



Université du Québec
en Abitibi-Témiscamingue

LES ESPECES CLONALES SONT-ELLES PLUS COMPETITIVES DANS UN
ENVIRONNEMENT HETEROGENE ? DANS CE CONTEXTE QUELLE SERAIT
L'IMPORTANCE RELATIVE DE LA DIVERSITE VS L'INTEGRATION ENTRE
LES INDIVIDUS ?

RAPPORT DE SYNTHÈSE ENVIRONNEMENTALE

PRÉSENTE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

MATHIEU LATUTRIE

DECEMBRE 2012

RESUME

Résumé : La reproduction par voie végétative est très courante pour une majorité d'espèces. Cette stratégie permet de créer des descendants génétiquement identiques à leurs parents appelés ramets et privilégier ce type de reproduction peut avoir des conséquences sur la structure génétique des populations (diversité). Il existe cependant des différences fortes entre espèces clonales dans la nature et la durée du lien qui unit deux ramets. Certaines plantes peuvent rester connectées toute leur vie alors que d'autres se séparent rapidement pour constituer des unités physiologiquement indépendantes. Il y a des mécanismes émergents de cette organisation différente entre les plantes intégratrices, comme le développement d'une coopération pour l'acquisition des ressources grâce à la spécialisation et la translocation des ressources d'une partie à l'autre de la plante en fonction des besoins. Chaque ramet qu'il soit intégré ou pas peut exprimer des variations morphologiques (allocation de la biomasse) aux conditions du milieu pour s'adapter aux disponibilités en ressource, c'est la réponse plastique. Cette capacité d'adaptation au milieu peut conditionner les performances en terme de production de biomasse ou bien de compétition.

La disponibilité des ressources (p. ex., nutriments, lumière, eau) dans l'environnement naturel étant spatialement et temporairement hétérogène, les espèces clonales et non clonales vont avoir des stratégies différentes pour obtenir les ressources dont elles ont besoin. En fonction de l'espèce présente et de la nature de l'environnement (homogène ou hétérogène) dans lequel elles se trouveront, les performances en terme de croissance et de compétition vont varier.

L'objectif de cette synthèse est de faire l'état de l'avancement récent de la littérature concernant les rapports de compétition intraspécifique et interspécifique en milieu hétérogène et plus précisément essayer de voir si les espèces clonales seraient plus compétitives en milieu hétérogène. Cela passe par la compréhension des mécanismes induits par la stratégie de reproduction (intégration physiologique) et ses conséquences sur l'organisation des populations (diversité génétique).

Mots clés : espèces clonales, compétition intraspécifique et interspécifique, diversité génotypique, intégration physiologique, plasticité morphologique, ramet et genet.

SOMMAIRE

RESUME	2
SOMMAIRE	3
LISTE DES BOITES ET FIGURES	4
INTRODUCTION	5
METHODOLOGIE	7
ESPECES CLONALES : AVANTAGE ADAPTATIF AUX CONDITIONS EXTREMES ?	8
REPRODUCTION VEGETATIVE	8
LE MOT « CLONE » : DEUX DEFINITIONS	9
ESPECES CLONALES ET MILIEU NATUREL	9
ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET COMPETITION VEGETALE : CADRE THEORIQUE	11
ENVIRONNEMENT HETEROGENE	11
LA COMPETITION VEGETALE	14
INTEGRATION PHYSIOLOGIQUE : PARTICULARITES DES ESPECES CLONALES	20
DEGRE D'INTEGRATION	20
DIVISION DU TRAVAIL	21
TRANSLOCATION	22
PLASTICITE ET REPONSE MORPHOLOGIQUE	23
STRUCTURE SPATIALE	23
PLASTICITE	23
DIVERSITE GENETIQUE ET GENOTYPIQUE : UNE ATTENTION RECENTE	25
LES ESPECES CLONALES : PLUS COMPETITIVES EN MILIEU HETEROGENE ?	27
COMPETITION INTERSPECIFIQUE	27
COMPETITION INTRASPECIFIQUE	32
CAS D'ETUDE : LE PEUPLIER FAUX-TREMBLE	33
CONCLUSION	36
BIBLIOGRAPHIE	38

LISTE DES BOITES ET FIGURES

Liste des boites :

Boîte 1 : Évolution des paradigmes concernant l'hétérogénéité en écologie	13
Boîte 2 : Le principe de Gause ou d'exclusion compétitive	15
Boîte 3 : Théorie de la percolation et compétition dans un environnement hétérogène.....	29

Liste des figures :

<i>Figure 1</i> : Nombre d'espèces pouvant utiliser de 1 à 4 modes de croissance végétative différents pour un nombre total de 2 746 espèces.....	8
<i>Figure 2</i> : Les 4 formes d'hétérogénéité	13
<i>Figure 3</i> : Quatre situations possibles pour illustrer le principe d'exclusion compétitive. Si les niches de A et b sont différentes alors les deux espèces peuvent coexister.	15
<i>Figure 4</i> : Compétition pour une ressource limitante notée R où R^* est la concentration en ressource limitante supportée par une espèce	16
<i>Figure 5</i> : Trois grandes caractéristiques des modèles de croissance clonale (b)-(d) par rapport aux modèles spatiaux de la dynamique des populations de plantes non clonales (a)	27
<i>Figure 6</i> : Taille moyenne des populations (ordonnée) à différentes valeurs de p : pourcentage de bons sites (abscisse).....	28
<i>Figure 7</i> : Compétition entre sérateur et intégrateur.).....	29

« It is not the strongest of the species that survives, nor the most intelligent that survives. It is the one that is most adaptable to change. »

Darwin (1859)

INTRODUCTION

Il y a déjà plus de 25 ans que le premier livre se concentrant uniquement sur la biologie des populations et l'évolution des organismes clonaux a été publié (Jackson *et al.* 1985). Depuis, pas moins de 10 congrès ont été organisés, pour communiquer des dernières avancées de la recherche sur les plantes clonales, ce qui montre leur importance pour le domaine de l'écologie. Depuis le début des années 2000, les travaux les plus récents ont été principalement publiés dans des numéros spéciaux du journal *Evolutionary Ecology* (Stuefer *et al.* 2001; Tolvanen *et al.* 2004; Sammul *et al.* 2008; Honnay & Jacquemyn 2010). La recherche a rapidement fait un bond en avant et à la mi-octobre 2012 se tenait le « 10th Clonal Plant Workshop : Ecological Consequences of Plant Clonality under Global Change » à Pékin.

Dans les années 80, les recherches se concentraient sur la régulation et les fonctions des différentes formes de croissance végétative (Jackson *et al.* 1985; Eriksson & Jerling 1990), sur l'organisation génétique au sein et entre populations naturelles (Cheliak & Dancik 1982; Loveless & Hamrick 1984; Hedrick 1986), sur les interactions génotype-habitats (Salzman 1985) ou encore sur les enjeux de l'intégration entre individus et le partage des ressources (Noble & Marshall 1983; Alpert & Mooney 1986; Slade & Hutchings 1987).

Par la suite, dans la première partie des années 90, la recherche sur les organismes clonaux s'est accélérée et un intérêt plus particulier a été porté sur la capacité de réponse des plantes clonales (plasticité) aux changements d'environnement (Callaghan *et al.* 1992; de Kroon *et al.* 1994; voir la revue d'Oborny *et al.* 2012), aux aspects de compétition et leur rôle dans la succession (Prach & Pyšek 1994; Tilman 1994) et à la poursuite d'études moléculaires pour comprendre la structure spatiale des populations (Jelinski & Cheliak 1992; Hara 1994; Jeník 1994; Widén *et al.* 1994).

