expérience de chercheurs et de pédagogues leur permet en effet de distinguer dans une recherche foisonnante les points saillants et prioritaires pour proposer une vision cohérente de l'approche fonctionnelle de la diversité. La progression de l'ouvrage, des traits aux fonctions puis aux services écosystémiques s'appuie sur l'expérience de recherche et d'enseignement des auteurs dans ce qui contribue notamment à une véritable reconstruction de l'écologie des communautés, dans laquelle les perspectives agronomiques ne sont pas oubliées. Il les conduit aussi à un équilibre très pragmatique entre concepts (traits et fonctions) et pratiques (les principaux traits et leur mesure). L'ouvrage s'adresse ainsi tout autant au chercheur qu'à l'étudiant, notamment avec de remarquables perspectives d'écologie comparée, dans lesquelles les spécialistes d'autres champs de l'écologie, dont je suis, pourront trouver inspiration et réflexion.

Jean-Dominique LEBRETON,
de l'Institut

Table des abréviations

Ce tableau rassemble les abréviations utilisées dans le texte, leur signification en français et en anglais. L'abréviation anglaise est donnée entre parenthèses dans la première colonne lorsqu'elle est usuelle.

Abréviations	Significations	Equivalents anglais
$[E]_L$	Teneur en éléments minéraux de la litière	<i>Litter nutrient concentration</i>
$[E]_T$	Teneur en éléments minéraux de la biomasse verte	<i>Nutrient concentration of green biomass</i>
$A_{\Delta t}$	Absorption d'eau par les plantes sur l'intervalle de temps Δt .	<i>Water absorption by plants over a period of time Δt.</i>
BA	Biomasse aérienne vivante	<i>Aboveground standing biomass</i>
BA_0	Biomasse aérienne vivante en début de saison	<i>Initial aboveground standing biomass</i>
BA_{max}	Biomasse aérienne maximale produite au cours d'une saison de végétation	<i>Maximum aboveground standing biomass over the growing season</i>
$B_{rac (i,j)}$	Biomasse racinaire de l'espèce j dans la strate i	<i>Root biomass of species j in stratum i</i>
CC	Capacité d'eau au champ	<i>Water holding capacity</i>
CSR (CSR)	Stratégies Compétitrice, tolérante au Stress, Rudérale	<i>Competitor, Stress tolerator, Ruderal Strategies</i>
$\delta^{13}C$ ($\delta^{13}C$)	Rapport isotopique en ^{13}C Carbone (des feuilles, dans cet ouvrage)	<i>^{13}C Carbon isotope ratio</i>
Décomp	Vitesse de décomposition	<i>Decomposition Rate</i>
DFI	Date de floraison	<i>Flowering date</i>
DFvg (DFvg)	Divergence Fonctionnelle	<i>Functional Divergence</i>
d_{rac}	Diamètre racinaire moyen	<i>Root Diameter</i>
DTR (RTD)	Densité des Tissus Racinaires	<i>Root Tissue Density</i>
DVF (LLS)	Durée de Vie des Feuilles	<i>Leaf Life Span</i>
ΔB_{Morte}	Variation de biomasse morte sur un intervalle de temps (ΔT)	<i>Litter mass variation over a period of time (ΔT)</i>
$\Delta B_{Vivante}$	Variation de biomasse vivante sur un intervalle de temps (ΔT)	<i>Standing biomass variation over a period of time (ΔT)</i>
e	Vitesse relative de perte de biomasse	<i>Relative rate of biomass loss</i>
Ep_F (L_T)	Épaisseur d'une feuille	<i>Leaf Thickness</i>
$E_{\Delta t}$	Evaporation de l'eau du sol sur l'intervalle de temps Δt	<i>Soil water Evaporation over a period of time Δt</i>
Fract	Résistance à la fracture	<i>Physical strength of leaves</i>

Abréviations	Significations	Equivalents anglais
GCTE (GCTE)	Global Change and Terrestrial Ecosystems	<i>Global Change and Terrestrial Ecosystems</i>
Glopnet (Glopnet)	Global plant trait network	<i>Global plant trait network</i>
HR (RH)	Hauteur Reproductive	<i>Reproductive Height</i>
HV (VH)	Hauteur Végétative	<i>Vegetative Height</i>
INN (NNI)	Indice de Nutrition Azotée	<i>Nitrogen Nutrition Index</i>
INP (PNI)	Indice de Nutrition Phosphorée	<i>Phosphorus Nutrition Index</i>
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique	
k_{ij}	Conductivité hydraulique par unité de surface racinaire de l'espèce j dans la strate i	<i>Hydraulic conductivity per unit of root area of species j in soil layer i</i>
L_{rac}	Longueur racinaire	<i>Root length</i>
LSR (SRL)	Longueur Spécifique Racinaire	<i>Specific Root Length</i>
MAC (CSM)	Moyenne Arithmétique de la Communauté	<i>Community species mean (unweighted)</i>
M_{Cci}	Masse de la fraction biochimique i	
MEA (MEA)	Millenium Ecosystem Assessment	<i>Millenium Ecosystem Assessment</i>
M_F (LM)	Masse totale de feuilles d'une plante	<i>Leaf mass of the whole plant</i>
$M_{F(F)}$	Masse fraîche foliaire	<i>Leaf fresh mass</i>
$M_{F(S)}$	Masse sèche foliaire	<i>Leaf dry mass</i>
MG (SM)	Masse d'une Graine	<i>Seed Mass</i>
M_i	Masse sèche du tissu i	<i>Tissue Mass</i>
MOS (SOM)	Matière Organique du Sol	<i>Soil Organic Matter</i>
MPC (CWM)	Moyenne Pondérée de la Communauté	<i>Community Weighted Mean</i>
MSF (LMA)	Masse surfacique foliaire	<i>Leaf mass per area</i>
M^{Ttk1}	Biomasse totale d'un individu de l'espèce k au temps t^1	<i>Total plant biomass of species k at time t^1</i>
N_k	Nombre d'individus de l'espèce k	<i>Number of individuals of species k</i>
PE (EP)	Propriétés des Ecosystèmes	<i>Ecosystem Properties</i>
PFC (CFP)	Paramètre Fonctionnel de la Communauté	<i>Community Functional Parameter</i>
p_k (p_k)	Proportion initiale de l'espèce k dans la communauté	<i>Proportion of species k in community</i>
PMF (LMF)	Proportion de Masse Foliaire	<i>Leaf Mass Fraction</i>
PPN (NPP)	Productivité Primaire Nette	<i>Net Primary Productivity</i>
PPNA (ANPP)	Productivité Primaire Nette Aérienne	<i>Aboveground Net Primary Productivity</i>
PPSN (SNPP)	Productivité Primaire Spécifique Nette	<i>Specific Net Primary Productivity</i>

Table des abréviations

Abréviations	Significations	Equivalents anglais
$PS_m (A_{max})$	Vitesse maximale de photosynthèse par unité de masse foliaire	<i>Mass-based maximum leaf photosynthetic rate</i>
$P_{\Delta t}$	Précipitations sur l'intervalle de temps Δt	<i>Rainfall over a period of time Δt</i>
r_D	Vitesse de décomposition de la litière	<i>Rate of litter decomposition</i>
$R_{eff} (R_{eff})$	Efficacité de la résorption	<i>Resorption Efficiency</i>
$R_m (R_m)$	Vitesse de respiration à l'obscurité	<i>Dark respiration rate</i>
RSF (LAR)	Rapport de Surface Foliaire	<i>Leaf Area Ratio</i>
SEF (LES)	Syndrome Economique Foliaire	<i>Leaf Economics Spectrum</i>
S_{TF}	Surface foliaire totale d'une plante	<i>Total plant leaf area</i>
$S_f (LA)$	Surface d'une feuille individuelle (une face)	<i>Area of a single leaf (one side)</i>
S_{rac}	Surface racinaire	<i>Root area</i>
SSF (SLA)	Surface Spécifique Foliaire	<i>Specific Leaf Area</i>
$SSR_{i,j}, RSA_{i,j}$	Surface Spécifique des Racines de l'espèce j dans la strate i	<i>Root Specific Area of species i in stratum j</i>
S_t	Stock d'eau présent dans le sol au temps t	<i>Soil water content at time t</i>
TCF (LCC)	Teneur en Carbone Foliaire	<i>Leaf Carbon Concentration</i>
TEEB (TEEB)	The Economics of Ecosystems and Biodiversity	<i>The Economics of Ecosystems and Biodiversity</i>
TMSF (LDMC)	Teneur en Matière Sèche Foliaire	<i>Leaf Dry Matter Content</i>
TNF (LNC)	Teneur en Azote Foliaire	<i>Leaf Nitrogen Concentration</i>
TNG (SNC)	Teneur en Azote des Graines	<i>Seed Nitrogen Contentration</i>
TNR (RNC)	Teneur en Azote Racinaire	<i>Root Nitrogen Concentration</i>
TPF (LPC)	Teneur en Phosphore Foliaire	<i>Leaf Phosphorus Concentration</i>
TRM (MRT)	Temps de Résidence Moyen	<i>Mean Residence Time</i>
VAC (AGR)	Vitesse Absolue de Croissance	<i>Absolute Growth Rate</i>
VAN (NAR ou ULR)	Vitesse d'Assimilation Nette	<i>Net Assimilation Rate ou Unit Leaf Rate</i>
V_f	Volume d'une feuille	<i>Leaf volume</i>
V_i	Volume du tissu i	<i>Tissue volume</i>
VRC (RGR)	Vitesse Relative de Croissance	<i>Relative Growth Rate</i>
VRC_{max} (RGR_{max})	Vitesse Relative de Croissance maximale	<i>Maximum Relative Growth Rate</i>
$\rho_f (\rho_f)$	Densité des feuilles fraîches	<i>Fresh leaf density</i>
$\psi_j (\psi_j)$	Potentiel hydrique de l'espèce j	<i>Water potential of species j</i>
$\psi_{sol,i} (\psi_{sol,i})$	Potentiel hydrique du sol dans la strate i	<i>Soil water potential in layer i</i>

Une approche fonctionnelle de la diversité biologique

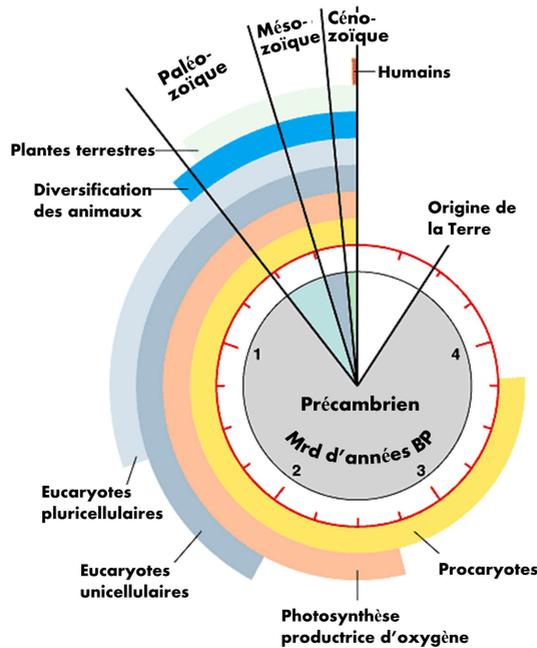
1. Diversité ou diversités ? 18
2. Des fonctions et des plantes 22
3. Diversité fonctionnelle et écologie comparative des plantes 23
4. Les questions abordées par une approche fonctionnelle de la diversité 25

1. Diversité ou diversités ?

La diversité biologique¹ est constituée par le monde vivant qui nous entoure et auquel nous appartenons ; elle représente le tissu vivant de notre planète. Son origine est très ancienne puisque les premières formes de vie sont apparues sur la Terre il y a maintenant un peu plus de trois milliards et demies d'années. Depuis lors, les organismes vivants ont évolué et se sont transformés jusqu'à présenter la diversité biologique que nous connaissons aujourd'hui, dans toute sa multiplicité de formes, de fonctions et d'organisation. Initialement inféodés aux milieux aquatiques, certains de ces organismes ont gagné la terre ferme il y a un peu moins de 400 millions d'années (Figure 1.1). Tous les milieux ont peu à peu été colonisés, y compris les plus invraisemblables rencontrés sur la planète.

FIG. 1.1 | Quelques grandes étapes de l'évolution de la vie sur Terre

L'échelle circulaire couvre une période de 5 milliards d'années et se lit dans le sens des aiguilles d'une montre (© Pearson Education Inc., publishing as Benjamin Cummings).



¹ L'expression « Diversité biologique » peut être considérée comme synonyme de « biodiversité », terme largement utilisé depuis la création de ce néologisme lors du Forum National sur la Biodiversité tenu à Washington (USA) en septembre 1986 (voir par exemple Le Roux *et al.*, 2009 pour les nuances autour de ce concept).

L'estimation de cette diversité reste cependant un grand défi. Une des explications est liée à sa nature plurielle, qui pose la question du choix de l'entité à prendre en compte. Ainsi, la plupart des quantifications actuelles portent sur le nombre d'espèces, qui met en avant la « *facette taxinomique* » de la diversité. Il y aurait actuellement environ 9 millions d'espèces sur la Terre¹, dont seulement un peu plus de 1,2 millions sont décrites (Mora et al., 2011). Au-delà de ces estimations encore bien imprécises, les travaux des paléontologues, des généticiens et des évolutionnistes ont permis de retracer l'histoire de l'origine de la vie et de l'évolution des organismes. Sur la base de la théorie de l'évolution et de l'observation des restes fossiles, ils ont pu proposer une classification du vivant, l'arbre de vie, reliant ses membres par leurs liens de parenté : chaque organisme s'y trouve inscrit dans une histoire évolutive, le tissu des relations entre apparentés représentant alors la « *facette phylogénétique* » de la diversité. Cependant, la diversité des organismes participe d'autres différences qui transcendent les délimitations taxinomiques et les liens de parenté existant entre eux. L'une d'entre elles relève de la diversité des fonctions accomplies par cette multitude d'organismes en relation avec les milieux qu'ils occupent : c'est la « *facette fonctionnelle* » de la diversité.

Si l'on veut comprendre le fonctionnement des systèmes écologiques et en dernier ressort celui de notre planète, la prise en compte de la composante fonctionnelle des organismes est essentielle. Pour s'en convaincre, arrêtons-nous sur la comparaison réalisée par Lovelock (1979) des atmosphères des deux planètes qui nous entourent, Vénus et Mars, avec celles de la Terre actuelle et d'une Terre hypothétique où la vie n'existerait pas (Tableau 1.1).