C'est à partir de la fin des années 90 que les chercheurs s'intéressent plus à des sujets d'écologie et de biologie et moins d'évolution (Eckert 1999) en travaillant sur les dynamiques des plantes clonales en milieu hétérogène (Stuefer *et al.* 1996; Hutchings & Wijesinghe 1997; Hutchings 1999; Price & Marshall 1999) et en modélisant les dynamiques de compétition dans ces milieux (Winkler *et al.* 1999). Des hypothèses se basant sur les adaptations possibles des espèces clonales aux conditions hétérogènes de l'environnement naturel ont été développées (Stuefer 1996; Price & Marshall 1999) en prenant en considération le rôle de l'intégration physiologique, les changements de plasticité dans la réponse architecturale de

croissance (Hutchings & de Kroon 1994; de Kroon & Hutchings 1995) et la « division du travail » (Stuefer *et al.* 1996; Alpert & Stuefer 1997; Hutchings & Wijesinghe 1997).

Dans les années 2000, les thématiques de recherche ont été très diversifiées allant de la régulation écophysiological de la croissance végétative à l'investigation des conséquences écologiques et génétiques de ce type de croissance en passant par la poursuite des travaux sur les questions d'intégration et de compétition en se basant sur de la modélisation ou encore des travaux sur les conséquences de variations environnementales sur le type de recrutement dominant, sexué vs asexué (Stuefer *et al.* 2001; Tolvanen *et al.* 2004; Sammul *et al.* 2008; Honnay & Jacquemyn 2010).

Les enjeux de la recherche future sur les plantes clonales concernent encore l'organisation spatiale de la structure génétique et l'importance relative de la reproduction sexuée vs asexuée (Honnay & Jacquemyn 2010), les aspects de compétition et d'invasion des espèces clonales (Wang *et al.* 2012b; Zhang *et al.* 2012; Zhou *et al.* 2012) et l'évolution du système de reproduction et les implications écologiques et populationnelles qui en découlent (Dorken & Van Drunen 2010; Semchenko *et al.* 2010; Thomas & Hay 2010).

Ainsi, la recherche sur les plantes clonales recouvre une variété très large de domaines de recherche en écologie et biologie végétale. Cela s'explique par le fait que la reproduction clonale ou asexuée est très courante dans la nature (Klimeš & Klimešová 1999). Malgré tout, il y a toujours un manque de travaux sur les aspects évolutifs des plantes clonales (Eckert 1999; Honnay & Jacquemyn 2010) et une concentration sur des études d'écologie plus appliquée. Les travaux sur l'intégration entre individus et la gestion des ressources sont bien représentés dans la littérature et ont amené les questions de compétition intraspécifique et interspécifique pour les ressources (répartition hétérogène), d'organisation spatiale et de colonisation du milieu. Ce travail de synthèse s'inscrit au cœur des enjeux de la recherche actuelle. À la vue des avancées de ces 20 dernières années, où en est la recherche, quelles sont les zones d'ombres restantes et quelles sont les opportunités pour les futures recherches à entreprendre ? Cette synthèse va se focaliser sur les dynamiques de compétition des espèces clonales en milieu hétérogène en portant un intérêt particulier à l'importance des processus d'intégration et de la diversité génotypique.

METHODOLOGIE

Pour répondre à cet objectif principal, j'ai été amené à poser des questions secondaires auxquelles cette synthèse va tenter de répondre :

- Est-ce que les plantes clonales sont plus compétitives dans des conditions se situant aux limites de confort bioclimatiques ?
- Est-ce que la reproduction végétative est une adaptation aux conditions extrêmes ?
- Une forte diversité génotypique permet-elle à une espèce d'être plus compétitive en milieu hétérogène ?
- Est-ce que la coopération entre individus augmente le succès de survie des plantes ou dans quelles conditions est-ce avantageux de coopérer ?
- Comment les plantes utilisent-elles une ressource limitée pour être compétitives en milieu hétérogène ?
- Quels mécanismes permettent d'avoir un équilibre dans la nature entre les différentes stratégies d'intégration, d'une intégration nulle (plantes non clonales et quelques plantes clonales) à une intégration complète ?
- Comment l'hétérogénéité spatiale du milieu influence-t-elle les mécanismes de sélection naturelle et d'adaptation des plantes ?
- Quelle est la stratégie utilisée par le peuplier faux tremble pour être compétitif ?

Cette synthèse s'organisera en 5 parties. Les particularités écologiques des espèces clonales seront présentées dans un premier temps. Ensuite, nous verrons le cadre théorique définissant les concepts et théories de compétition et d'hétérogénéité. Les trois parties suivantes traiteront des implications de l'intégration entre individus, de la plasticité morphologique et de la diversité génétique pour les espèces clonales. Dans la continuité, l'importance relative de l'intégration, de la plasticité et de la diversité sur la compétition intraspécifique et interspécifique en milieu hétérogène sera plus longuement discutée avant de présenter le cas du peuplier faux-tremble.

Les références utilisées ont été obtenues de cinq façons à partir des plateformes ISI Web of Knowledge, Science Direct, Google Scholar et Jstor avec l'utilisation des mots clés suivant : *clone, clonal plant, competition, competitiveness, competitive, cooperation, resource sharing, heterogeneous environment, fragmented, contrasting habitats, patchy, integration, genotypic diversity, physiological integration*. L'outil *CrossRef* ainsi que la vérification des listes de citations (cités par l'auteur et articles cités par d'autres) ont été utilisés afin d'élargir la recherche de documents en liens avec le sujet. La majorité des ressources utilisées sont des articles provenant de revues scientifiques évaluées par les pairs. Les articles cités ont été lus entièrement ou au moins partiellement avant d'être cités. Si les propos d'un article sont extraits directement d'un autre article, cela est précisé et les deux articles sont cités.

ESPECES CLONALES : AVANTAGE ADAPTATIF AUX CONDITIONS EXTREMES ?

Reproduction végétative

C'est depuis longtemps maintenant qu'il est établi que la plupart des plantes, dans les régions où le climat est saisonnier, sont clonales (de Kroon & van Groenendael 1997; Klimeš 2008). Ce mode de reproduction par voie végétative est très largement répandu chez les plantes que ce soit en milieu riche ou pauvre. Cette stratégie de reproduction se caractérise par la capacité d'une plante à produire une descendance (ramets) qui, en l'absence de mutations somaclonales, est génétiquement identique à son parent et potentiellement indépendante (Jackson *et al.* 1985; Herben *et al.* 1994; Price & Marshall 1999). Pour se multiplier, les espèces clonales utilisent différents modes de propagation incluant la formation de stolons ou de rhizomes, la production de bulbilles, tubercules, bourgeons ou talles et par fragmentation de la plante mère (Mogie & Hutchings 1990; Klimeš *et al.* 1997). En Europe centrale, ce n'est pas moins de 65,5 % des espèces qui peuvent utiliser la reproduction asexuée (Klimeš *et al.* 1997) dont 21% utilisent au moins deux modes de propagation différents (Figure 1; Klimeš & Klimešová 1999).