TAB. 1.1 | Compositions atmosphériques et température moyenne de surface de Mars, de la Terre actuelle, de Vénus et d'une Terre hypothétique où la vie n'existerait pas (tiré de Lovelock 1979)

Gaz/Température	Planète			
	Vénus	Terre sans vie	Mars	Terre actuelle
Gaz carbonique	98%	98%	95%	0.03%
Azote	1,9%	1,9%	2,7%	79%
Oxygène	infime	infime	0,13%	21%
Température de surface (°C)	477	290 ± 50	-53	13

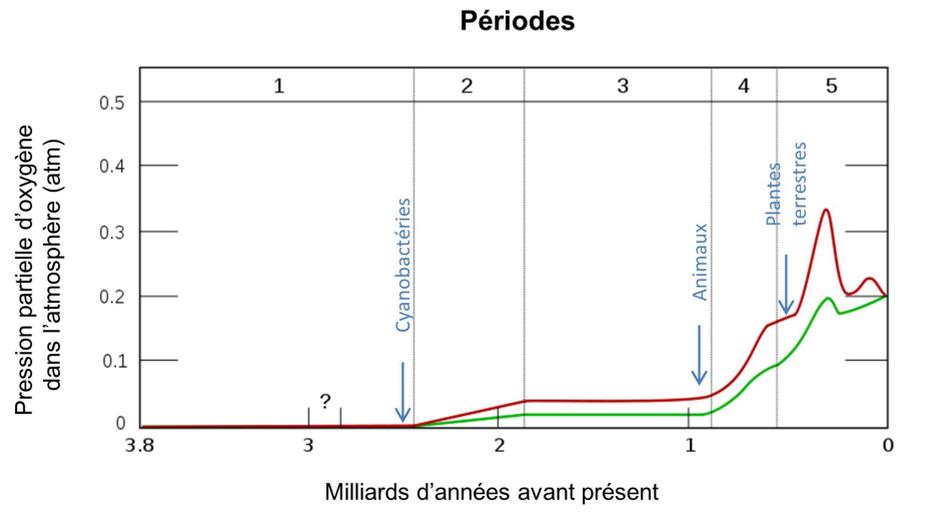
Le message est clair : l'atmosphère actuelle de notre planète, avec sa teneur en oxygène exceptionnellement élevée et sa teneur en gaz carbonique exceptionnellement faible, est un produit de la vie. L'oxygène, indispensable à la respiration

¹ Ces estimations doivent être manipulées avec précaution car elles agrègent sous le concept d'espèce des entités qui sont définies de façon très différentes, par exemple entre botanistes, zoologistes et bactériologistes.

aérobie de la grande majorité des organismes que nous connaissons, est un produit dérivé de la photosynthèse, processus qui permet aux organismes autotrophes de synthétiser la matière organique à partir de l'énergie solaire, de l'eau, du gaz carbonique et des éléments minéraux. L'évolution de la pression en oxygène de l'atmosphère au cours du temps a été marquée par des étapes majeures (Figure 1.2, Holland, 2006), souvent accompagnées par l'apparition de nouvelles formes de vie (cf. Knoll, 2003, Canfield, 2005) : d'abord proche de zéro, cette pression augmente lors de l'apparition des premières cyanobactéries productrices d'oxygène il y a environ 2,5 milliards d'années, puis après une phase de stabilité, elle croît au moment de la diversification des animaux et des végétaux terrestres jusqu'à un maximum au Carbonifère avant de redescendre aux valeurs actuelles. Cette « révolution de l'oxygène » a permis à la fois une augmentation extraordinaire de la production primaire de la biosphère et une diversification explosive des différentes formes de vie (Canfield, 2005). Dans cet exemple, c'est donc moins l'*origine* et l'*histoire* des organismes que leur *fonction* de producteurs d'oxygène qui importe.

FIG. 1.2 | Évolution estimée de la pression partielle d'oxygène de l'atmosphère depuis 3,8 milliards d'années. Adapté de Holland (2006).

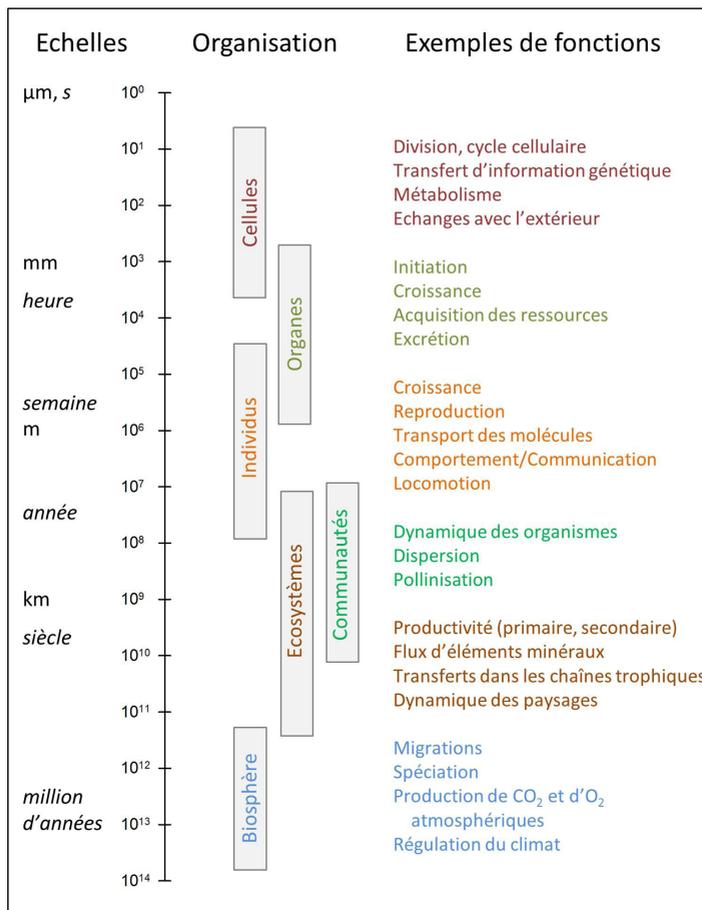
Les lignes rouge et verte représentent respectivement les limites supérieure et inférieure des estimations. Cinq périodes sont identifiées : période 1 (3.85–2.45 milliards d'années avant présent) ; période 2 : (2.45–1.85 milliards d'années) ; période 3 (1.85–0.85 milliards d'années) ; période 4 (0.85–0.54 milliards d'années), et période 5 (0.54 milliards d'années jusqu'au présent). Les dates approximatives d'apparition des cyanobactéries, des animaux et des plantes terrestres (cf. Fig. 1-1) sont figurées en bleu.



L'importance des fonctions réalisées par les organismes et les conséquences de celles-ci sur les systèmes écologiques peuvent être évaluées à des échelles d'espace et de temps variées : du micron à la planète et de la seconde aux temps géologiques (Figure 1.3). L'objet de cet ouvrage est de présenter cette facette fonctionnelle de la diversité en s'appuyant sur l'exemple de la végétation terrestre actuelle.

FIG. 1.3 | Quelques exemples de fonctions, échelles d'espace et de temps auxquelles celles-ci sont généralement appréhendées dans les systèmes terrestres

Les fourchettes de valeurs données pour les échelles d'espace et de temps (logarithmiques) sont à considérer comme des ordres de grandeurs approximatifs, donnés respectivement en micromètres et en secondes (adaptées d'Osmond *et al.*, 1980). Abréviations : μm , micromètre ; s, seconde ; mm, millimètre ; m, mètre ; km, kilomètre. Les codes couleurs indiquent les correspondances entre fonctions et niveaux d'organisation.



2. Des fonctions et des plantes

Avant d'aller plus loin, il s'agit de s'entendre sur ce qu'est une « fonction ». Une définition directement applicable aux organismes nous est proposée par la médecine, pour laquelle une fonction est l'« ensemble des actes accomplis par une structure organique définie en vue d'un résultat déterminé » (CNRTL : <http://www.cnrtl.fr/>). Cependant, comme discuté par Calow (1987), l'objectif d'un résultat déterminé soulève une question philosophique débattue de longue date par les biologistes : celle de l'argument du dessein, proche de l'argument téléologique d'Aristote, selon lequel il y a dans la nature des buts ou des fins. Malgré toute la richesse de ce débat, nous ne l'aborderons pas dans cet ouvrage, et opterons plutôt pour une définition consensuelle selon laquelle une fonction est une « activité dévolue à un élément d'un ensemble ou à l'ensemble lui-même » (CNRTL : <http://www.cnrtl.fr/>; voir également Calow 1987). Notons au passage que cette définition peut s'appliquer aux différents niveaux d'organisation du monde vivant, de la cellule à la planète, et pas seulement à celui des organismes. La Figure 1.3. présente quelques exemples de fonctions à ces différents niveaux d'organisation, en indiquant également les échelles spatiales et temporelles auxquelles elles s'appliquent ; elle illustre l'extrême diversité des fonctions qui peuvent être identifiées selon la question posée. La compréhension de ces fonctions et de leurs contrôles, la manière dont elles s'organisent au sein des communautés et des écosystèmes, voire à l'échelle planétaire, sont autant de thèmes de recherche majeurs investis par les écologues et qui seront abordés dans les différents chapitres.

Mais, puisque ce schéma général peut s'appliquer à l'ensemble des organismes vivants, pourquoi s'intéresser ici uniquement aux plantes ? Il y a pour cela deux raisons essentielles. La première est que les plantes constituent plus de 99 % de la matière vivante des écosystèmes terrestres. En conséquence, leur fonctionnement, à travers l'acquisition et la transformation des ressources, détermine largement la quantité et la qualité des habitats et des substrats qui sont utilisés par les autres organismes, tout en contrôlant fortement la composition de l'atmosphère et le climat de la Terre (Grime, 2003, Keddy, 2007). Cela conduit à identifier deux questions, fondamentales pour parvenir à la compréhension et à la prédiction du fonctionnement des systèmes écologiques terrestres : quels sont les facteurs du milieu qui contrôlent la distribution et le fonctionnement des plantes ? Quel est l'impact des plantes sur le fonctionnement des systèmes écologiques ? La seconde raison de ce choix, conséquence directe de la première, est que c'est chez les plantes que l'approche fonctionnelle de la diversité a connu le plus fort développement au cours des 20 dernières années, grâce notamment à de fortes avancées conceptuelles (*cf.* les revues de Lavorel *et al.*, 2007, Garnier et Navas, 2012).

Ce développement s'explique en partie par la nécessité de simplifier la complexité floristique¹, avec comme finalité de comprendre et prédire les effets des changements planétaires ou des pratiques de gestion sur la distribution de la végétation et les propriétés des écosystèmes, tant localement qu'à une échelle plus globale (références dans Lavorel *et al.*, 2007). L'impulsion donnée à cette approche par les grands programmes internationaux tels que Global Change and Terrestrial Ecosystems (GCTE)² ou DIVERSITAS³ a été ici tout à fait déterminante (Smith *et al.*, 1997, Canadell *et al.*, 2007). Elle montre l'intérêt majeur de cette approche pour apporter des réponses aux grandes questions environnementales actuelles. Dans la suite de ce texte introductif, nous donnons une brève approche historique de la notion avant de présenter la structure de l'ouvrage.

3. Diversité fonctionnelle et écologie comparative des plantes

Les approches non taxinomiques de la diversité des plantes sont très anciennes. En effet, la première classification des végétaux en « arbre », « arbrisseau », « sous-arbrisseau » et « plante herbacée », proposée par le philosophe grec Theophraste (372-287 av. J.C.) fondateur de la botanique (voir Amigues, 2010), contient en germe une approche fonctionnelle de la diversité des plantes (*cf.* Weiher *et al.*, 1999). Elle s'est ensuite développée dans la seconde moitié du XIX^e siècle à la suite des travaux fondateurs de biogéographie conduits par Alexander von Humboldt, pour prendre son véritable essor dans le courant du XX^e siècle (Tableau 1.2).

À la charnière des XIX^e et XX^e siècle, Warming et Schimper ont souligné la signification écologique de la forme des plantes, remarquant que les similarités écologiques transcendaient les divisions taxinomiques, ce qui a mené à l'identification des premières relations entre forme et fonction. L'un des systèmes de classification les plus importants, encore largement utilisé aujourd'hui, est celui des types biologiques, conçu par Raunkiaer à partir de la position des bourgeons permettant la survie des plantes en réponse aux conditions climatiques (ce système sera étendu par Box au début des années 1980, en incorporant notamment des caractéristiques portant sur la phénologie des plantes). Plusieurs autres systèmes de classifications ont été proposés sur différentes bases morphologiques et/ou

¹ Le nombre d'espèces de plantes est estimé à 315 000, soit 3,5% de l'ensemble des espèces de la planète (Mora *et al.*, 2011).

² <http://www.igbp.net/researchprojects/astprojects/globalchangeandterrestrialecosystems>

³ <http://www.diversitas-international.org/>

TAB. 1.2 | Quelques étapes importantes du développement de l'approche fonctionnelle de la diversité des plantes depuis le début du XIX^e siècle (élaboré par Grime et Pierce, 2012, à partir de Duckworth *et al.*, 2000)

Auteurs	Commentaires
von Humboldt (1806)	Première relation identifiée entre forme et fonction chez les plantes. Mise au point d'une classification fondée sur les formes de croissance
Grisebach (1872)	Classification de 60 formes végétatives corrélées au climat
Warming (1884, 1909)	Classification fondée sur des caractéristiques simples de formes de vie (<i>e.g.</i> durée de vie et potentiel d'expansion végétative)
Schimper (1903)	Reconnaissance de convergences entre forme et fonction, indépendantes des différences taxinomiques, entre différents types de végétations localisés dans des aires géographiques différentes, mais de climats comparables
Raunkiaer (1907, 1934)	Système des types biologiques
Kearney et Schantz (1912)	Proposition de quatre stratégies végétales de base dans les régions arides, en relation avec la sécheresse
Ramenskii (1938)	Utilisation d'observations systématiques de la végétation dans des quadrats fixes pour enregistrer la croissance et le développement des espèces et première proposition de types fonctionnels primaires de plantes
Braun-Blanquet (1928)	Enrichissement du système des types biologiques
Gimingham (1951)	Système des formes de croissance considérant également la ramification des tiges
Dansereau (1951)	Système de classification fondé sur les types biologiques, la morphologie, la persistance du feuillage et le développement de la canopée
Curtis (1959)	Surtout connu pour ses inventaires et sa classification de la végétation du Wisconsin, mais des documents récemment retrouvés montrent que juste avant sa mort prématurée, il avait reçu un financement de la NSF pour travailler sur une approche fonctionnelle de l'utilisation des traits morphologiques
Küchler (1967)	Classification hiérarchique utilisant une division initiale fondée sur le caractère ligneux ou herbacé des plantes. Les groupes d'ordre inférieur sont fondés sur les types biologiques, les caractéristiques foliaires et le développement de la canopée
Mooney et Dunn (1970) ; Mooney (1974)	Recherche des relations entre forme des végétaux et facteurs du milieu dans un contexte d'évolution convergente
Hallé <i>et al.</i> (1978)	Modèles d'architecture des arbres fondés sur l'existence d'un « plan » sous-tendant le développement, plutôt que sur une expression de la morphologie à un instant donné
Box (1981)	Mise au point d'une classification globale fondée sur des caractéristiques de structure et de phénologie en relation avec le climat
Grime (1974, 1979)	Théorie des stratégies et système CSR (« compétitive », « tolérance au stress » et « rudérale ») des types fonctionnels de plantes
Noble et Slatyer (1980)	Classification des « attributs vitaux » des plantes fondée sur des caractéristiques de formes de vie en relation à la réponse aux perturbations

fonctionnelles au cours du XX^e siècle (Tableau 1.2). Parmi ces contributions, celle de Mooney et Dunn (1970) vise à expliquer la dominance des arbustes à feuilles persistantes dans les écosystèmes de type méditerranéen à l'aide d'une combinaison de caractéristiques physiologiques et morphologiques, relatives à la gestion des ressources et la protection contre la prédation et le feu. Un système complètement différent a été introduit par Hallé *et al.* (1978), dans lequel les plantes sont classées en fonction de leur architecture, qui découle de l'organisation spatiale et de la ramification de modules répétés. Finalement, le développement du modèle de stratégies adaptatives de Grime fondé sur une combinaison de caractéristiques morphologiques, physiologiques et reproductrices a eu et a encore une influence très marquée en écologie végétale (voir chapitre 4). Le lecteur trouvera plus de détails sur l'historique des différentes approches fonctionnelles des plantes dans Duckworth *et al.* (2000), Grime (2001) et Grime et Pierce (2012).