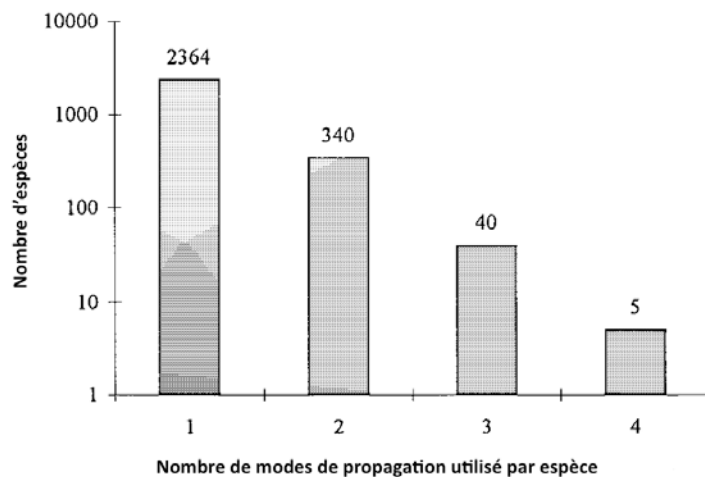


Figure 1 : Nombre d'espèces pouvant utiliser de 1 à 4 modes de croissance végétative différents pour un nombre total de 2 746 espèces (traduit de Klimeš & Klimešová 1999)

La structure modulaire (association de ramets) implique des fortes conséquences pour les plantes clonales. Elle leur confère la capacité de se déplacer dans l'espace grâce à des extensions (stolons, rhizomes...) vers des sites voisins et ainsi d'adapter leur réponse de croissance à l'environnement local en évitant des zones défavorables ou en exploitant d'autres plus riches (Herben *et al.* 1994). L'intégration entre individus permet de persister dans des

conditions environnementales différentes, de partager les risques et l'utilisation des ressources au bénéfice de l'ensemble du clone ou encore peut amener des problèmes comme la sensibilité aux perturbations et le risque d'érosion de la diversité génétique (Callaghan *et al.* 1992). Ainsi le degré d'intégration entre individus qui varie souvent d'une espèce à l'autre fera varier le comportement d'une espèce dans un environnement donné. Par exemple, la façon de répondre à un environnement donné va être influencée par les différentes stratégies de croissance (p. ex., « phalange » vs « guérilla » définies plus loin) utilisées par une espèce.

Le mot « clone » : deux définitions

La multiplication par voie végétative a des conséquences sur l'organisation et les relations entre les ramets d'un même genet, (Herben *et al.* 1994) mais aussi entre les ramets de genets différents, grâce aux greffes racinaires par exemple (Baret & DesRochers 2011). Ainsi le mot « clone » peut se comprendre de deux manières différentes que l'on se place d'un point de vue génétique ou bien d'un point de vue écologique (Herben *et al.* 1994). Ces deux visions d'un clone peuvent se chevaucher dans des situations données. Le degré de chevauchement va dépendre de l'étendue et de la fréquence de séparation entre ramets et est donc lié au degré d'intégration des modules d'un genet (Eriksson & Jerling 1990).

Pour un généticien, un clone (génétique) est le résultat d'une seule méiose soit l'ensemble des ramets ayant un même génotype. Les ramets peuvent être physiquement reliés ou bien séparés. Pour un écologiste, un clone (physiologique) est l'ensemble des ramets, provenant d'un même genet ou de différents genets, physiologiquement connectés. On comprend rapidement que ces deux définitions sont proches et que, dans de nombreux cas, il sera difficile de dissocier un clone génétique d'un clone physiologique (Herben *et al.* 1994). Ces deux concepts du clone n'ont pas changé depuis Herben *et al.* (1994) et sur l'ensemble des études récentes, simplement la définition de clone physiologique (liens physiques) est considérée quand le terme clone est utilisé, car c'est celle qui a le plus de conséquences au niveau de l'utilisation et du partage des ressources, dans les rapports de compétition ou encore dans la sensibilité de plantes clonales aux perturbations et pathogènes (p. ex., Magori *et al.* 2003; Koubek & Herben 2008; Oborny *et al.* 2012).

Espèces clonales et milieu naturel

Il existe de nombreuses bases de données contenant des données floristiques et taxinomiques, mais souvent peu de données écologiques ou morphologiques (Klimeš & Klimešová 1999). Il a longtemps été difficile de comprendre le rôle de la clonalité chez les plantes ainsi que la

répartition et la proportion des espèces clonales présentes dans la nature (Tiffney & Niklas 1985; Mogie & Hutchings 1990). Il y a un regain d'intérêt pour ces espèces dans le monde de la recherche (200 à 300 publications par an depuis 2007 selon ISI - Web of Knowledge). En même temps, la conception de bases de données spécifiques aux espèces clonales ainsi que le développement d'approches intégrées (Groenendael *et al.* 1996) mélangeant des approches théoriques et empiriques pour l'étude des traits des plantes (Grime 2007) est à noter. Vers la fin des années 90, une grande base de données spécialisée sur les aspects architecturaux des formes de croissance clonale des plantes vasculaires a été développée pour l'Europe centrale à partir de données de la littérature et d'expérimentations (Klimeš & Klimešová 1999). Cette base de données qui regroupe 2749 espèces permet d'obtenir des informations sur les relations entre les niches écologiques et le mode de croissance clonale ainsi que sur la combinaison de différents modes de croissance au sein d'une même espèce (Klimeš *et al.* 1997; Klimeš & Klimešová 1999). Ce type de données permet ainsi d'appuyer l'hypothèse amenée par Tiffney et Niklas (1985) et Grace (1993) qui ont suggéré que la croissance par voie végétative serait adaptative aux conditions de stress, comme dans des milieux pauvres en nutriments, des habitats froids ou encore en zones humides ou d'ombre, alors que dans des conditions plus favorables et optimales, les plantes non clonales seraient favorisées. La répartition entre espèces clonales et non clonales varie fortement entre les différentes communautés végétales.

Ainsi, la composition et la variabilité du milieu naturel vont influencer les présences et les rapports de compétitions entre espèces au sein des communautés végétales. Les espèces clonales seront-elles favorisées par rapport aux espèces non clonales ? Comment les stratégies de croissances modifient-elles les rapports de compétition entre espèces clonales ? Existe-t-il une forte compétition au sein d'un même clone entre les différents ramets ou est-ce la collaboration qui l'emporte ? Ces questions seront abordées dans les trois parties suivantes de cette synthèse.

ENVIRONNEMENT HETEROGENE ET COMPETITION VEGETALE : CADRE THEORIQUE

Environnement hétérogène

Tout environnement naturel est spatialement et temporellement hétérogène (Hutchings & Wijesinghe 1997; Price & Marshall 1999; Ettema & Wardle 2002). Le livre « the ecological consequences of environmental heterogeneity » permet d'avoir une bonne introduction aux enjeux écologiques liés au fait que l'environnement dans lequel nous nous trouvons est hétérogène (Hutchings *et al.* 2000). Par exemple, la disponibilité en lumière peut varier dans le temps pour une plante de sous-bois en fonction des perturbations (chablis, défoliation ...). De la même façon, la disponibilité en éléments nutritifs varie spatialement à des échelles jusqu'à des distances très faibles (<10cm) et aussi dans le temps en raison de l'utilisation de la ressource par les plantes. Les variations spatio-temporelles de l'environnement peuvent provenir de facteurs externes ou encore être induites par les espèces de plantes présentes dans la communauté végétale.

Hétérogénéité d'origine externe

L'hétérogénéité spatiale est la complexité qui résulte d'interactions entre la répartition spatiale des contraintes environnementales et la réponse différentielle des organismes à ces contraintes (Hutchings *et al.* 2000). Il y a une très grande variation entre les habitats au niveau de la disponibilité des ressources et des conditions abiotiques (Craine 2005). Des variations des conditions de croissance des plantes peuvent se produire à une échelle aussi fine d'un ramet ou d'un groupe de ramets. Il est observé de fortes variations du milieu à ces échelles, en particulier l'humidité et les nutriments du sol, la lumière ou encore la salinité pour plus de littérature spécifique, voir Chesson et Peterson (2002). Les mécanismes qui créent cette hétérogénéité peuvent être l'origine géologique de la couche mère, la microtopographie et la macrotopographie, le climat régional et les perturbations du milieu. Les perturbations naturelles créent de l'hétérogénéité à l'échelle du paysage (p. ex., feux, glissement de terrain, tornades) ou au niveau du site (p. ex., chute d'arbres, chablis, changement de la microtopographie et disponibilité des nutriments). À l'opposé, les perturbations anthropiques (p. ex., extraction des ressources, aménagement agricole) ont tendance à homogénéiser le milieu à l'échelle du paysage (White & Harrod 1997; Wiens 2000).

Autogénération de l'hétérogénéité

De nombreuses études de modélisation ont souligné que les variations spatiales et temporelles des ressources influencent fortement l'avantage ou le désavantage compétitif de l'intégration pour les espèces clonales (p. ex., Oborny *et al.* 2000; Oborny & Kun 2001; Kun & Oborny 2003; Magori *et al.* 2003; Magyar *et al.* 2004; Crowley *et al.* 2005). Ces modèles considèrent que la variation de l'environnement provient de facteurs externes seulement. Oborny *et al.* (2012) mettent en avant que la situation est différente si on utilise des rétroactions entre les populations de ramets et leur environnement dans le sens où une ressource peut être extraite dans un patch riche (épuisement de la ressource), déplacée par translocation (voir la partie : Translocation) et stockée dans un ramet se trouvant sur un patch pauvre et qui à sa mort va enrichir le milieu (p. ex., Herben & Suzuki 2001; Herben 2004; Magyar *et al.* 2004). En conséquence, la translocation peut modifier la disposition spatiale des ressources (déplacement d'un ramet vers un autre) et l'hétérogénéité du milieu peut être une propriété émergente même si à l'origine l'environnement était homogène (Herben 2004). Au contraire, l'hétérogénéité du milieu peut être réduite sous l'effet du transport des ressources entre les ramets (Magyar *et al.* 2004). L'action de certaines espèces végétales sur la réorganisation de son milieu est rarement prise en compte alors que cela peut avoir de fortes conséquences au niveau des variations temporelles de l'hétérogénéité du milieu.

Prise en compte de l'hétérogénéité du milieu dans les études scientifiques

Avec le changement de paradigmes récent (boîte 1), les théories en écologie prennent en compte la variation spatiale des environnements naturels (voir Wiens 2000 p. 14 pour des exemples) avec le développement récent de techniques d'analyse spatiale (p. ex., Legendre 1993; Fortin 1999; Fortin *et al.* 2006). De nombreuses études en milieu naturel qui se concentrent surtout sur les effets de l'hétérogénéité de la qualité des habitats sur la distribution et l'abondance des espèces végétales et animales peuvent être retrouvées.

Boîte 1 : Évolution des paradigmes concernant l'hétérogénéité en écologie

Dans les années 1950, la vision que les dynamiques écologiques se faisaient à l'échelle locale, dans des habitats spatialement homogènes et temporellement stables s'est rapidement rependue et a été appliquée dans les années 60 et 70. D'un point de vue philosophique, cette notion suivait la vision d'un système écologique comme étant fermée et homogène correspondait à la typologie de la nature (Wiens 2000; Pickett *et al.* 2007). D'un point de vue plus pratique, prendre le système comme stable et homogène permet de faire une forte simplification d'une réalité beaucoup plus complexe et nécessaire pour le développement de théories et modèles. Du fait que le cadre théorique était le suivant, les études suivaient des designs expérimentaux en considérant le milieu comme homogène et stable spatiotemporellement (McArthur 1972; Wiens 2000).

Au milieu des années 60, les variations spatio-temporelles du milieu commencèrent à être introduites dans les modèles. L'abandon de la théorie de la stabilité et de l'homogénéité et l'ajout de l'hétérogénéité dans les modèles ont permis d'observer de nouveaux résultats comme la possibilité d'une population de se maintenir ou coexister dans le milieu dans le cas de rapports de compétition (p. ex., MacArthur & Levins 1964, 1967) ou l'augmentation de la biodiversité locale (p. ex., Levin & Paine 1974; Levin 1976). La nouvelle génération d'écologiste s'est ensuite largement intéressée à l'hétérogénéité et à ses conséquences dans les années 1990 (voir Pitelka & Ashmun 1985; Wiens 2000 p.10 pour des exemples).

Wiens (2000) suggère à partir des travaux de (Li & Reynolds 1995) qu'il existe différentes formes d'hétérogénéité (figure 2). La plus simple est la variance spatiale (Figure 2) qui est une mesure de la variation totale entre les points d'échantillonnage. Si le milieu est homogène, tous les points sont les mêmes et la variance = 0 alors que dans un milieu hétérogène, la variance sera > 0 et plus elle sera forte, plus le milieu sera hétérogène. Cette variance spatiale ne donne aucune indication sur un patron de distribution de l'hétérogénéité. Pour avoir plus d'informations, il faut déterminer un autre type de variance qui permet de savoir que des points se trouvant à proximité les uns des autres sont statistiquement corrélés pour former un patron de variance (figure 2). Dans ces deux types d'hétérogénéité, l'environnement varie seulement quantitativement. Quand il y a des variations quantitatives et qualitatives, il y a un troisième type d'hétérogénéité qui est la variance de la composition où les différents points d'échantillonnage varient quantitativement et qualitativement (p. ex., forêt, champs cultivés, prairie). Ces entités peuvent être groupées (figure 2) ou dispersées dans l'espace. Lorsqu'ils sont groupés, ça s'appelle « patches » qui se retrouvent dans la matrice du paysage. Si les relations entre les patches dans la matrice sont spécifiées, la variance devient spatialement référencée et s'exprime comme variance de localisation (figure 2). L'hétérogénéité devient donc une propriété de la configuration spécifique de la mosaïque d'un paysage. Ces différentes formes d'hétérogénéités sont arbitraires dans la vision et la représentation des variations spatiales. Pour plus d'information sur les différentes formes et les sources et les conséquences de l'hétérogénéité dans la nature, consulter le livre de Hutchings *et al.* (2000) et les articles de Turner (1989); Wiens *et al.* (1993); Li and Reynolds (1995); Wiens (1995); White and Harrod (1997); Gustafson (1998).

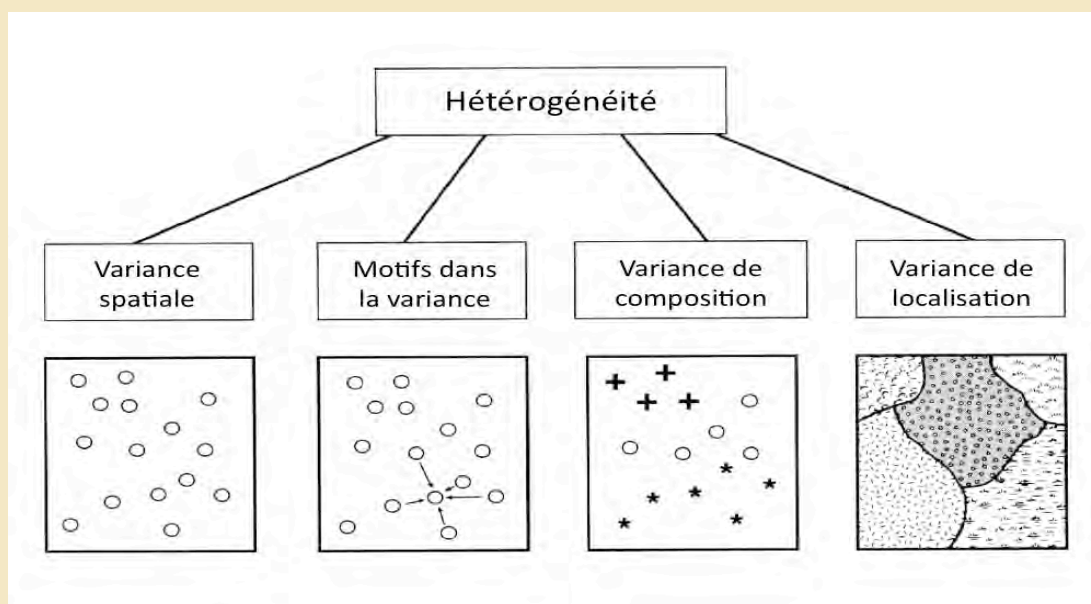


Figure 2 : Les 4 formes d'hétérogénéité (Wiens 2000)