Les différentes caractéristiques utilisées pour décrire les plantes, comme celles mentionnées ci-dessus (forme de vie, position des bourgeons, gestion des ressources...), sont appelées « traits ». Ces traits, qui sont les caractéristiques des organismes reliées à leur fonctionnement et modulant leur valeur sélective (McGill *et al.*, 2006, Violle *et al.*, 2007, et chapitre 2 pour une définition et une présentation du concept), sont des outils privilégiés de l'approche fonctionnelle de la diversité. Ils permettent en effet d'appréhender les interactions entre les organismes et les composantes de leur environnement, qu'elles soient biotiques ou abiotiques, et d'établir des liens entre les différents niveaux d'organisation représentés dans les systèmes écologiques. Ils seront omniprésents dans cet ouvrage qui s'inscrit dans le courant d'une écologie comparative fondée sur l'utilisation des traits (trait-based ecology) et marquée par une extraordinaire expansion depuis trois décennies (voir notamment les synthèses de Lavorel *et al.*, 2007, Naeem et Bunker, 2009, Garnier et Navas, 2012).

4. Les questions abordées par une approche fonctionnelle de la diversité

Le développement de l'approche fonctionnelle de la diversité a conduit à reformuler certaines des questions relatives aux systèmes écologiques et à leurs composantes. Si la prise en compte de la facette taxinomique de la biodiversité reste bien entendu pertinente pour traiter un certain nombre d'entre elles, l'approche fonctionnelle de la diversité présente un fort potentiel pour traiter des questions

portant par exemple sur la distribution des organismes le long de gradients de facteurs du milieu (e.g. Grime, 1979, Chapin *et al.*, 1993, Westoby *et al.*, 2002), l'identification des règles qui gouvernent l'assemblage des communautés (e.g. McGill *et al.*, 2006, Suding *et al.*, 2008, Shipley, 2010), la compréhension de la manière dont le fonctionnement des organismes se traduit au niveau des écosystèmes (e.g. Reich *et al.*, 1992, Chapin *et al.*, 1993, Lavorel et Garnier, 2002) et contrôle certains des services que ces derniers fournissent aux sociétés humaines (Díaz *et al.*, 2006, Díaz *et al.*, 2007).

L'objectif de cet ouvrage est de montrer comment la prise en compte de cette facette fonctionnelle de la biodiversité permet d'améliorer la compréhension de ces questions, au cœur des recherches actuelles en écologie (Tableau 1.3). Après avoir posé dans le chapitre 2 quelques définitions et décrit le cadre conceptuel qui a guidé l'organisation de notre propos, le chapitre 3 présentera comment les traits sont utilisés pour caractériser les plantes dans une perspective fonctionnelle. Les relations entre valeurs de traits et facteurs du milieu seront d'abord présentées dans le chapitre 4, puis reprises dans le chapitre 8 dans un contexte agronomique. Les distributions de valeurs de traits dans les communautés et les déterminants biotiques et abiotiques qui conduisent à ces distributions seront traités dans les chapitres 5 et 8, alors que les relations entre composantes de la diversité fonctionnelle, fonctionnement et services des écosystèmes seront abordées dans les

TAB. 1.3 | Les principales questions abordées dans cet ouvrage (inspiré de Keddy, 1990 et de Bill Shipley, communication personnelle), et les chapitres dans lesquels elles sont traitées.

Les questions d'une approche fonctionnelle fondée sur les traits des organismes	Chapitres
Qu'est ce qu'un trait et dans quel contexte écologique utilise t'on les traits ?	2 : <i>Traits et écologie comparative : définitions, méthodes et cadre conceptuel</i>
Quels sont les traits fondamentaux ?	3 : <i>Caractérisation fonctionnelle des végétaux</i>
Comment varient les traits le long de gradients de facteurs du milieu ?	4 : <i>Gradients, traits de réponse et stratégies adaptatives</i> 8 : <i>Diversité fonctionnelle en agriculture</i>
Quels sont les déterminants de la variabilité des traits dans une communauté ?	5 : <i>Structure fonctionnelle des communautés</i> 8 : <i>Diversité fonctionnelle en agriculture</i>
Quelles sont les règles d'assemblage des communautés en termes de traits ?	5 : <i>Structure fonctionnelle des communautés</i>
Comment les valeurs de traits et leurs variabilités affectent-elles le fonctionnement des écosystèmes et les services que ces derniers rendent aux sociétés humaines ?	6 : <i>Traits et propriétés des écosystèmes</i> 7 : <i>Diversité fonctionnelle et services des écosystèmes</i> 8 : <i>Diversité fonctionnelle en agriculture</i>
Comment stocker et accéder aux données sur les traits des organismes ?	9 : <i>Gestion des données de la diversité fonctionnelle</i>

chapitres 6, 7 et 8. Les démarches récentes visant à rationaliser le stockage et l'accès aux données de traits seront ensuite exposées dans le chapitre 9, avant de proposer quelques perspectives de développement futur de l'approche fonctionnelle de la diversité.

À RETENIR

- ▶ La diversité biologique, qui constitue le tissu vivant de notre planète, présente plusieurs facettes : taxinomique, phylogénétique, fonctionnelle... Cet ouvrage traite de la dernière d'entre elles, qui peut être définie comme la variation dans le degré d'expression des fonctions aux différents niveaux d'organisation du monde vivant. Une « fonction » est définie comme une « activité dévolue à un élément d'un ensemble ou à l'ensemble lui-même », et peut s'appliquer à ces différents niveaux d'organisation, de la cellule à la planète. La compréhension de ces fonctions et de leurs contrôles, la manière dont elles s'organisent au sein des communautés et des écosystèmes constituent l'essentiel des thèmes abordés dans les différents chapitres.
- ▶ Cet ouvrage est centré sur les plantes, car ces dernières constituent plus de 99 % de la matière vivante des écosystèmes terrestres. En conséquence, leur fonctionnement détermine largement la quantité et la qualité des habitats et des substrats qui sont utilisés par les autres organismes, tout en contrôlant fortement la composition de l'atmosphère et le climat de notre planète. C'est aussi chez les plantes que l'approche fonctionnelle de la diversité a connu le plus fort développement au cours des 20 dernières années. Si elles sont très anciennes, les approches non taxinomiques de la diversité des plantes ont connu une phase active de développement dans la seconde moitié du XIX^e siècle, pour prendre leur véritable essor dans le courant du XX^e siècle.
- ▶ Les caractéristiques utilisées pour décrire les plantes dans une perspective fonctionnelle sont appelées « traits » : reliés au fonctionnement des organismes, les traits modulent leur valeur sélective, et permettent d'appréhender les interactions entre les organismes et les composantes de leur environnement, et d'établir des liens entre les différents niveaux d'organisation représentés dans les systèmes écologiques.
- ▶ L'objectif de cet ouvrage est de montrer comment la prise en compte de la facette fonctionnelle de la biodiversité permet d'améliorer la compréhension de questions qui sont au cœur des recherches actuelles en écologie, telles que celles portant, par exemple, sur la distribution des organismes le long de gradients de facteurs du milieu, l'identification des règles qui gouvernent l'assemblage des communautés, la compréhension de la manière dont le fonctionnement des organismes se traduit au niveau des écosystèmes et contrôle certains des services que ces derniers fournissent aux sociétés humaines.

Références

- Amigues, S. 2010.** *Theophraste: Recherches sur les plantes. A l'origine de la botanique.* Belin, Paris.
- Calow, P. 1987.** Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* **1**: 57-61.
- Canadell, J., Pataki, D. et Pitelka, L. 2007.** *Terrestrial Ecosystems in a Changing World.* Springer-Verlag, Berlin.
- Canfield, D.E. 2005.** The early history of atmospheric oxygen: Homage to Robert A. Garrels. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*: 1-36.
- Chapin, F.S., III, Autumn, K. et Pugnaire, F. 1993.** Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* **142**: S78-92.
- Díaz, S., Fargione, J., Chapin, F.S., III et Tilman, D. 2006.** Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* **4**: 1300-1305.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. et Robson, M. 2007.** Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**: 20684-20689.
- Duckworth, J.C., Kent, M. et Ramsay, P.M. 2000.** Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography?. *Progress in Physical Geography* **24**: 515-542.
- Garnier, E. et Navas, M.-L. 2012.** A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **32**: 365-399.
- Grime, J.P. 1979.** *Plant Strategies and Vegetation Processes.* John Wiley & Sons, Chichester.
- Grime, J.P. 2001.** *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties,* 2nd Edition edn. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grime, J.P. 2003.** Plants hold the key. Ecosystems in a changing world. *Biologist* **50**: 87-91.
- Grime, J.P. et Pierce, S. 2012.** *The Evolutionary Strategies That Shape Ecosystems.* Wiley-Blackwell.
- Halle, F., Oldeman, R.A.A. et Tomlinson, P.B. 1978.** *Tropical trees and forests: an architectural analysis.* Springer-Verlag, New York.
- Holland, H.D. 2006.** The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **361**: 903-915.
- Keddy, P.A. 2007.** *Plants and Vegetation - Origins, Processes, Consequences.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Knoll, A.H. 2003.** The geological consequences of evolution. *Geobiology* **1**: 3-14.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. et Urcelay, C. 2007.** Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: J. Canadell, D. Pataki and L. Pitelka Eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World,* Springer-Verlag, pp. 149-164.
- Lavorel, S. et Garnier, E. 2002.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 545-556.
- Lovelock, J.E. 1979.** *Le terre est un être vivant - L'hypothèse Gaïa.* Editions du Rocher, Monaco.

- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. et Westoby, M. 2006.** Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**: 178-185.
- Mooney, H.A. et Dunn, E.L. 1970.** Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *The American Naturalist* **104**: 447-453.
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B. et Worm, B. 2011.** How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biol* **9**: e1001127.
- Naeem, S. et Bunker, D.A. 2009.** Trait-Net: furthering biodiversity research through the curation, discovery, and sharing of species trait data. In: S. Naeem, D. A. Bunker, A. Hector, M. Loreau and C. Perrings Eds. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing - An Ecological and Economic Perspective*, Oxford University Press, pp. 281-289.
- Reich, P.B., Walters, M.B. et Ellsworth, D.S. 1992.** Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* **62**: 365-392.
- Shipley, B. 2010.** *From plant traits to vegetation structure. Chance and selection in the assembly of ecological communities.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Smith, T.M., Shugart, H.H. et Woodward, F.I. 1997.** *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Suding, K.N., Lavorel, S., Chapin, F.S., III, Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D.E., Hooper, D.U., Jackson, S.T. et Navas, M.-L. 2008.** Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* **14**: 1125-1140.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. 2007.** Let the concept of trait be functional! . *Oikos* **116**: 882-892.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. et Eriksson, O. 1999.** Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609-620.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. et Wright, I.J. 2002.** Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125-159.

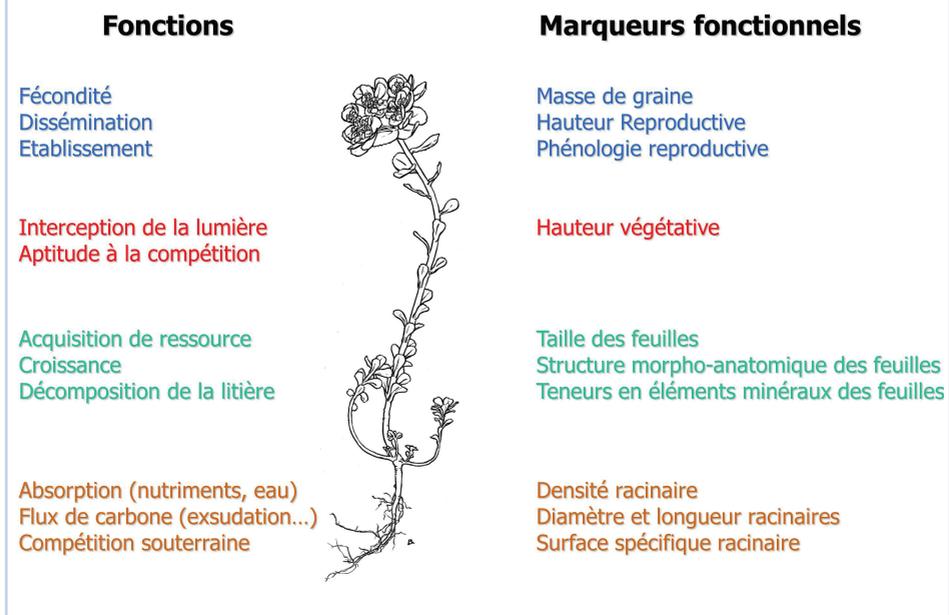
Traits et écologie comparative : définitions, méthodes et cadre conceptuel

1. Les traits : définitions et protocoles 34
2. Traits et approche comparative en écologie 43
3. Cadre conceptuel : organismes, communautés, écosystèmes 51
4. Conclusions 53

Comme exposé dans le chapitre précédent, la diversité des fonctions peut être appréhendée à différents niveaux d'organisation des systèmes biologiques (cf. Figure 1.3). Cependant, dans cet ouvrage, l'individu sera considéré comme un point d'entrée privilégié, car il est au centre d'un nœud écologique et évolutif essentiel du monde vivant (Fitter et Hay, 2002). C'est en effet à son niveau que s'exprime l'adaptation, puisque ce sont les survies, reproductions et mortalités différentielles des individus qui conduisent aux modifications de fréquences des gènes (et par conséquent des fonctions), donc à leur évolution en réponse à la sélection naturelle. De plus, c'est la réponse des individus qui détermine celles des populations et des communautés, dont la dynamique, en conjonction avec les échanges de ressources entre organismes et environnement, conditionne le fonctionnement de l'ensemble de l'écosystème. Analyser et comprendre les variations de l'expression des fonctions entre les individus, et comment celles-ci se répercutent aux niveaux des communautés et des écosystèmes est donc bien une étape fondamentale pour appréhender la diversité du vivant à tous ses niveaux d'organisation.