Les études de modélisation ont tendance à réduire la complexité des variations de l'environnement afin d'éviter de trop compliquer le système et de garder le modèle exploitable. Dans la plupart des cas, l'hétérogénéité du milieu se résume simplement à des concentrations différentes d'un nutriment limitant en particulier sans considérer la possibilité d'avoir plusieurs nutriments limitant et donc l'hétérogénéité de plusieurs ressources en même temps sur un même patch comme cela peut être observé dans un environnement naturel. Les auteurs considèrent souvent que les deux ressources d'intérêt sont négativement corrélées dans l'espace et sont complémentaires. Ceci signifie qu'un patch est riche en une ressource (p. ex., eau) et pauvre en une autre ressource (p. ex., nutriments) et que dans l'autre patch, la situation est l'inverse (Chesson & Peterson 2002). Toutes ces simplifications sont acceptables dans un but de comprendre les mécanismes et les processus clés (modèles stratégiques). En revanche, de telles simplifications ne permettent pas de reproduire précisément ce qui se passe dans un environnement naturel en prenant en compte les conditions spécifiques à l'étude (modèles tactiques). Ces différences de types de modèles disponibles pour étudier les conséquences de l'hétérogénéité sur les communautés végétales et en particulier les rapports de compétitions seront développées plus en détail par la suite. Aujourd'hui, la variabilité du milieu est au cœur des recherches pour la compréhension des conséquences et des mécanismes engendrés par l'hétérogénéité (p. ex., compétition, diversité, traits adaptatifs).

La compétition végétale

De nombreuses espèces composent les communautés végétales présentes des pôles aux tropiques dans un environnement naturel, il a été démontré que les plantes sont en compétition pour les ressources comme les nutriments et la lumière (Harper 1977). Les plantes sont aussi influencées par des interactions (comme le mutualisme, la prédation, les herbivores ou les maladies) qui, potentiellement, peuvent modifier le type d'habitats qu'occupent les espèces, mais aussi leur abondance dans ces habitats (Dybzinski & Tilman 2009).

Depuis les premiers travaux de Lotka (1925) et Volterra (1926), la compétition interspécifique, se définit comme l'interaction au cours de laquelle l'augmentation de l'abondance d'une espèce entraîne la diminution de la croissance et de l'abondance des autres espèces et *vice versa*. La compétition intraspécifique, entre deux individus d'une même espèce, se définit de la même manière et est aussi forte voir plus forte que la compétition interspécifique (Dybzinski & Tilman 2009). La compétition interspécifique résulte souvent par la domination d'une espèce sur une autre, c'est le principe de Gause (ou d'exclusion

compétitive ; Boite 2). Dans la littérature, plusieurs théories tentant d'expliquer les mécanismes de compétition intraspécifique et interspécifique peuvent être retrouvées. Certaines théories se basent sur les équations de Lotka-Volterra (Cushing 1986) pour définir un coefficient de compétition alors que d'autres approches se basent sur des modèles incluant la disponibilité (concentration) en ressources disponibles (Tilman 1977 pour la littérature spécifique). Il y a deux de ces théories qui sont beaucoup citées et encore vivement débattues (Craine 2005; Pierce *et al.* 2005; Craine 2007; Grime 2007; Tilman 2007), ce sont celles de Philip Grime (Grime 1977) qui se base sur la stratégie des plantes : compétitive (C), tolérante au stress (S) et rudérale (R) et de David Tilman sur la compétition pour les ressources (Tilman 1980; 1982).

Boite 2 : Le principe de Gause ou d'exclusion compétitive

Pour comprendre le principe d'exclusion compétitive, il faut comprendre le concept de niches écologiques. Une niche écologique est l'ensemble des conditions environnementales (p. ex., ressources) telles qu'une espèce donnée peut former des populations viables. Il existe deux types de niches, les niches écologiques fondamentales que l'on détermine en l'absence de compétiteurs et les niches écologiques réalisées que l'on observe en présence de ses compétiteurs. Les préférences écologiques d'une espèce ne sont pas les mêmes selon qu'elle est seule ou bien en contact avec d'autres espèces c'est-à-dire la présence de compétiteurs rend certaines parties de la niche écologique inaccessibles.

Les expériences de Gause (Gause 2003) dans les années 1930 sur des levures et des protozoaires vont permettre de clarifier ces notions et de proposer le principe d'exclusion compétitive. Ce principe dit que deux espèces, dont les niches écologiques sont identiques, ne peuvent pas coexister. Ce principe a été développé pour deux espèces, dans des conditions environnementales stables et qui sont en compétition pour les mêmes ressources limitantes (Chave 2009). La Figure 3 permet d'illustrer ce principe par 4 situations possibles..

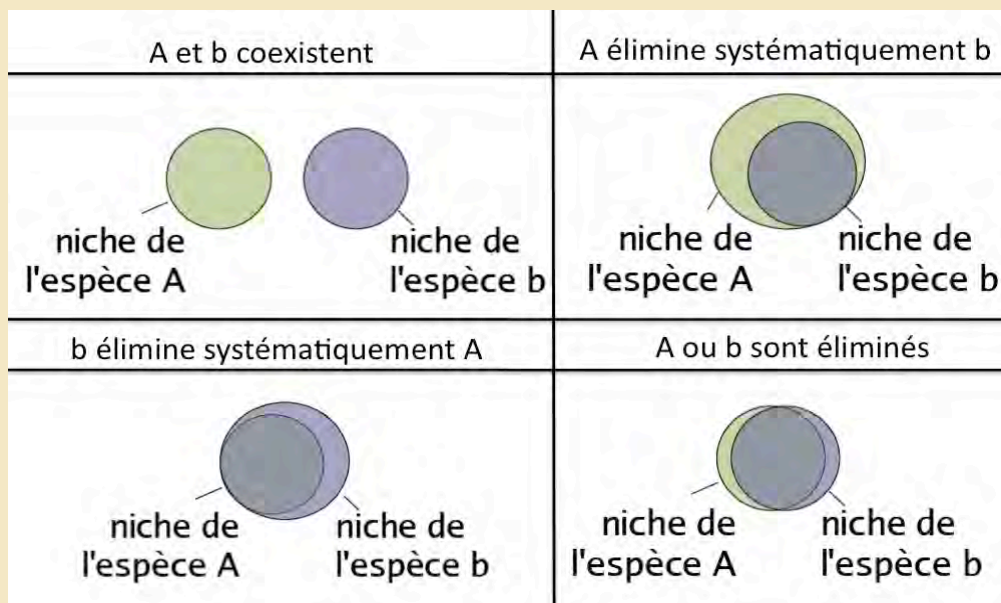


Figure 3 : Quatre situations possibles pour illustrer le principe d'exclusion compétitive. Si les niches de A et b sont différentes alors les deux espèces peuvent coexister. Si la niche d'une des espèces englobe toute la niche de l'autre espèce alors cette dernière est vouée à disparaître et dans le cas où les deux niches ne se superposent pas complètement, une des deux espèces prendra le dessus et éliminera l'autre. Dans ce dernier cas, la compétition interspécifique sera plus intense que la compétition intraspécifique. Enfin, si seulement une faible partie des deux niches est commune alors la compétition intraspécifique sera plus forte que la compétition interspécifique (Gause 2003)

Les théories de Grime et Tilman

Philip Grime (Grime 1977) a développé la théorie CSR pour évaluer l'importance de la compétition. Il a classé les plantes selon leur stratégie de réponse aux stress; les plantes dites « compétitrices (C) », ont une croissance rapide et proviennent d'un milieu très fertile et peu perturbé; les plantes dites « tolérantes au stress (S) » ont une croissance lente et vivent en milieu peu fertile et peu perturbé; les plantes dites « rudérales (R) » ont une croissance rapide et se retrouvent dans un milieu très fertile et très perturbé (Grime 1977; Craine 2005). En réponse aux stress, un rapide changement dans le ratio racine/tige, la surface foliaire et la surface racinaire seront observées chez les plantes compétitrices. Pour les plantes tolérantes aux stress, il y aura un changement morphologique lent et de faible amplitude. Enfin, pour les plantes rudérales, la croissance végétative va être fortement réduite pour investir les ressources dans la production de graines pour la réussite de la régénération après perturbations (Grime 1977, table 3). Il considère que la compétition est plus intense en milieu fertile en raison de la plus forte présence de voisins.

Au même moment, David Tilman développait une théorie de compétition pour les ressources (Tilman 1980; 1982) en se basant sur ses travaux sur les écosystèmes aquatiques (Tilman 1977). La théorie de Tilman se base sur les équations de compétition de Volterra décrites par McArthur (1972) où le taux de croissance des espèces est fonction de la disponibilité en ressource plutôt que de l'abondance des autres espèces (Miller *et al.* 2005). Contrairement à Grime, Tilman ne tient pas compte de la productivité du milieu et la compétition est toujours présente et dépend simplement de la ressource limitante de concentration R . Une ressource est

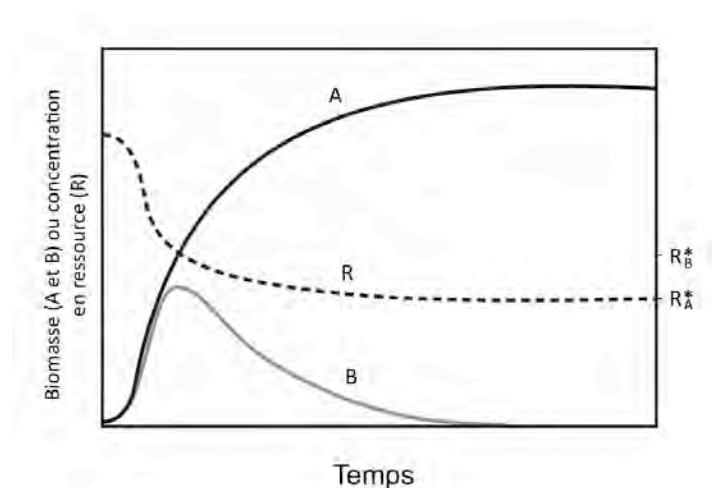


Figure 4 : Compétition pour une ressource limitante notée R où R^* est la concentration en ressource limitante supportée par une espèce (Dybzinski & Tilman 2009)

considérée comme limitante si une augmentation/diminution dans sa disponibilité entraîne une diminution/augmentation des taux de croissance d'une espèce (Tilman 1982). Ainsi la concentration la plus faible tolérable par une espèce en cette ressource limitante est notée R^* . L'espèce ayant un R^* ou qui supporte les valeurs les plus faibles en ressource limitante est considéré comme la meilleure compétitrice

(Figure 4), car elle maintient sa croissance et continu à réduire la disponibilité de cette ressource limitante pour les autres espèces ce qui limite leur croissance (Tilman 1982). La théorie de compétition pour plusieurs ressources limitantes prédit qu'il y aura autant d'espèces qui pourront se maintenir et coexister, qu'il y a de ressources limitantes, car la compétition ne se fait pas sur les mêmes ressources (Fargione & Tilman 2002).

Un débat qui dure

Dans les années 2000, ces deux théories ont tenté d'être réconciliées par Craine (2005) mais cela à plutôt eut comme effet de relancer le débat avec des réponses des auteurs concernés à ces critiques (Craine 2007; Grime 2007; Tilman 2007). D'autres critiques (Miller *et al.* 2005; Pierce *et al.* 2005) et nouvelles perspectives (Brooker *et al.* 2005; Wilson 2007; Brooker & Kikvidze 2008) ont également vu le jour.

La remarque la plus importante concernant ces deux théories est le fait qu'elles ne s'intéressent pas exactement aux mêmes concepts (Grace 1991) : Tilman mesure l'intensité de la compétition entre individus d'une ou plusieurs espèces, Grime évalue plutôt l'importance de la compétition sur les aptitudes de chaque individu, la structure de la communauté et l'évolution des espèces (Welden & Slauson 1986; Brooker *et al.* 2005). L'intensité qualifie le processus de compétition (p. ex., la réduction de croissance d'une espèce A en conséquence de la présence de l'espèce B) alors que l'importance concerne le produit ou le résultat de la compétition (p. ex., l'effet de B sur A exprimé comme la proportion de l'effet de la totalité de l'environnement sur A; Welden & Slauson 1986; Grace 1991). De plus, l'importance de la compétition n'est pas nécessairement corrélée à l'intensité de la compétition (Welden & Slauson 1986) et cela peut varier en fonction des espèces (Brooker *et al.* 2005). Cette distinction est importante, car, du coup, ces deux théories ne permettent pas de répondre aux mêmes questions.

Les critiques de la théorie de Tilman concernent l'utilisation de la concentration moyenne d'un nutriment dans la solution du sol et non celle à la surface des racines (Craine *et al.* 2005), la méthode utilisée pour mesurer la concentration en nutriment dans le sol (c.-à-d., sol sec; Craine 2005). Grams et Andersen (2007) ont suggéré que les stratégies développées en réponse à la compétition souterraine pouvaient refléter la plasticité physiologique et morphologique du système racinaire des arbres.

Les critiques de Craine (2005) sur la théorie de Grime portent sur cinq affirmations concernant la disponibilité des nutriments dans le temps et l'espace, l'importance des

perturbations et de la compétition dans des milieux pauvres, les raisons de l'élimination des individus en manque de lumière et l'importance de la compétition en faible disponibilité en lumière.

Les critiques de Craine (2005) ont été commentées rapidement par les deux auteurs concernés (Grime 2007; Tilman 2007) et Craine (2007). La seule théorie de Grime, celle de Tilman ou l'union des deux est suffisante pour expliquer la compétition pour les ressources du fait des différences et de la complémentarité des suppositions de ces théories (Craine 2005). Elles peuvent cependant être un point de départ solide pour le développement de nouvelles théories et indices (Wilson 2007; Brooker & Kikvidze 2008).

Compétition pour les nutriments et la lumière

D'une manière générale, les nutriments du sol ne sont pas très mobiles et ils peuvent être uniformément répartis spatialement et temporellement, sous forme de patches hétérogènes ou disponibles ponctuellement dans le temps. Sur cette base, Craine (2005) a développé trois scénarios de compétition pour les nutriments et trois scénarios de compétition pour la lumière.