FIG. 2.1 Exemples de fonctions définies au niveau d'organisation des individus et marqueurs fonctionnels qui y sont reliés (cf. également Figure 1.3). Adapté de Garnier et Navas (2012).

Le code couleur met en correspondance les fonctions et les marqueurs fonctionnels qui correspondent à ces fonctions. Dessin d'*Euphorbia helioscopia* L. réalisé par Baptiste Testi.



La partie gauche de la Figure 2.1 présente quelques exemples de fonctions définies au niveau de l'individu dans le cas spécifique des végétaux. Les variations dans le degré d'expression de ces fonctions entre les différents individus d'une population, entre populations d'une même espèce ou entre espèces constituent la diversité fonctionnelle des plantes. Certaines de ces fonctions sont extraordinairement difficiles à déterminer de façon précise : comment mesurer la croissance d'une plante entière dans des communautés plurispécifiques où les systèmes racinaires peuvent être extrêmement enchevêtrés et atteindre des profondeurs de plusieurs dizaines de mètres (*cf.* Figure 3.14 du chapitre suivant) ? Comment estimer la fécondité d'un arbre ou d'une plante clonale dont la durée de vie peut s'étaler sur une période de plusieurs milliers d'années (Thomas, 2013) ? Comment appréhender le processus de dissémination des graines dont certaines peuvent se retrouver au pied de la plante qui les a produites et d'autres à plusieurs dizaines de kilomètres de celle-ci (Fenner et Thompson, 2005) ? Et finalement, comment accéder à ces fonctions pour les quelques 315 000 espèces de plantes qui peuplent la planète ? La tâche est titanesque... et n'est gérable qu'en acceptant un certain degré de simplification, et donc d'approximation : la croissance d'une plante peut être estimée à partir de certaines propriétés de ses feuilles, sa fécondité par la masse de ses graines, et la distance de dissémination des graines grâce à l'existence de structures qui leur permettent d'être portées par le vent ou qui les rendent attractives pour les animaux (voir le chapitre 3 pour plus de détails). Ces différentes caractéristiques des plantes, corrélées à leurs fonctions mais plus faciles à mesurer que ces dernières, ont été nommées « marqueurs fonctionnels »¹ (Garnier *et al.*, 2004). La partie droite de la Figure 2.1 donne des exemples de ces marqueurs fonctionnels, en regard des fonctions qu'ils permettent d'appréhender.

L'ensemble des fonctions et des marqueurs fonctionnels constituent des caractéristiques mesurables des organismes, appelées « traits »² (McGill *et al.*, 2006, Violle *et al.*, 2007). Les sections suivantes précisent ce que recouvre ce concept, et comment il est utilisé pour caractériser la diversité fonctionnelle des organismes dans un contexte écologique. Nous présenterons ensuite un schéma conceptuel qui permet d'utiliser les traits pour analyser la diversité aux niveaux des communautés et des écosystèmes et sur lequel s'appuie cet ouvrage.

¹ Cette dichotomie entre fonctions et marqueurs fonctionnels a été introduite dans la littérature en utilisant les expressions « hard trait » pour les premières et « soft trait » pour les seconds (Hodgson *et al.*, 1999, Weiher *et al.*, 1999). Ces expressions prêtant parfois à confusion (discuté par Violle *et al.*, 2007), nous préférons ne pas les utiliser dans cet ouvrage

² Le terme « trait » est pratiquement un synonyme de « caractère phénotypique », locution largement utilisée par les généticiens qui insistent souvent sur son héritabilité. L'usage ayant plutôt consacré l'utilisation de « trait » en écologie, c'est ce terme que nous utiliserons ici.

1. Les traits : définitions et protocoles

1.1 Qu'est-ce qu'un trait ?

Une analyse détaillée de la littérature révèle que le terme « trait » a été utilisé avec des sens relativement différents en écologie et en biologie des populations (Violle *et al.*, 2007). Nous retiendrons ici qu'un trait est un concept défini au niveau de l'individu (McGill *et al.*, 2006, Lavorel *et al.*, 2007, Crisp et Cook, 2012), avec la définition suivante : « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans qu'il soit fait référence à aucun autre niveau d'organisation ni à aucun facteur du milieu » (Violle *et al.*, 2007). Le concept de trait est donc défini indépendamment des caractéristiques du milieu où il se trouve ou de celles des autres niveaux d'organisation (population, communauté ou écosystème) dans lesquels il est impliqué¹. Quelques exemples de traits, qui peuvent être des fonctions ou des marqueurs fonctionnels relatifs par exemple, à la reproduction (fécondité, dissémination, etc) ou à la croissance végétative (interception de la lumière, absorption des éléments minéraux, etc) sont présentés sur la Figure 2.1. Les traits sont héréditaires (Crisp et Cook, 2012) ; ils peuvent être continus (*e.g.* hauteur d'une plante, masse d'une graine) ou catégoriels lorsqu'ils sont caractérisés par des classes de valeurs (*e.g.* plante annuelle ou pérenne, à feuilles caduques ou persistantes).

Comme cela a été discuté par Violle *et al.* (2007), cette définition appelle plusieurs précisions : (1) la valeur ou modalité d'un trait prise en un lieu et un instant donnés est appelée « attribut » (Lavorel *et al.*, 2007) : mesurer un trait consiste donc à obtenir un attribut pour celui-ci ; (2) un trait peut présenter différents attributs pour une espèce donnée selon les conditions de milieu et/ou au cours du temps (variations saisonnière ou ontogénique, par exemple) ; (3) pour un trait donné, l'attribut est souvent mesuré au niveau d'une population, en faisant la moyenne des attributs d'une collection d'individus. Ces deux derniers points impliquent tout d'abord que l'obtention d'un attribut devrait s'accompagner de la collecte d'informations permettant de décrire l'environnement local dans lequel les mesures ont été faites, afin de pouvoir interpréter de façon pertinente la signification écologique et/ou évolutive de ces attributs (McGill *et al.*, 2006, Bartholomeus *et al.*, 2008). Ensuite, il est également nécessaire de connaître l'importance relative de la variabilité intra-spécifique de ce trait par rapport à sa variabilité inter-spécifique (Garnier *et al.*, 2001, Cornelissen *et al.*, 2003, Roche *et al.*, 2004, Mokany et Ash, 2008, Albert *et al.*, 2010, et voir la section 4.4 du chapitre 4). En effet, si un trait est peu variable dans le temps et dans l'espace, une

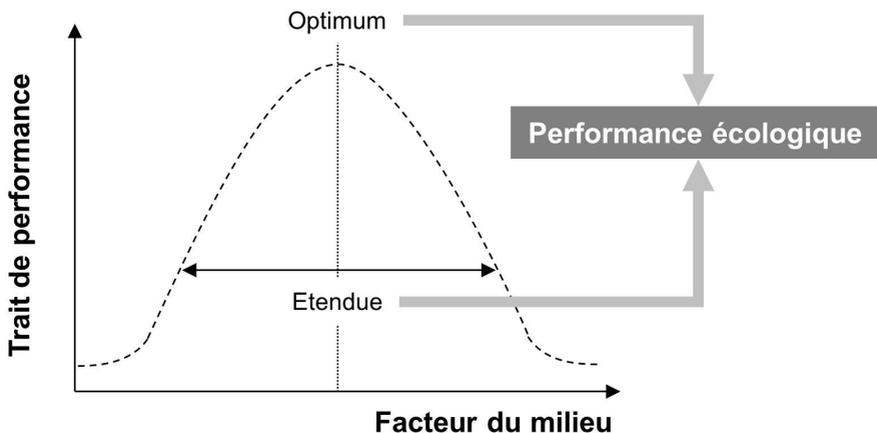
¹ Ce n'est pas vrai pour leur mesure ; voir plus loin.

description précise des conditions dans lesquelles ces attributs ont été obtenus est moins critique.

Les caractéristiques des plantes qui nécessitent l'identification d'une relation explicite avec les facteurs du milieu ne sont donc pas des traits. C'est notamment le cas, par exemple, de la résistance à la sécheresse ou au pâturage, de la tolérance à l'ombre ou aux métaux lourds, ou encore des nombres d'Ellenberg (Ellenberg, 1988, Ellenberg *et al.*, 1992), qui décrivent la réponse de la performance des individus à certaines variables de l'environnement. Ce type de caractéristiques requiert en effet que les attributs soient mesurés sur des collections d'individus qui se trouvent dans des conditions de milieux différentes, et la gamme des valeurs parcourues correspond à la *réponse* du trait aux facteurs du milieu, et non au trait lui-même. A la suite des écologues animaux (Irschick et Garland, 2001, Irschick, 2003), Violle *et al.* (2007) ont proposé que la réponse des traits de performance d'un organisme à un facteur du milieu soit désignée par l'expression « performance écologique » (on parle aussi de « préférence d'habitat » ou de « préférence écologique »). Cette performance peut être définie par un optimum et une étendue de distribution de la valeur du trait le long d'un gradient de facteur du milieu (Figure 2.2). Elle dépend de la réponse coordonnée de plusieurs traits à ce facteur (e.g. Craine *et al.*, 2012, et voir le chapitre 4 pour de nombreux exemples), conformément au schéma proposé par Violle *et al.* (2007). Ces auteurs ont en effet

FIG. 2.2 | Représentation graphique de la performance écologique. Tiré de Violle *et al.* (2007).

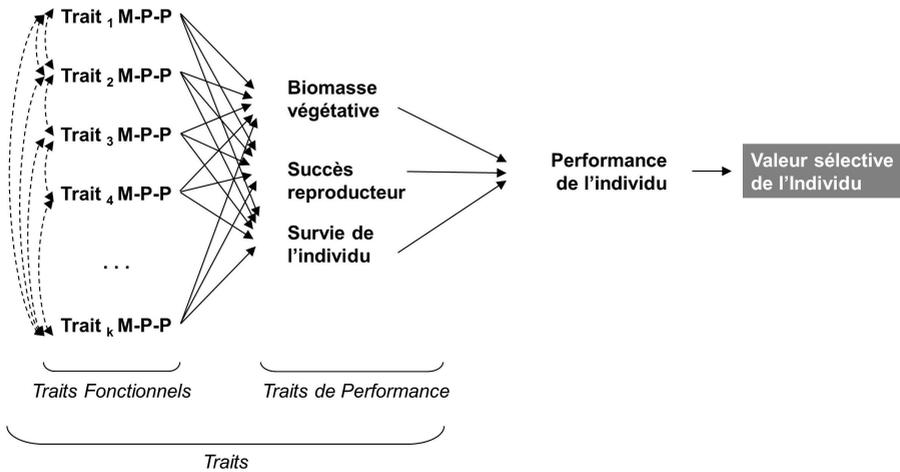
Cette performance peut être définie par la position de l'optimum et l'étendue de la distribution des valeurs de l'un des trois traits de performance (biomasse végétative, succès reproducteur, survie de l'individu : cf. Figure 2.3) le long de gradients de facteurs du milieu. Voir le texte de la section 1.1 pour plus de détails.



suggéré d'appliquer aux plantes le paradigme « morphologie, performance, valeur sélective » d'Arnold (1983) initialement développé pour les animaux en proposant une structure hiérarchique des traits à trois niveaux : les trois composantes de la valeur sélective que sont la croissance, la survie et la reproduction sont caractérisées par trois « traits de performance », à savoir la biomasse végétative, le succès reproducteur et la survie, qui sont eux-mêmes modulés par les traits morphologiques, physiologiques et phénologiques, alors appelés « traits fonctionnels » (Figure 2.3). Une limite actuelle à ce schéma est que bien qu'elles soient supposées dans de nombreuses études en écologie, les relations entre traits fonctionnels et traits de performance, et donc leurs relations avec la valeur sélective, sont en fait rarement démontrées (Ackerly et Monson, 2003, Craine *et al.*, 2012).

FIG. 2.3 | Structure hiérarchique en trois niveaux de la notion de traits définie à partir de celle proposée initialement par Arnold (1983). Tiré de Violle *et al.* (2007).

Des traits morphologiques, physiologiques ou phénologiques (M-P-P) (de 1 à k) ont des impacts sur un ou plusieurs des traits de performance (biomasse végétative, succès reproducteur, survie) qui déterminent la performance de la plante et la valeur sélective des individus. Les traits M-P-P peuvent être inter-reliés (doubles flèches). Par souci de clarté, les interactions entre traits de performance et leur impact sur les traits M-P-P ne sont pas représentés.



1.2 Des protocoles standardisés pour la mesure des traits

Des efforts importants ont été réalisés au cours des deux dernières décennies dans le but de standardiser les mesures de traits des plantes (Hendry et Grime, 1993, Cornelissen *et al.*, 2003, Knevel *et al.*, 2005, Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Ces efforts ne sont certainement pas étrangers à l'expansion rapide de la mesure des traits sur un nombre croissant d'espèces localisées dans des environnements très différents (Niinemets, 2001, Díaz *et al.*, 2004, Reich et Oleksyn, 2004, Wright *et al.*, 2004, Moles *et al.*, 2005, Moles *et al.*, 2009, Onoda *et al.*, 2011, pour ne citer que quelques exemples).

Quatre manuels principaux de protocoles ont été élaborés depuis 1993. Le premier (Hendry et Grime, 1993) est un manuel de laboratoire qui décrit la façon de mesurer 68 traits et/ou leur réponse à plusieurs facteurs de l'environnement en conditions contrôlées. Les trois autres portent sur la mesure des traits en conditions non artificielles. Ils sont construits de façon comparable avec, pour chaque trait, une description de la façon de procéder pour collecter les échantillons et réaliser la mesure. Le manuel de Cornelissen *et al.* (2003) décrit ces protocoles pour 28 traits ; celui de Knevel *et al.* (2005), confectionné à l'occasion de la mise en place de la base de données de traits LEDA (Kleyer *et al.*, 2008), concerne 31 traits et inclut pour chacun une rubrique spécifique sur la façon de coder le trait pour une saisie informatique. Finalement, le manuel de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) est une mise à jour de Cornelissen *et al.* (2003), et le complète pour 20 nouveaux traits.

Dans ces deux derniers manuels¹, des sections préliminaires décrivent la façon de sélectionner les espèces dans une communauté d'une part, et les individus au sein de ces espèces, d'autre part. Des indications sur le nombre d'échantillons à collecter pour chaque trait sont également fournies. Chaque section est ensuite consacrée à un trait et est subdivisée en plusieurs rubriques : 1) une brève introduction sur la signification du trait, 2) la nature de l'échantillon et la façon de le récolter (si nécessaire), 3) la façon dont ce dernier doit être stocké et traité avant la mesure (si nécessaire), 4) une description de la mesure proprement dite, 5) une liste de cas particuliers et la façon de les traiter, 6) des références bibliographiques sur la théorie et la signification du trait et sur des points plus précis de méthodologie si cela est nécessaire. L'encadré 2.1 donne l'exemple d'une section consacrée à un trait catégoriel, les types biologiques de Raunkiaer, et d'une section consacrée à un trait continu, la masse des graines. Certains des protocoles décrits dans le manuel de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) seront accessibles en ligne *via* l'internet sur la plate-forme « PrometheusWiki »² (<http://prometheuswiki.publish.csiro.au>), développée pour partager et accéder facilement à des informations sur les protocoles de mesure dans le champ disciplinaire de la physiologie écologique des plantes, et fournir un forum de discussion et de débat sur les pratiques de la

¹ Le manuel de Cornelissen *et al.* (2003) est très largement utilisé par la communauté scientifique, comme l'attestent la centaine de citations annuelles de l'article sur la période 2010-2012 (source : ISI Web of Knowledge)

² Prometheus est un acronyme pour « PROtocols, METHods, Explanations and Updated Standards »

communauté (Sack *et al.*, 2010). Le succès de l'utilisation de ces protocoles les a fait passer au rang de « standards »¹ pour la mesure d'un certain nombre de traits des plantes. Il faut cependant reconnaître que le nombre de traits couverts reste relativement modeste, et qu'il est nécessaire de poursuivre ce travail de standardisation pour un nombre plus élevé de traits.

ENCADRÉ 2.1 Deux exemples de protocoles standardisés de mesure des traits extraits du manuel de Cornelissen *et al.* (2003) : les types biologiques (trait catégoriel) et la masse d'une graine (trait continu)

Type biologique

Présentation du trait

La classification des plantes selon leur type biologique a été initialement proposée par Raunkiaer (1934) et précisée entre autres par Whittaker (1975) : « au lieu d'utiliser de multiples critères, comme c'est le cas pour l'identification des formes de croissance (...), un seul est utilisé : il s'agit de la localisation des tissus pérennisant de la plante. Ces derniers peuvent être de nature embryonnaire (méristème) ; ils sont alors inactifs pendant l'hiver ou la saison sèche et rentrent à nouveau en activité lorsque les conditions de milieu redeviennent favorables. Ces tissus peuvent aussi être des bourgeons, incluant ou pas des pousses feuillées, qui vont rentrer en activité au printemps ou pendant la saison des pluies. Comme tous ces tissus pérennisant permettent la survie de la plante pendant la saison défavorable, leur localisation est une composante essentielle de la réponse adaptative au climat. Plus les conditions climatiques sont difficiles, moins les bourgeons de remplacement seront éloignés de la surface du sol, ce qui permet de limiter leur exposition au froid ou à la déshydratation ». Chez les espèces soumises à des perturbations imprévisibles comme le pâturage ou le feu, la localisation des bourgeons ou des tissus dont ils sont issus permet d'évaluer la probabilité de survie des plantes face à ces aléas environnementaux. Pour une espèce donnée, on utilisera parmi les catégories définies ci-dessous celle qui correspond à la localisation de la majorité des bourgeons de remplacement.

Que faut-il noter ?

Le type biologique est un trait catégoriel défini par l'observation directe, des descriptions ou des photographies tirées de la littérature. Beaucoup de flores indiquent la forme de vie dans les critères standards de description des espèces. Cinq types biologiques principaux ont été initialement identifiés par Raunkiaer, mais cette proposition a été ensuite enrichie par plusieurs auteurs (Ellenberg et Müller-Dombois, 1967). Nous ne présenterons ici que les catégories les plus simples qui sont aussi les plus utilisées.

¹ Un standard est un référentiel publié dont la diffusion et l'utilisation sont larges et admises par une part importante d'une communauté donnée. Le standard se différencie de la norme, qui est un référentiel établi par consensus et approuvé par un organisme reconnu (voir *e.g.* <http://fr.wikipedia.org>)

1. Phanérophytes : plantes qui dépassent 0,50 m de hauteur et dont les pousses ne meurent pas périodiquement, ce qui aurait pour conséquence de ramener la plante à une hauteur totale inférieure à 0,5 m (*e.g.* beaucoup d'arbustes, d'arbres et de lianes).

2. Chamaephytes : plantes dont les branches matures ou l'ensemble des pousses feuillées ne dépassent pas 0,50 m de hauteur, ou plantes dépassant les 0,50 m mais ramenées régulièrement sous cette hauteur seuil par la mort périodique des pousses feuillées (*e.g.* arbustes nains).

3. Hemicryptophytes : réduction périodique du système aérien à sa partie basale, ce qui localise les bourgeons de remplacement près de la surface du sol pendant la mauvaise saison (*e.g.* beaucoup de graminées et de plantes en rosette).

4. Géophytes : chaque année, réduction de l'ensemble de la plante à sa partie souterraine constituée par des organes de stockage (*e.g.* beaucoup de plantes à bulbes, la fougère *Pteridium*).

5. Thérophytes : plantes dont les systèmes aérien et souterrain meurent après la production de graines et qui bouclent leur cycle en moins d'une année (*e.g.* beaucoup d'espèces annuelles des zones cultivées).

6. Hélophytes : les bourgeons végétatifs permettant le passage de la mauvaise saison sont localisés sous la surface de l'eau, au contraire du système aérien qui est situé au-dessus (*e.g.* beaucoup de monocotylédones avec des fleurs très colorées comme *Iris pseudacorus*)

7. Hydrophytes : les tiges restent localisées sous l'eau (*e.g.* les élodées), sont partiellement immergées ou flottent à la surface de l'eau (*e.g.* nénuphars, nymphéas).

Cas particuliers

Les plantes grimpantes, les héli-épiphytes et épiphytes peuvent être considérées comme étant des phanérophytes ou des chamaephytes, car leurs spécificités sont explicitement prises en compte par le trait « forme de croissance » (voir Cornelissen *et al.*, 2003).

Références sur la théorie et la signification du trait

(Raunkiaer, 1934, Cain, 1950, Ellenberg et Müller-Dombois, 1967, Whittaker, 1975, Box, 1981, Ellenberg, 1988).

Masse d'une graine

Présentation du trait

La masse d'une graine, aussi appelée taille de graine, est la masse sèche, obtenue après passage au four, d'une graine moyenne d'une espèce, exprimée en mg. Les petites graines ont une forte probabilité d'être disséminées loin de la plante mère (bien que cette relation soit assez grossière) alors que les réserves incluses dans les grosses graines augmentent la probabilité de survie et d'établissement des jeunes plantules face aux aléas environnementaux (tels que fort ombrage, sécheresse, herbivorie...). Les petites graines peuvent être produites en plus grand nombre pour un même effort reproducteur. Elles sont généralement enfouies plus profondément dans le sol, surtout si leur forme est sphérique, ce qui augmente leur longévité dans les stocks de graines du sol. Les taxons proches ont généralement des graines de masses similaires.

Que faut-il collecter et comment ?

Il est nécessaire de sélectionner le même type d'individus que pour la mesure des traits foliaires ou de la hauteur, c'est-à-dire des plantes saines, adultes avec un feuillage déployé en pleine lumière (ou bien avec le plus fort taux possible d'exposition à la lumière pour l'espèce considérée). Les graines doivent être mures et vivantes. Si la forme de la propagule (graine, fruit...) est également mesurée, il ne faut en enlever aucune partie avant la mesure. Nous recommandons de récolter au moins 5 graines sur au moins 3 plantes par espèce, mais il est préférable d'utiliser un plus grand nombre de plantes. Selon la précision de la balance disponible, 100 ou même 1000 graines par plante peuvent être nécessaires pour les espèces avec de très petites graines, comme par exemple les orchidées. Dans certaines parties du monde, comme par exemple les forêts tropicales humides, il peut être utile de travailler avec les populations locales qui peuvent aider à la collecte des graines et à leur identification.

Stockage et traitement

Si la forme de la propagule est également mesurée, le stockage se fait dans des sacs plastiques fermés, avec ou sans emballage dans des papiers humidifiés, le traitement et la mesure étant faits le plus rapidement possible. Sinon, le stockage à l'air libre peut être utilisé.

Mesure

Après la mesure de la forme de la propagule (si elle est réalisée), enlever tous les accessoires (ailes, arêtes, aigrettes, élaiosomes, pulpe..) en s'assurant de ne pas retirer l'enveloppe la plus externe de la graine (ou testa). En d'autres termes, il s'agit de s'assurer précisément quelles sont les parties qui constituent le fruit et celles qui se rapportent à la graine. Il faut garder le fruit intact lorsque la testa et la structure du fruit ne sont pas séparables. Sécher les graines (ou les achènes) à 80° C pendant au moins 48 heures (ou jusqu'à ce que la masse devienne constante pour les très grosses graines ou celles ayant un tégument très dur) puis peser. A leur sortie de l'étuve et au contact de l'air humide, les graines peuvent très vite se recharger en eau. Si elles ne peuvent être pesées immédiatement après avoir refroidi, il est nécessaire de les placer dans un dessiccateur jusqu'à la pesée ou bien de les replacer dans l'étuve pour les sécher à nouveau. Il faut noter que le nombre moyen de graines issues d'une plante (qu'il soit égal à 5 ou à 1000 graines) compte pour une répétition dans le calcul de la moyenne, de l'écart type et de l'erreur standard de la moyenne.

Cas particuliers

- Il faut tenir compte du fait que la taille d'une graine peut varier davantage pour un individu donné qu'entre individus d'une espèce donnée. Il faut donc s'assurer de récolter des graines de taille moyenne pour un individu et non pas les plus grosses ou les plus petites.
- Beaucoup de données sont déjà disponibles dans la littérature et d'importantes bases de données peuvent être consultées sous certaines conditions. Les données obtenues pourront certainement être incorporées dans ces bases de données, mais il faut pour cela s'assurer que les méthodes de mesure sont compatibles.

- Pour certaines questions (e.g. relations allométriques), d'autres mesures comme la masse de la propagule ou de l'inflorescence (totalité de la structure reproductive) peuvent être également intéressantes. Dans ce cas, il est préférable de mesurer à la fois, les masses fraîches et sèches.

Références sur la théorie et la signification

(Salisbury, 1942, Grime et Jeffrey, 1965, MacArthur et Wilson, 1967, Silvertown, 1981, Mazer, 1989, Jurado et Westoby, 1992, Thompson *et al.*, 1993, Leishman et Westoby, 1994, Allsopp et Stock, 1995, Hammond et Brown, 1995, Leishman *et al.*, 1995, Saverimuttu et Westoby, 1996, Seiwa et Kikuzawa, 1996, Swanborough et Westoby, 1996, Hulme, 1998, Reich *et al.*, 1998, Westoby, 1998, Cornelissen, 1999, Gitay *et al.*, 1999, Weiher *et al.*, 1999, Thompson *et al.*, 2001, Westoby *et al.*, 2002).

Plus d'informations sur les méthodes

(FAO, 1985, Hendry et Grime, 1993, Thompson *et al.*, 1993, Hammond et Brown, 1995, Thompson *et al.*, 1997, Westoby, 1998, Weiher *et al.*, 1999).

Références

ALLSOPP, N. ET STOCK, W.D. 1995. Relationships between seed reserves, seedling growth and mycorrhizal responses in 14 related shrubs (*Rosidae*) from a low-nutrient environment. *Functional Ecology* **9**: 248-254.

BOX, E.O. 1981. Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.

CAIN, S.A. 1950. Life-forms and phytoclimate. *The Botanical Review* **16**: 1-32.

CORNELISSEN, J.H.C. 1999. A triangular relationship between leaf size and seed size among woody species: allometry, ontogeny, ecology and taxonomy. *Oecologia (Berl.)* **118**: 248-255.

CORNELISSEN, J.H.C., LAVOREL, S., GARNIER, E., DÍAZ, S., BUCHMANN, N., GURVICH, D.E., REICH, P.B., TER STEEGE, H., MORGAN, H.D., VAN DER HEIJDEN, M.G.A., PAUSAS, J.G. ET POORTER, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.

ELLENBERG, H. 1988. *Vegetation Ecology of Central Europe*, 4th edn. Cambridge University Press, Cambridge.

ELLENBERG, H. ET MÜLLER-DOMBOIS, D. 1967. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Berichte des geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübél* **37**: 56-73.

FAO 1985. *A guide to forest seed handling*. FAO, Rome.

GITAY, H., NOBLE, I.R. ET CONNELL, J.H. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science* **10**: 641-650.

GRIME, J.P. ET JEFFREY, D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology* **53**: 621-642.

HAMMOND, D.S. ET BROWN, V.K. 1995. Seed size of woody-plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. *Ecology* **76**: 2544-2561.

HENDRY, G.A.F. ET GRIME, J.P. 1993. *Methods in comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London.

- HULME, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**: 32-46.
- JURADO, E. ET WESTOBY, M. 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology* **80**: 407-416.
- LEISHMAN, M.R. ET WESTOBY, M. 1994. The role of large seed size in shaded conditions - Experimental evidence. *Functional Ecology* **8**: 205-214.
- LEISHMAN, M.R., WESTOBY, M. ET JURADO, E. 1995. Correlates of seed size variation - A comparison among 5 temperate floras. *Journal of Ecology* **83**: 517-529.
- MACARTHUR, R.H. ET WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MAZER, S.J. 1989. Ecological, taxonomic, and life history correlates of seed mass among Indiana dune Angiosperms. *Ecological Monographs* **59**: 153-175.
- RAUNKIAER, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*, English Edition edn. Oxford University Press, Oxford.
- REICH, P.B., TJOELKER, M.G., WALTERS, M.B., VANDERKLEIN, D.W. ET BUSHENA, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* **12**: 327-338.
- SALISBURY, E.J. 1942. *The Reproductive Capacity of Plants*. Bells, London.
- SAVERIMUTTU, T. ET WESTOBY, M. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *Journal of Ecology* **84**: 681-689.
- SEIWA, K. ET KIKUZAWA, K. 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* **123**: 51-64.
- SILVERTOWN, J.W. 1981. Seed size, life-span and germination date as coadapted features of plant life history. *American Naturalist* **118**: 860-864.
- SWANBOROUGH, P. ET WESTOBY, M. 1996. Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Functional Ecology* **10**: 176-184.
- THOMPSON, K., BAKKER, J.P. ET BEKKER, R.M. 1997. *The soil seed bank of North Western Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- THOMPSON, K., BAND, S.R. ET HODGSON, J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil *Functional Ecology* **7**: 236-241.
- THOMPSON, K., HODGSON, J.G., GRIME, J.P. ET BURKE, M.J.W. 2001. Plant traits and temporal scale: evidence from a 5-year invasion experiment using native species. *Journal of Ecology* **89**: 1054-1060.
- WEIHER, E., VAN DER WERF, A., THOMPSON, K., RODERICK, M., GARNIER, E. ET ERIKSSON, O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609-620.
- WESTOBY, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213-227.
- WESTOBY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., VESK, P.A. ET WRIGHT, I.J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 125-159.
- WHITTAKER, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*, 2nd edn. Macmillan Publishing Co., Inc., New-York, U.S.A.