Pour la lumière : Les espèces compétitrices doivent avoir une couverture foliaire dominante (c.-à-d., production et maintien de la couverture foliaire au dessus de ses compétiteurs) pour pouvoir bénéficier d'un maximum de lumière. S'il y a une perturbation (p. ex., ouverture de la canopée), il y a une compétition intergénérationnelle qui prend la forme d'une course vers la canopée pour être toujours au dessus de son compétiteur. Lorsque la ressource est moins disponible (c.-à-d., après fermeture du couvert), il y aura toujours une forte compétition et l'espèce qui sera la plus avantagée sera celle qui tolère la plus faible quantité en ressource limitante (R^*) du milieu (Tilman 1980; 1982). Selon la théorie CSR de Grime, les facteurs limitants la croissance sont le stress et les perturbations. La compétition apparaît comme forte là où il y a peu de perturbations et de stress. Cela permet de caractériser un certain nombre de types d'habitats pour chaque stratégie C, S et R. Les plantes « rudérale » et « compétitrice » seraient favorisées dans la compétition pour la lumière avec une forte élongation des tiges (Grime 1977). Cette course s'arrête ensuite au moment où il commence à être observé une différenciation dans les classes de hauteur où il est observé des disponibilités en lumière plus uniformes dans les différentes strates. Dans cet état, où la disponibilité de la ressource est stable, il y a une compétition intragénérationnelle forte (Craine 2005) et dans ces conditions stables, les espèces « tolérantes au stress » dominent. Grime ajoute que les plantes tolérantes à l'ombre sont de meilleurs compétiteurs pour les nutriments (Grime 1977). Plusieurs

mécanismes, comme une respiration réduite ou une concentration en azote faible, permettent à ces plantes d'avoir une meilleure croissance (Lusk 2002; Craine & Reich 2005). Pour Tilman, la compétition dépend de la disponibilité de la ressource donc plus il y a de ressources (c.-à-d., lumière), plus la compétition sera forte (Tilman 1980; 1982). À long terme, la disponibilité spatiale hétérogène de la lumière est une situation qui n'existe pas et les dynamiques de compétition sont similaires à ce qui a été décrit plus haut.

Pour les nutriments : Dans tous les cas, la capacité d'absorption et de compétition des espèces dépend de la nature du système racinaire. Chaque racine capte les nutriments dans une zone d'influence qui va s'appauvrir et si deux racines se retrouvent dans la même zone d'influence alors elles seront en compétition pour les mêmes nutriments limitants dans la zone. Quand les nutriments sont disponibles uniformément dans le temps et l'espace, il est suggéré que plus la longueur et la densité racinaire sont forte pour un volume de sol donné, plus la fraction de nutriments qui sera absorbée par la plante sera importante (Raynaud & Leadley 2004). Cette fraction représente la majorité de la ressource disponible dans le sol qui, donc, sera indisponible pour les compétiteurs voisins (Craine et al. 2005). Certains traits et caractéristiques morphologiques, comme un diamètre racinaire faible, un fort taux d'allocation des ressources à la croissance racinaire ou encore une longue durée de vie des racines, permettent d'augmenter la densité racinaire et la capacité à être compétitif en milieu homogène en condition de stress ou de perturbations (espèces « tolérantes au stress » selon Grime 1977). Si les nutriments sont disponibles de façon hétérogène en patch dans l'espace, les plantes ayant une forte quantité de racines absorbent plus facilement les ressources. Une ressource peut être considérée comme homogène à faible échelle bien que répartie de manière hétérogène au niveau du paysage (Fargione & Tilman 2002; Dybzinski & Tilman 2009). Grime dit que la compétition pour les nutriments est une course à la production de racines dans des zones où la disponibilité en nutriments est forte (Grime 1977). Si les nutriments sont disponibles ponctuellement dans le temps, alors les plantes qui vont bénéficier le plus de cette disponibilité seront les plantes ayant un dense système racinaire déjà en place. Ceci peut être profitable si le temps séparant deux périodes de disponibilité est court, car dans le cas de périodes plus longues, le maintien d'un tel système aura un coût (efforts) élevé et va désavantager la plante. Ainsi, les espèces pouvant produire rapidement des racines en réponse à la soudaine disponibilité seront largement avantagées et une faible densité racinaire et une faible durée de vie des racines semblent être des traits avantageux.

INTEGRATION PHYSIOLOGIQUE : PARTICULARITES DES ESPECES CLONALES

Les plantes clonales occupent plus de superficie que les espèces non clonales et peuvent explorer plus de surface en quête de nourriture en tamponnant l'effet d'un environnement hétérogène (Hutchings & Wijesinghe 1997; Golubski *et al.* 2008). Les conséquences de l'intégration entre individus en milieu hétérogène ont bien été étudiées durant les 25 dernières années (Pitelka & Ashmun 1985; Hutchings & Wijesinghe 1997; Jónsdóttir & Watson 1997; Hutchings 1999; Oborny & Kun 2001; Magori *et al.* 2003; Herben 2004; Golubski *et al.* 2008; Zhou *et al.* 2012). Nous allons donc voir ce que cela implique pour la plante. Est-ce avantageux ou au contraire cela a-t-il un coût trop élevé pour la plante de maintenir de tels liens ?

Degré d'intégration

La plupart des plantes se trouvant sous un climat saisonnier sont clonales (Klimeš *et al.* 1997; Klimeš 2008). Par conséquent, au moins deux ramets ou plus sont interconnectés d'un point de vue physique et souvent physiologique. Cela permet un échange de ressources (translocation), comme de l'eau ou des nutriments, tamponner les effets d'un environnement hétérogène et partager le travail. Cependant, le degré d'autonomie/d'intégration physiologique entre ramets varie largement entre espèces clonales et environnements (Jónsdóttir & Watson 1997).

Jónsdóttir et Watson (1997) ont définis des catégories de modèles type d'intégration basée sur trois variables : la durée de vie du ramet (R), le temps pour avoir une nouvelle génération de ramets (G) et la durée d'existence des connexions physiologiques entre ramets (C). La première catégorie comprend les séparateurs qui coupent toutes connexions physiques ou physiologiques avec les descendants très rapidement après la production du ramet. Les conditions principales sont d'avoir $C < R \geq G$ et $C \leq G$. La deuxième catégorie comprend les intégrateurs qui maintiennent des liens physiologiques avec des degrés d'intégration différents et respectent les conditions suivantes : $C \leq R > G$ et $C > G$ (Jónsdóttir & Watson 1997). Une forte intégration est attendue dans des environnements qui sont (1) hétérogènes dans le temps et l'espace, (2) hétérogène dans l'espace, mais pas dans le temps, où des formes de croissance de type « guérilla » avec de longues distances internodales (distance entre deux ramets) et une faible densité de ramets sont attendues et (3) homogène dans le temps et l'espace, où des formes de croissance de type « phalange » avec des ramets très regroupés et serrés sont attendus (Pitelka & Ashmun 1985 cité par Klimeš 2008; Thomas & Hay 2008). La stratégie

de croissance en « phalange » se caractérise par le développement de groupes denses de ramets qui sont le résultat de la forte ramification des racines avec une distance internodale très faible. À l'opposé, la stratégie de croissance en « guérilla » se caractérise par le développement de racines exploratrices longues du fait qu'il y ait un faible nombre de ramifications des tiges avec une longue distance internodale (Thomas & Hay 2010).

La capacité des espèces clonales à pousser sur une multitude de microsites aux ressources différentes leur permet de répartir et réduire le risque de mortalité du clone (Jackson *et al.* 1985; Eriksson & Jerling 1990). Cette capacité unique combinée avec d'autres propriétés liées à la croissance végétative permet d'augmenter les performances du ramet mais aussi la croissance nette de l'ensemble de groupe de ramets interconnectés. Parmi ces capacités, le partage du travail, la translocation des ressources entre les différentes parties de la plante, la régulation de la croissance par voie hormonale ou encore les risques de propagation de maladies systémiques dans tout le clone sont à noter (voir les articles d'Alpert & Stuefer 1997; Jónsdóttir & Watson 1997; Klimeš *et al.* 1997; Oborny & Cain 1997 dans le livre édité par de Kroon & van Groenendael 1997).