Dans la mesure où les traits sont utilisés, entre autres, pour comprendre les relations entre organismes et facteurs du milieu ou pour répondre à des questions qui concernent des niveaux d'organisation supérieurs à l'organisme, le développement de protocoles standardisés pour mesurer les variables permettant de décrire l'environnement, la structure des communautés, les compartiments et flux dans les écosystèmes, etc. apparaît tout aussi nécessaire. Quelques tentatives ont été faites dans ce sens (voir par exemple Knevel *et al.*, 2005, et Bartholomeus *et al.*, 2008, pour les caractéristiques du sol), avec un effort particulier sur la normalisation et la description des environnements utilisés pour les expérimentations en laboratoire (Hannemann *et al.*, 2009). Toutefois, la généralisation et l'utilisation de tels protocoles restent très marginales en écologie. Le cas des différentes méthodes utilisées pour mesurer la productivité primaire des écosystèmes (Scurlock *et al.*, 2002, et voir l'encadré 6.1 du chapitre 6) ou les difficultés rencontrées pour formaliser les protocoles d'évaluation de la défoliation dans les prairies pâturées (Garnier *et al.*, 2007) sont à ce titre particulièrement parlants. Ce déficit de standardisation limite fortement nos capacités de généralisation, et constitue un point de blocage dont la levée devrait être considérée comme une priorité en écologie (voir notamment les discussions dans Austin, 1980, Bradshaw, 1987b, Garnier *et al.*, 2007).

2. Traits et approche comparative en écologie

En tant que concept permettant d'appréhender l'expression des différentes fonctions des organismes, les traits sont largement utilisés dans différents champs disciplinaires qui s'intéressent à l'étude de la diversité biologique, dont celui de l'écologie comparative, cœur disciplinaire de cet ouvrage. Nous précisons ci-dessous la nature et l'utilité de l'approche comparative en écologie, avant de présenter la logique de l'utilisation des traits dans ce contexte.

2.1 De la comparaison en écologie

Parmi les démarches suivies dans les différents champs de l'écologie, l'approche dite « comparative » occupe une place prépondérante depuis longtemps (Grime, 1965, Parsons, 1968). De façon quelque peu provocatrice, Bradshaw (1987b) va même jusqu'à suggérer qu'écologie comparative et écologie fonctionnelle sont synonymes. Son argument concerne le niveau de l'individu, pour lequel l'une des questions centrales de l'écologie est de comprendre l'adéquation entre les organismes et leur environnement. Or, comme Bradshaw (1987b, a) le souligne, cette adéquation n'est

jamais parfaite : la répartition des végétaux dans les différents habitats tient au fait que certains d'entre eux sont en meilleure adéquation que d'autres avec leur environnement. L'adaptation des organismes est par conséquent un concept purement comparatif par nature. Les deux exemples qui suivent illustrent cette assertion.

Le premier s'appuie sur une étude pionnière d'écophysiologie végétale conduite par Bonnier (1899). Point de départ de cette étude, Bonnier constate que « les plantes de la région méditerranéenne ont, en général, des caractéristiques qui semblent en rapport avec le climat spécial de cette région ». Les caractéristiques en rapport avec le climat (qui sont, de fait, des traits tels que définis ci-dessus) correspondent bien à des « adaptations », même si le terme n'est pas utilisé par Bonnier. Quoi qu'il en soit, un tel constat ne peut être fait que parce que Bonnier connaît des plantes qui ne sont pas caractéristiques du climat de la région méditerranéenne et qu'il les *compare* (implicitement dans ce cas) à des plantes qui ne poussent pas dans ces conditions climatiques. L'expérimentation conçue par Bonnier consistera en une *comparaison* entre individus transplantés dans des jardins botaniques localisés en région parisienne (climat tempéré) et au sud de la France près de Toulon (climat méditerranéen). L'une des conclusions de cette étude est que les feuilles des plantes cultivées au sud de la France sont « plus épaisses, plus coriaces, à nervures moins marquées, [...], et souvent plus longtemps persistantes »¹, tendant vers les attributs reconnus des espèces méditerranéennes qui peuvent être considérés comme des adaptations. Le second exemple est tiré d'une revue bibliographique sur les composantes du bilan carboné des végétaux, dans laquelle Mooney (1972) rapporte que la vitesse maximale de photosynthèse (un *trait* foliaire) des plantes herbacées caractéristiques des milieux ombragés varie entre 4 et 16 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹. La *comparaison* de ces valeurs, qui sont deux à trois fois plus faibles que celles de plantes herbacées issues de milieux ouverts, conduira Mooney à réfléchir à la signification adaptative des différences de vitesses de photosynthèse entre espèces, et à jeter les bases de l'importance de la prise en compte des bilans coûts-bénéfices de l'acquisition du carbone pour expliquer la distribution des végétaux dans les différents habitats.

Si l'argument adaptatif avancé par Bradshaw n'est pas recevable à des niveaux d'organisation supérieurs à celui de l'organisme, l'approche comparative n'en demeure pas moins très pertinente à ces niveaux. Un premier exemple nous est fourni par la synthèse d'Odum (1969) sur la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes au cours du processus de succession végétale².

¹ Il s'agit là de *traits* foliaires tels que l'épaisseur des feuilles ou leur longévité, dont les significations fonctionnelles et écologiques sont présentées dans les chapitres 3 et 4.

² Une succession correspond au phénomène de colonisation d'un biotope par les êtres vivants et les changements dans le temps de la composition floristique et faunistique d'une station après qu'une perturbation a détruit partiellement ou totalement l'écosystème préexistant (Lepart et Escarré, 1983).

A partir de la comparaison de stades précoces et avancés de succession en termes de types d'espèces (décrites par leur taille et les composantes de leur cycle de vie), de diversité spécifique (richesse et équitabilité), de productivité et de divers aspects des cycles des éléments minéraux, Odum oppose de façon visionnaire deux grands types d'écosystèmes : 1) ceux que l'homme favorise sur des pas de temps courts pour des objectifs de production (nourriture, fibres) et dont les caractéristiques sont comparables à celles des stades précoces de succession, et 2) ceux, moins anthropisés, dont le fonctionnement permet de réguler les cycles biogéochimiques de la planète sur des pas de temps plus longs (teneurs en CO₂ et O₂ de l'atmosphère, qualité de l'eau) et dont les caractéristiques sont comparables à celles des stades avancés de succession. C'est bien une démarche comparative qui permet ainsi à Odum d'identifier les propriétés à la base de ce que, une quinzaine d'années plus tard, on appellera des « services » rendus par les écosystèmes aux sociétés humaines (voir chapitre 7) : service de production dans les écosystèmes à croissance rapide dans lesquels les cycles des éléments sont ouverts *vs.* service de maintien de la qualité et de stabilité dans les écosystèmes à croissance plus lente dans lesquels les cycles sont plus fermés. Un second exemple porte sur la répartition des grands types de biomes¹ rencontrés sur la planète, sujet d'étonnement et d'études depuis les grands voyages naturalistes du XIX^e siècle. Comprendre les facteurs de contrôle sur cette répartition nécessite par essence une démarche de nature comparative, puisqu'il s'agit de déterminer les causes qui conduisent aux différences observées entre ces biomes. Holdridge (1947) a ainsi proposé une explication fondée sur les différences de températures et pluviosités moyennes annuelles entre sites : par exemple, les forêts tropicales se trouvent dans des sites où la température est élevée et la pluviosité forte, alors que les déserts se trouvent dans des sites où la pluviosité est très faible mais rencontrés pour une large gamme de température moyenne annuelle (*e.g.* déserts froids et chauds). Cette explication fondée sur la combinaison de deux variables climatiques fait toujours autorité aujourd'hui.

Ces quelques exemples mettent en lumière le fait que nombre d'observations en écologie sont d'autant plus riches qu'elles sont placées dans un contexte comparatif. Ils démontrent la puissance de cette approche à différents niveaux d'organisation pour identifier les facteurs clefs qui contrôlent la distribution et le fonctionnement des systèmes écologiques et de leurs composantes.

¹ Un type de biome est défini comme un groupement d'écosystèmes terrestres similaires en termes 1) de structure de végétation ou physionomie, 2) de facteurs de l'environnement responsables de cette structure et 3) de certaines caractéristiques des communautés animales qui s'y trouvent (Whittaker, 1975). Cet auteur reconnaît six types de biomes majeurs : les forêts, les prairies, les forêts claires, les formations arbustives, les systèmes buissonnants semi-désertiques et les déserts.

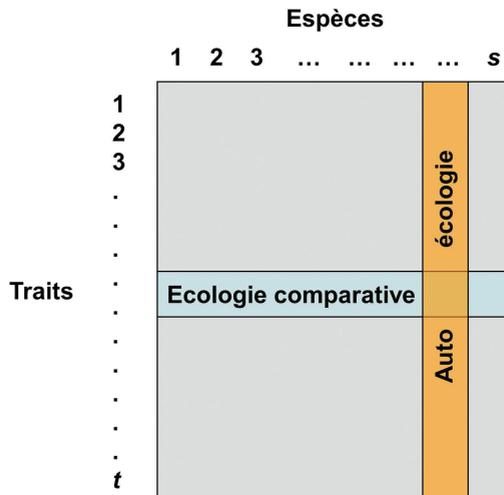
2.2 Mise en œuvre de l'approche comparative

La première étape d'une approche comparative qui considère l'individu comme point d'entrée privilégié pour étudier la diversité fonctionnelle consiste à synthétiser l'information relative à un ou plusieurs traits pour un grand nombre d'espèces (ou de populations) dans des matrices espèces (ou populations) x traits (Figure 2.4 Keddy, 1992b). L'ordre de grandeur du nombre d'espèces peut varier de la dizaine pour les questions abordées au niveau des communautés, à plusieurs milliers quand il s'agit de détecter des patrons généraux de fonctionnement à une échelle planétaire.

Comme l'ont souligné Keddy (1992b) et Duarte *et al.* (1995), cette démarche est littéralement orthogonale à celle suivie dans les études d'autoécologie, où l'objectif est de comprendre le plus précisément possible les exigences d'une espèce donnée vis-à-vis des facteurs biotiques et/ou abiotiques du milieu, ce qui conduit à la mesure d'un grand nombre de traits sur cette espèce particulière (Figure 2.4).

FIG. 2.4 | Représentation schématique d'une matrice espèces x traits pour s espèces et t traits. D'après Keddy (1992b).

Jusqu'au milieu de la décennie 1990-2000, il existait peu de matrices de ce type car les écologues s'étaient surtout focalisés sur des études d'autoécologie des espèces (symbolisée par la bande verticale sur le schéma) plutôt que sur des études comparatives de traits impliquant de nombreuses espèces (symbolisée par la bande horizontale). L'établissement de telles matrices est une première étape essentielle pour explorer les relations entre les traits, la distribution des organismes le long de gradients de facteurs du milieu, la structure fonctionnelle des communautés et les effets de cette structure sur le fonctionnement des écosystèmes (voir aussi la Figure 2.5).



L'autoécologie peut conduire à des prédictions relativement précises pour les quelques espèces qui peuvent ainsi être étudiées. Elle a été et est encore très largement utilisée, que ce soit dans des contextes écologiques (voir par exemple les quelques 300 monographies sur les espèces de la flore des îles britanniques publiées dans la revue *Journal of Ecology*¹ depuis 1941) ou agronomiques. Dans ce dernier cas, le nombre d'espèces d'intérêt est en effet relativement faible (103 espèces de plantes fournissent 90 % de la nourriture mondiale, hors espèces fourragères : Prescott-Allen et Prescott-Allen, 1990), et l'objectif est le plus souvent de ne favoriser qu'une ou deux espèces dans un champ cultivé où les pratiques conduisent par ailleurs à une simplification extrême des conditions environnementales. De par sa nature même, une approche d'autoécologie n'a cependant qu'un pouvoir de généralisation limitée : est-il possible de prédire la réponse à la disponibilité en azote de *Nardus stricta* (le nard raide), une graminée pérenne que l'on trouve dans les landes et pâturages peu productifs, à partir de celle de *Lolium perenne* (le ray-grass anglais), graminée pérenne largement utilisée comme plante fourragère ? Comme l'a clairement mis en évidence l'étude de Bradshaw *et al.* (1964), la réponse est non : lorsqu'on fait varier la concentration en azote d'une solution nutritive apportée à des cultures de *L. perenne* de 1 à 243 mg l⁻¹, sa biomasse est multipliée par 12 et on ne détecte aucun signe de saturation aux fortes concentrations ; dans les mêmes situations expérimentales, la biomasse de *N. stricta* ne varie que d'un facteur 2, et elle est maximale à une concentration de 27 mg l⁻¹, les concentrations plus élevées apparaissant toxiques.

Afin de s'affranchir des particularités de chacune des espèces étudiées, l'approche comparative doit donc porter sur un nombre suffisamment élevé de taxons², ce qui a également pour effet d'augmenter la puissance des tests statistiques employés (Keddy, 1992a, Duarte *et al.*, 1995). Cet objectif de généralisation est fondamental pour répondre à de nombreuses questions portant sur les systèmes écologiques dans lesquels le nombre d'espèces à considérer peut être relativement élevé. Dans la mesure où il est actuellement hors de portée de constituer une matrice espèces x traits telle que celle de la Figure 2.4 pour les quelques 315 000 espèces de la planète, l'approche comparative est fondée sur un choix simple : plutôt que de collecter des informations nombreuses et précises sur un petit nombre d'espèces, il s'agira de collecter des informations moins nombreuses ou précises sur un plus grand nombre d'espèces. Comme le concluent Duarte *et al.* (1995) dans un article présentant les principes et les forces de l'écologie fonctionnelle comparative des plantes : « L'autoécologie traditionnelle conduit à des

¹ Ces monographies sont regroupées dans un ensemble intitulé « Biological Flora of the British Isles » (http://www.britishecologicalsociety.org/journals_publications/journalofecology/biologicalflora.php)

² La méthode qui consiste à mesurer un ou plusieurs traits simultanément sur un grand nombre d'espèces ou de populations est appelée « criblage » (« screening » en anglais) (Grime et Hunt, 1975, Keddy, 1992a)

prédictions précises dans des circonstances limitées (une ou quelques espèces dans un habitat particulier), alors que l'écologie comparative appliquée à une large gamme d'espèces conduit à des prédictions moins précises, mais qui sont applicables dans un éventail de situations infiniment plus large ». Ce débat entre précision et généralisation n'est pas récent en écologie (Harper, 1982, Bradshaw, 1987a, Grubb, 1998, Grime, 2001), et est certainement loin d'être clos. La position défendue ici est que l'approche comparative est nécessaire pour détecter des patrons généraux, mais que ceux-ci ne rendent pas nécessairement compte de processus à un degré fin de résolution. Cette tension est bien illustrée par la parabole des aveugles et de l'éléphant (Encadré 2.2) : déclinée dans le contexte qui nous occupe, l'écologie comparative peut se comprendre comme donnant accès à la globalité du corps de l'éléphant, quand l'autoécologie nous permet de décrire plus précisément chacune de ses parties.

ENCADRÉ 2.2 | La parabole des aveugles et de l'éléphant¹

Cette parabole trouve son origine dans l'Anekāntavāda, l'une des plus importantes et fondamentales doctrines de la religion hindoue du Jaïnisme. Elle se réfère aux principes de pluralisme et de la multiplicité des points de vue, l'idée que la « vérité » ou la « réalité » sont perçues différemment selon les personnes, et qu'un seul point de vue ne peut donc définir la vérité. Au milieu du XIX^e siècle, le poète américain John Godfrey Saxe en a tiré un poème dont une traduction est donnée ci-après :

Six hommes d'Hindoustan, très enclins à parfaire leurs connaissances, allèrent voir un éléphant (bien que tous fussent aveugles) afin que chacun, en l'observant, puisse satisfaire sa curiosité.

Le premier s'approcha de l'éléphant et perdant pied, alla buter contre son flanc large et robuste. Il s'exclama aussitôt : « Mon Dieu ! Mais l'éléphant ressemble beaucoup à un mur ! ».

Le second, palpant une défense, s'écria : « Ho ! qu'est-ce que cet objet si rond, si lisse et si pointu ? Il ne fait aucun doute que cet éléphant extraordinaire ressemble beaucoup à une lance ! ».

Le troisième s'avança vers l'éléphant et, saisissant par inadvertance la trompe qui se tortillait, s'écria sans hésitation : « Je vois que l'éléphant ressemble beaucoup à un serpent ! ».

Le quatrième, de sa main fébrile, se mit à palper le genou. « De toute évidence, dit-il, cet animal fabuleux ressemble à un arbre ! ».

Le cinquième toucha par hasard à l'oreille et dit : « Même le plus aveugle des hommes peut dire à quoi ressemble le plus l'éléphant ; nul ne peut me prouver le contraire, ce magnifique éléphant ressemble à un éventail ! ».

¹ Reich (1993) semble avoir été le premier à utiliser cette parabole dans un contexte écologique, au sujet des relations entre traits foliaires

A

- Abondance 53, 54, 110, 120-123, 152, 156, 158-163, 166, 171, 172, 175, 178, 192, 197, 201, 226, 230, 231, 254, 260, 269, 337, 338
- Acquisition des ressources 90, 93, 119, 156, 227, 234, 235, 254
- Allométrie 210
- Approche fonctionnelle 11, 12, 17, 22-27, 54, 151, 152, 165, 222, 225, 231, 233, 236, 237, 242, 243, 258, 260, 264, 265, 277, 278, 280, 282, 283, 322, 323, 325
- Aptitude à la compétition 64, 98, 170
- Architecture 24, 25, 81, 202, 225, 226, 228, 272, 275, 276, 296, 299
- Assemblage des communautés 26, 27, 51, 52, 152, 153, 155, 164, 165, 170, 175-177
- Attributs 24, 34, 35, 44, 51, 53, 54, 62, 97, 110, 124, 142, 208, 271, 272, 313, 338, 340
- Axes de variation 62, 88, 98, 126, 140

B

- Banque de graines 85, 139
- Bases de données 40, 63, 172, 236, 295, 296, 314, 315, 326, 329
- Bilan hydrique des écosystèmes 202
- Biome 45, 65, 66, 92, 186, 188, 192, 203, 214, 297, 337

C

- Capacités de régénération 62, 64
- Cavitation hydraulique 89
- Changements planétaires 12, 23, 63, 236, 322, 326, 330, 331
- Communauté végétale 11, 50, 52, 120, 151, 161, 187, 197, 204, 205, 211, 252, 265, 278, 282, 337
- Compétition 11, 63, 64, 79, 84, 98, 119, 138, 140, 152-155, 170, 194, 249, 267, 275
- Conductivité hydraulique 14, 203, 205
- Conservatisme des traits 168, 177
- Co-variations 62, 93, 97, 98
- Criblage 47, 294, 324, 337, 338
- Croissance 33, 34, 36, 45, 69, 75, 76, 79, 112, 133, 135, 192, 200, 203, 204, 208, 211, 245, 256, 257, 268, 271, 272, 279, 282, 283, 306, 328, 340
- Cycle(s)
 - biogéochimiques 45, 53, 200, 234, 235, 265, 266, 268
 - de vie 45, 63, 88, 116, 118, 136, 143, 204, 207, 270-272, 329, 331

D

- Décomposition 13, 53, 68, 72, 75, 77, 90, 95, 98, 173, 174, 199, 201, 214, 225, 228, 229, 231-233, 256, 325, 337
- de la litière 15, 52, 76, 78, 189, 190, 198

Défense 48, 75, 76
 Démographique 134, 141, 274, 325, 331
 Densité 15, 71, 72, 75, 116, 153, 154, 166, 209, 250, 256
 des tissus racinaires 13, 90, 92, 93, 117
 du bois 81, 88-90, 98, 171, 196, 226, 279, 296, 307, 308
 Diamètre racinaire 13, 90, 92, 94, 200, 204-206
 Diaspores 86
 Dispersion 82-86, 98, 117, 119, 139, 153, 155, 158, 174, 178, 248, 273, 274
 Dissémination 33, 34, 79, 81, 270, 279
 Divergence fonctionnelle 13, 158, 159, 163, 164, 178, 206, 207, 232, 250, 251, 255, 260, 261, 274, 337
 Diversité 11, 12, 21, 22, 24, 25, 32, 45, 152, 164, 167, 173, 176, 178, 222, 224, 226, 227, 231, 233, 258, 269, 276-278, 282, 295, 298, 322, 325, 327, 328
 biologique 17, 18, 27, 43, 54, 186, 213, 228, 236, 242, 267, 301, 337
 fonctionnelle 23, 26, 33, 46, 50, 53, 54, 133, 156, 158, 159, 163, 168, 177, 187, 213, 214, 221, 225, 228, 241, 251, 279, 293, 294, 297, 303, 304, 307, 309, 314, 315, 323, 326, 331, 338, 340
 phylogénétique 19, 168, 177, 179, 338
 taxinomique 19, 237, 314, 338
 Durée de vie 24, 33, 66, 74, 75, 93, 94, 116, 138, 249, 260, 270, 300, 308
 des feuilles 13, 65, 69-71, 78, 90, 117, 137, 196, 279
 des individus 85

E

Écointformatique 294, 297, 298, 305, 315, 330, 331
 Écologie comparative 23, 25, 26, 31, 43, 48, 53, 54, 63, 79, 110, 172, 307, 315, 323, 324
 Écosystèmes 5, 11, 12, 22, 23, 25-27, 32-34, 43-46, 50-54, 65, 77, 82, 90, 130, 132, 155, 163, 175, 178, 185-189, 191-193, 195, 196, 198, 200, 202, 205, 207, 208, 210-214, 221-223, 225, 227, 228, 231, 233, 234, 236, 237, 242, 245, 264, 265-267, 274, 282, 294, 295, 314, 322, 323, 326, 327, 330, 331, 337-341
 Espèces 11, 19, 23, 24, 33, 37-40, 44-48, 50, 51-54, 62, 63-65, 67, 68, 70, 71, 73, 75, 77, 79-88, 92-98, 110, 112, 115, 118, 119, 121, 124, 126, 128-131, 133, 134, 141, 153-156, 158, 159, 161, 162, 165-168, 170, 172, 174-179, 189, 192, 193, 195-198, 200, 202-214, 225, 226, 231, 233, 243, 247-249, 251, 253, 254, 258, 259, 261, 262, 264, 266-277, 279-282, 296, 297, 306, 322, 324-326, 328, 337, 339, 340
 dominantes 120, 123, 142, 152, 160, 163, 171, 187, 194, 260, 338
 subordonnées 152, 171
 Établissement 39, 46, 50, 83, 84, 134, 135, 139, 167, 171, 228, 252, 279, 311, 312, 324
 Exclusion compétitive 166, 179, 338

F

Faisceaux de traits 133
 Filtres environnementaux 152, 166, 171, 173, 247, 268, 280, 281

- Fonction(s) 11, 12, 18-25, 27, 32-34, 43, 51, 54, 62, 63, 67, 72, 75, 80, 90, 92, 93, 97, 98, 110, 111, 113, 115, 119, 131, 140, 142, 153, 156, 162, 163, 166, 168, 171, 173, 178, 179, 196, 202, 210, 211, 213, 227, 229, 234, 235, 237, 242, 246, 248, 254, 258, 259, 261, 264, 265, 276, 277, 279-281, 305, 323, 325, 326, 330, 331, 338, 339
- Forme 4, 18, 20, 23, 25, 37, 40, 52, 96, 137, 154, 156, 198, 204, 206, 227, 264, 294, 298, 300, 305, 308, 331
- de croissance 24, 38, 39, 62, 63, 65, 81, 85, 116, 134, 138, 225, 226, 230, 248, 276
- G**
- Gestion des ressources 25, 62, 64, 65, 71, 78, 88, 98, 260
- Gradients 26, 27, 35, 46, 109-115, 120, 122, 135, 137, 141, 142, 163, 243, 244, 246, 252, 262, 263, 269, 277-279, 282, 283, 329, 338, 339
- Graine(s) 11, 33, 39, 40, 64, 79, 83, 84, 86, 97, 117, 119, 131, 134, 137, 138, 139, 174, 262, 270-276, 340
- masse 37, 64, 81, 85, 87, 88, 96, 98, 126, 130, 176, 248, 250
- persistance 85
- H**
- Habitats 22, 27, 44, 110, 133-135, 137, 139, 140, 176, 266, 270, 306, 325
- Hauteur 14, 34, 39, 40, 80, 82, 90, 97, 98, 116, 122, 128, 129, 130, 131, 137, 176, 186, 188, 192, 196, 200, 207, 226, 230, 235, 247, 250, 254-257, 259, 260, 270, 273, 274, 278, 279, 282, 308, 311
- de la plante 64, 79, 81, 85, 88, 126, 305, 307, 312, 313
- potentielle 79, 305
- Herbivores 75, 76, 78, 79, 90, 98, 119, 135, 229, 247, 248, 250, 262, 275, 276, 278, 327
- Herbivorie 39, 63, 76, 201, 226, 228
- Hétérogénéité des données 294
- Hypothèse
- de complémentarité de niche 338
- de dominance 189, 193, 196, 198, 213, 233, 257, 262, 338
- I**
- Indice(s) 14, 90, 152, 156, 158-164, 177, 178, 203, 232, 245, 246, 252, 324
- de surface foliaire 203
- topologique 90
- Intégration des données 295, 297, 304, 339
- Interception de la lumière 34, 211, 213, 233
- Interopérabilité 295, 298, 314, 329
- L**
- Litière 13, 15, 52, 53, 69, 70, 75-78, 84, 98, 138, 155, 189, 190, 199-203, 214, 229, 232-235, 258
- quantité 137, 198, 225, 226
- Longueur Spécifique des Racines 90, 92

M

- Marqueurs fonctionnels 32-34, 62
- Masse des graines 37, 64, 81, 85, 87, 88, 96, 98, 126, 130, 176, 248, 250
- Métadonnées 295, 299-304, 306, 314, 339
- Minéralomasse 211
- Morphologie 24, 36, 90, 137, 138, 156, 273, 276, 282
- Mycorhizes 93, 225

N

- Niche
 - écologique 114, 166, 339
 - fondamentale 115, 166, 339
 - réalisée 114, 115, 166, 339

O

- Ombrage 39, 84, 118, 279, 325
- Ontogénie 76, 118, 125, 194
- Ontologies 295, 299, 300, 306, 309, 310-314

P

- Performance 35, 36, 79, 97, 114, 115, 120, 166, 210, 242, 268, 274, 323, 324, 329, 339, 340
- Persistance 24, 65, 83, 85, 134, 139, 177, 262
- Perturbations 24, 38, 51, 53, 97, 113, 137, 139, 140, 142, 143, 153, 178, 186, 213, 244, 245, 268, 269, 271, 272, 279, 306, 328
- Phase
 - de régénération 87, 138, 139, 143, 171
 - végétative 79, 88

- Phénologie 23, 24, 119, 137, 138, 204, 225, 226, 229, 233, 234, 247, 249, 253, 255, 259, 260, 262, 268, 271-273, 276, 282
- Phylogénie 95, 96, 168, 176, 177, 326, 337
- Plasticité phénotypique 123-125, 340
- Plastique 118, 126, 134
- Pollinisation 81, 226, 228-230, 258, 270, 276, 277
- Population 33, 34, 113, 124, 125, 222, 242, 309, 328, 338, 339
- Potentiel hydrique 15, 203-206, 249
- Productivité primaire 14, 43, 52, 53, 132, 186, 188, 189, 191-195, 197, 209, 210, 212, 214, 235, 255
- Profondeur d'enracinement 80, 81, 90, 92, 94, 117, 204, 205, 207, 208, 249
- Propagule(s) 40, 41, 84, 139, 274
 - longévité 85
- Propriétés des écosystèmes 23, 26, 50, 53, 54, 186, 187, 189, 208, 213, 322, 323, 327, 331, 339, 341

Q

- Quantité d'eau dans le sol 233

R

- Racines 15, 81, 88, 90, 94, 110, 123, 195, 200, 203-206, 209, 214, 226, 279, 308, 325
 - fines 92, 93, 117, 210
 - grosses 93
 - moyennes 92
- Régénération 51, 62, 64, 82, 87, 88, 98, 117, 138, 139, 143, 167, 169, 171, 178, 213, 226, 236, 282, 325, 331

- Règles d'assemblage 26, 152, 153, 154, 169, 175, 178, 340
- Reproduction 34, 36, 76, 79, 83, 85, 117, 118, 136, 270, 275, 340
- Reproductive 14, 41, 79, 81, 87, 88, 122, 131, 254
- Résistance 13, 35, 53, 78, 90, 118, 200, 206, 226, 228, 249, 260, 270, 279
- à la rupture 89
- des feuilles à la fracture 73, 75, 76
- Résorption 15, 70
- Respiration 15, 19, 65, 68, 71, 78, 84, 90, 93, 94, 116, 118, 134, 308
- Ressources 11, 22, 25, 32, 51, 54, 62, 64, 65, 67-69, 71, 75, 78, 81, 88, 90, 92, 93, 98, 111-114, 117, 119, 135-138, 142, 153, 156, 161, 167, 169-171, 174, 178, 186, 187, 210, 213, 222, 227, 228, 234, 235, 237, 245, 251-254, 259-261, 265, 268, 269, 271, 275, 282, 294, 301, 305, 306, 338-340
- Richesse spécifique 135, 153, 158, 160-164, 187, 233
- S**
- Sélection naturelle 32, 133
- Sénescence 70, 75, 119, 247, 249
- Services écosystémiques 12, 223-225, 227, 229, 230, 235, 237, 242, 244, 267, 280
- Signal phylogénétique 96, 97
- Similarité fonctionnelle 95, 155, 166, 167, 169, 170, 173, 178, 179, 275
- Standards 37, 38, 299, 300, 301, 303-307, 309, 311, 312, 314
- Stature 82, 88, 94, 98, 117, 118, 138, 248, 258, 274, 283
- de la plante 62, 79, 81
- Stockage 27, 39, 40, 90, 93, 153, 234, 235, 243, 258, 267, 297, 300, 303, 304, 314, 327
- de carbone dans le sol 200, 201, 243
- du carbone 90, 200, 202 233, 259
- Stratégies
- adaptatives 25, 26, 62, 83, 109, 110, 133-135
- des végétaux 62, 98
- écologiques 62-64, 163
- Stress 13, 24, 118, 135-138, 140, 141, 249
- Structure fonctionnelle 26, 46, 50, 53, 54, 152, 155-158, 162, 163, 165-167, 169, 176, 177-179, 187, 189, 198, 212-214, 228, 231, 232, 234, 243, 244, 248, 250-256, 259-262, 264, 265, 267, 268, 272, 273, 275, 279-283, 323, 326, 327, 331, 338, 340
- Structures fonctionnelles 235, 280
- Succession 44, 45, 116, 117, 119, 122, 134, 201, 209
- secondaire 111, 118, 120, 121, 123, 126, 130, 279, 340
- Surface spécifique
- des racines 15, 203-205
- foliaire 15, 64, 65, 68, 71, 74, 78, 90, 96, 97, 126, 127, 130, 131, 195-198, 207, 247, 254, 307, 308, 311
- Syndrome économique
- du bois 89
- foliaire 71, 75, 78, 94, 98, 117, 119, 172, 192, 194, 196, 198, 209, 214, 234, 248, 258, 340
- racinaire 94, 98
- Systèmes
- dichotomiques 90
- d'information 314, 330
- fasciculés 90

T

- Temps de résidence 15, 69, 70
- Teneur
 - en lignine 198, 200
 - en matière organique du sol 200
- Thesaurus 296, 304, 307, 308, 309, 311, 313, 337, 340
- Tolérance à l'ombre 35, 118
- Traits 5, 6, 11, 24, 25, 27, 31, 33-35, 37, 38, 40, 43, 44, 46-48, 50, 52, 62, 64, 65, 70, 71, 73, 75-79, 81, 82, 85, 87-90, 92-98, 110, 116-119, 121, 123-126, 129-132, 134-136, 143, 155-159, 162-171, 173, 174, 176-179, 185, 187, 189, 192-196, 198, 200-204, 206-210, 213, 214, 222, 223, 225, 226, 228, 229, 231-237, 242, 244, 248-251, 253-260, 262, 263, 269-276, 282, 294-296, 299, 304-309, 311, 313-315, 322, 324, 325, 327, 328, 331, 337-340
- de réponse 26, 51, 54, 109, 115, 120, 122, 137, 142, 166, 172, 230, 243, 246, 247, 267-269, 277-281, 283, 323, 329
- d'histoire de vie 11, 12, 297

fonctionnels 36, 53, 115, 279, 323, 326

Type(s)

- biologiques 23, 24, 37, 38, 62, 63, 274
- fonctionnel(s) 24, 63, 65, 156, 275, 341

V

- Valeur sélective 25, 27, 36, 76, 110, 115, 125, 133, 323, 340
- Variabilité intra-spécifique 34, 109, 123-126, 128-130, 134, 166, 172-174
- Végétatives 79, 88, 139, 250, 263, 270
- Vitesse
 - de croissance 66, 68, 82, 93, 118, 119, 191, 192, 194, 210, 211, 249, 258, 259, 260, 270, 308
 - de photosynthèse 44, 68, 69, 71, 116, 196, 197, 308
 - de respiration 15, 65, 68, 71, 78, 94, 116, 134, 308
 - relative de croissance 66, 78, 89, 90, 116, 122, 137, 138, 191, 193, 196, 197, 308
 - maximale 15, 67
- Vocabulaire contrôlé 296, 299, 300, 304, 309, 313, 314, 340, 341

Table des matières

Remerciements	5
Sommaire	9
Préface	11
Table des abréviations	13
Chapitre 1 Une approche fonctionnelle de la diversité biologique	17
1. Diversité ou diversités ?	18
2. Des fonctions et des plantes	22
3. Diversité fonctionnelle et écologie comparative des plantes	23
4. Les questions abordées par une approche fonctionnelle de la diversité	25
Chapitre 2 Traits et écologie comparative : définitions, méthodes et cadre conceptuel	31
1. Les traits : définitions et protocoles	34
1.1 Qu'est-ce qu'un trait ?	34
1.2 Des protocoles standardisés pour la mesure des traits	36
2. Traits et approche comparative en écologie	43
2.1 De la comparaison en écologie	43
2.2 Mise en œuvre de l'approche comparative	46
3. Cadre conceptuel : organismes, communautés, écosystèmes	51
4. Conclusions	53
Chapitre 3 Caractérisation fonctionnelle des végétaux	61
1. Les traits représentatifs des trois axes majeurs de variation écologique	64
1.1 La gestion des ressources	65
1.1.1 Le compromis fondamental entre acquisition et conservation des ressources	65
1.1.2 Les autres fonctions en relation avec le syndrome économique foliaire	75
1.2 La stature de la plante	79
1.3 La régénération des plantes	82

2. Au-delà des trois axes majeurs de variation	88
2.1 La densité du bois.....	88
2.2 Traits racinaires	90
3. Traits et phylogénie	95
4. Conclusions	97
Chapitre 4 Gradients, traits de réponse et stratégies adaptatives	109
1. Gradients de facteurs du milieu	110
1.1 Les gradients indirects	111
1.2 Les gradients de ressources.....	111
1.3 Les gradients directs	112
1.4 Les gradients de perturbation	113
2. Traits de réponse à différents gradients de facteurs du milieu : le niveau espèce	115
2.1 Nutriments	117
2.2 Lumière.....	118
2.3 Succession secondaire	118
2.4 Pâturage.....	119
3. Traits de réponse et abondance dans les communautés végétales	120
4. Facteurs du milieu et variabilité intra-spécifique des traits	123
5. Stratégies adaptatives	133
5.1 Qu'est-ce qu'une stratégie adaptative ?.....	133
5.2 Le modèle de stratégies adaptatives de Grime	135
5.2.1 <i>Les facteurs du milieu comme forces sélectives</i>	135
5.2.2 <i>Des stratégies distinctes pour les phases établie et régénérative</i>	135
5.3 Limites et critiques du modèle CSR.....	140
6. Conclusions	141
Chapitre 5 Une approche fonctionnelle de la structure des communautés végétales	151
1. Règles d'assemblage des communautés et filtres environnementaux	152
2. Caractérisation de la structure fonctionnelle d'une communauté	155
3. Facteurs d'explications de la structure fonctionnelle d'une communauté	165
3.1 Processus liés aux filtres biotique et abiotique	166
3.2 Rôle des processus liés aux filtres sur la distribution des traits.....	167
3.3 Variations des effets des filtres avec l'échelle spatiale ou temporelle	171

3.4	Filtres environnementaux et abondance des espèces	171
3.5	Rôle de la variabilité intra-spécifique des traits	172
3.6	Phylogénie, traits et assemblage des communautés	176
4.	Conclusions	178
Chapitre 6	Traits et propriétés des écosystèmes	185
1.	Communautés végétales et propriétés des écosystèmes	187
2.	L'hypothèse de dominance	189
2.1	Productivité primaire nette et composantes	192
2.1.1	<i>Productivité primaire nette</i>	192
2.1.2	<i>Productivité primaire nette spécifique</i>	195
2.2	Décomposition et accumulation de la litière.....	198
2.3	Autres composantes des cycles biogéochimiques	200
2.4	Quantité d'eau présente dans le sol	202
3.	L'hypothèse de complémentarité de niches	206
4.	Relations entre traits des plantes et propriétés écosystémiques mesurées en conditions contrôlées	208
5.	Une nouvelle perspective : l'allométrie des écosystèmes	210
6.	Conclusions	212
Chapitre 7	Diversité fonctionnelle et services des écosystèmes ...	221
1.	Types de services écosystémiques	223
2.	Approche fonctionnelle des services	225
2.1	Cascade d'effets définissant les services et leurs valeurs	227
2.2	Relations entre structure fonctionnelle, processus et services	228
2.3	Quantification des services	231
2.3.1	<i>Sélection des traits agissant sur les processus écosystémiques et les services</i>	231
2.3.2	<i>Multifonctionnalité, compromis entre services et changement d'échelle</i>	233
3.	Conclusion	236
Chapitre 8	Diversité fonctionnelle en agriculture : exemples des prairies et des adventices des cultures ...	241
1.	Milieux prairiaux	243
1.1	Caractérisation des gradients environnementaux	244
1.1.1	<i>Défoliation</i>	244
1.1.2	<i>Nutrition minérale</i>	245

1.2	Traits de réponse à la gestion	246
1.2.1	<i>Défoliation</i>	247
1.2.2	<i>Nutriments</i>	248
1.2.3	<i>Contrainte hydrique et sécheresse</i>	249
1.3	Structure fonctionnelle des prairies	250
1.3.1	<i>Défoliation</i>	250
1.3.2	<i>Nutriments et eau</i>	251
1.3.3	<i>Différenciation des effets du type de défoliation et de la disponibilité en nutriments</i>	255
1.4	Traits d'effet et processus liés au service d'approvisionnement	255
1.5	Traits d'effet liés à d'autres services	258
1.6	Indicateurs de gestion des prairies	259
1.7	Conclusion.....	264
2.	Adventices des cultures	264
2.1	Caractérisation des filtres environnementaux	268
2.2	Traits de réponse des adventices à la gestion	269
2.3	Structure fonctionnelle des communautés d'adventices.....	272
2.4	Traits d'effet des adventices et service d'approvisionnement en biens cultivés	274
2.5	Traits et autres services.....	275
2.6	Vers une gestion plus efficace des différents types d'adventices	276
2.7	Perspectives	277
3.	Quels apports de ces exemples, en particulier pour la conception de systèmes de culture innovants ?	278
4.	Conclusions	282
Chapitre 9 Gestion des données de la diversité fonctionnelle ...		293
1.	Disponibilité des données de traits des plantes	294
2.	Écologie et diversité fonctionnelle des plantes	297
2.1	Les métadonnées en écologie.....	300
2.2	Un vocabulaire contrôlé et un thesaurus pour les traits des plantes	304
2.3	Vers une ontologie de la diversité fonctionnelle des plantes.....	309
3.	Conclusion	314
Chapitre 10 Perspectives		321
1.	Théorie et fondements de l'approche fonctionnelle de la diversité	323
2.	Diversité fonctionnelle et variabilité intraspécifique	323
3.	Traits, fonctionnement des organismes et facteurs du milieu	325

4. Structure fonctionnelle des communautés, propriétés et services des écosystèmes.....	326
5. Perspectives dans le domaine agronomique	327
6. Gestion des données.....	329
7. Conclusion.....	330
Glossaire.....	337
Index.....	343

Eric **Garnier**, Marie-Laure **Navas**

Diversité fonctionnelle des plantes

La biodiversité, ou diversité biologique, constitue le tissu vivant de notre planète. Elle est traditionnellement appréhendée par la diversité des taxons, notamment celle des espèces. Mais d'autres facettes de la diversité doivent être considérées pour rendre compte de la plupart des processus écologiques et évolutifs. Le but de cet ouvrage est de montrer la puissance d'une approche fonctionnelle de la diversité pour mieux comprendre comment se structurent et fonctionnent les systèmes écologiques et leurs composantes. L'ouvrage est centré sur les plantes, composantes majeures de ces systèmes pour lesquelles l'approche fonctionnelle a conduit à des avancées majeures au cours des 20 dernières années.

Ce livre présente tout d'abord les bases conceptuelles d'une approche fonctionnelle de la diversité fondée sur l'utilisation des traits des organismes. Il montre ensuite comment cette approche peut être utilisée pour aborder des questions actuellement très débattues en écologie, se rapportant notamment aux réponses des plantes aux facteurs du milieu (incluant les changements planétaires), et à l'identification des contrôles s'exerçant sur la structure des communautés, les propriétés des écosystèmes et les services que ceux-ci rendent aux sociétés humaines.

Eric Garnier est Directeur de Recherche au C.N.R.S. Il effectue sa recherche au sein de l'équipe d'Écophysiologie Comparative du Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175) à Montpellier. Il est également Directeur du Centre de Synthèse et d'Analyse sur la Biodiversité (CESAB), créé et développé par la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité.

Marie-Laure Navas est Professeure à Montpellier SupAgro où elle enseigne l'écologie, notamment dans des formations agronomiques. Elle y dirige le département de formation « Biologie et Écologie ». Elle réalise sa recherche dans l'équipe d'Écophysiologie Comparative du Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (UMR 5175).



Les «plus»

- ▶ Premier ouvrage à présenter une vision globale et synthétique de l'approche fonctionnelle de la diversité biologique.
- ▶ Des chapitres spécifiquement consacrés à la gestion des données en écologie fonctionnelle et aux applications de l'approche à l'agro-écologie.
- ▶ Toutes les figures et les tableaux disponibles en ligne.

Retrouvez les figures et les tableaux de l'ouvrage sur notre site www.superieur.deboeck.com (dans l'onglet « Compléments » de la fiche de l'ouvrage).

ISBN : 978-2-8041-7562-7



BIODIVFON

Dans le cadre du nouveau Système Européen de Transfert de Crédits (E.C.T.S.), ce manuel couvre en France les niveaux : Licence 3, Master 1 et 2 et Doctorat.

En Belgique : Baccalauréat 3, Master 1 et 2.

En Suisse : Bachelor 3, Master 1 et 2.

Au Canada : Baccalauréat 3, Master 1 et 2.