Division du travail

Le concept de division du travail chez les plantes clonales, dérivé de l'économie, est très bien présenté par Alpert et Stuefer (1997). En économie, le partage du travail est la spécialisation d'unités de production complémentaires dans un système de production global (Taylor 1911; Smith 1937; Lloyd & Dicken 1977). L'avantage principal est que chaque unité va se spécialiser et devenir très efficace pour effectuer une tâche particulière. Les deux éléments principaux entrant en compte pour parvenir à réaliser le partage du travail sont la spécialisation et la coopération (Alpert & Stuefer 1997). Chez les plantes clonales, cette division du travail n'est réalisable que du fait que les ramets composant le clone sont interconnectés. Ainsi, chaque ramet peut agir comme une unité indépendante se spécialisant dans l'extraction d'une ressource abondante se trouvant sur son microsite (nutriments, eau, lumière...). Cette spécialisation permet au clone d'acquérir les ressources dont elle a besoin à un moindre coût comparativement aux espèces non clonales (Stuefer *et al.* 1996; Alpert & Stuefer 1997; Hutchings & Wijesinghe 1997; Herben 2004). Le partage du travail est très efficace dans des environnements très hétérogènes et dont la disponibilité en plusieurs ressources varie dans les différents microsites. La spécialisation d'un ramet pour l'absorption d'une ressource va diminuer sa capacité à absorber d'autres ressources et en cas de séparation, il peut y avoir des effets négatifs pour la survie de ce dernier. Ceci amène donc une obligation

de coopération au sein de la plante intégratrice. Dans ce cas, la coopération correspond à l'échange de ressources, de substances ou d'informations entre unités du système (Alpert & Stuefer 1997).

Translocation

L'échange de ressources entre ramets apparaît comme une résultante de la division du travail et est donc un coût pour les plantes intégratrices. Ce coût peut être très élevé dans le cas de plantes ayant des ramets très éloignés les uns des autres (Alpert & Stuefer 1997). Cependant, chez les espèces intégratrices, la probabilité de survie des nouveaux ramets sur des microsites pauvres en ressource est plus forte. En effet, un transfert des ressources limitantes va se faire depuis le reste du clone vers ces nouveaux ramets dont la croissance serait limitée par cette ressource, comme l'eau (Lau & Young 1988) ou les glucides (Tissue & Nobel 1988). Le déplacement des nutriments peut se faire dans deux directions (acropetal : de la base vers l'apex ou basipetal : de l'apex vers la base) selon que ce sont de nouveaux ramets ou des anciens qui se trouvent en condition de stress pour une ressource (Hutchings 1999). Cette capacité propre aux espèces modulaires va avoir des implications fortes dans les processus de colonisation, de dispersion et de compétition. Cependant, les échanges entre les différentes unités du clone peuvent amener des risques supplémentaires ; Les résultats de Koubek et Herben (2008) suggèrent que l'intégration physiologique entre individus peut aussi être un vecteur de la transmission de maladie. Le risque de propagation de maladies systémiques chez les plantes intégratrices ne joue pas un rôle important dans les processus de sélection contre l'intégration entre individus en raison des avantages forts que cette stratégie amène pour le genet (Koubek & Herben 2008) même si certains ramets sont désavantagés par ces connections. Cependant, il y a peu de publications traitant ou incluant les risques de propagation de pathogènes dans le réseau de ramets interconnectés par greffes racinaires dans une unité physiologique (p. ex., Epstein 1978; Menges & Loucks 1984; Bruhn *et al.* 1991; Koubek & Herben 2008).

L'intégration physiologique est sans doute une des caractéristiques les plus importantes des espèces clonales et qui permet de les différencier des espèces non clonales. Pour que l'intégration soit un avantage fort pour le genet, il doit y avoir un partage des éléments par translocation, mais aussi, une spécialisation de certaines unités pour l'acquisition des ressources les plus facilement accessibles ce qui passe par une adaptation morphologique de certains traits architecturaux du système racine, c'est la plasticité.

PLASTICITE ET REPONSE MORPHOLOGIQUE

Dans un environnement hétérogène, les plantes peuvent exprimer une plasticité phénotypique qui se définit comme la capacité d'un génotype d'avoir une réponse phénotypique physiologique et morphologique différente en réponse à des conditions environnementales différentes (Callaway *et al.* 2003). Ces changements morphologiques se décrivent à travers des paramètres comme la distance entre ramets, le taux de ramification, l'angle entre les ramifications qui influencent la structure spatiale (de Kroon & Hutchings 1995).

Structure spatiale

Les mécanismes impliqués dans la croissance végétative et qui sont à l'origine de l'arrangement spatial des nouveaux ramets sont un processus très intéressant. La structure spatiale des plantes clonales dépend de traits architecturaux comme la distance internodale, de l'angle de ramification, de l'angle entre deux internodes (racine) consécutifs, de la dominance apicale ou du taux de ramifications (Herben & Suzuki 2001). Les patrons de structure observés peuvent être la conséquence de compétition au centre ou en bordure du clone donnant naissance à des structures variées ; les conditions de compétition varient en fonction du taux d'expansion latérale, de l'angle de ramification et de la taille du clone (voir Wikberg & Svensson 2006; Sheffer *et al.* 2007; Wong *et al.* 2011; Meron 2012). Le degré d'intégration peut largement influencer la forme et la structure spatiale de croissance (Herben 2004). Par exemple, un intégrateur aura une forme de croissance plutôt arrondie alors que le séparateur aura une forme plus irrégulière et moins bien définie (Oborny *et al.* 2000; Oborny *et al.* 2001; Crowley *et al.* 2005). Ainsi, il a été montré que des modifications des certains traits architecturaux des plantes clonales entraîne un changement de la structure spatiale d'un clone et des rapports de compétition. Plus précisément, une augmentation de l'angle entre deux internodes, le taux de ramification et la distance internodale conduisent à une augmentation de la capacité de compétition (Herben & Suzuki 2001).

Plasticité

Les plantes clonales peuvent avoir la capacité de répondre rapidement et de façon réversible à des variations environnementales comme la distribution hétérogène des ressources ou des facteurs biotiques comme la compétition, la présence d'herbivores ou les mycorhizes (Schiffers *et al.* 2011; Croft *et al.* 2012). La réponse de plasticité morphologique et physiologique est considérée comme une adaptation aux stimuli de l'environnement (Hodge

2006; Mommer *et al.* 2011). Les plantes clonales peuvent donc adapter la réponse de certains paramètres architecturaux comme la distance entre ramets, la direction de croissance et l'intensité de la dispersion ou de la ramification en fonction du signal environnemental (Hutchings & de Kroon 1994; de Kroon & Hutchings 1995; Oborny & Cain 1997; Oborny & Englert 2012). Quand cette réponse plastique améliore la capacité de la plante à extraire les ressources, ce comportement est appelé « foraging ». La plasticité a été l'objet de nombreuses études théoriques (p. ex., Oborny 1994; Oborny & Cain 1997; O'Brien *et al.* 2007; Oborny & Englert 2012) ou expérimentales (p. ex., de Kroon *et al.* 1994; Hutchings & de Kroon 1994; D'Hertefeldt *et al.* 2011; Mommer *et al.* 2011; Mommer *et al.* 2012). Il n'est plus à prouver que les plantes ont des réponses plastiques à des environnements hétérogènes pour l'allocation de leurs ressources et le placement des racines (Semchenko *et al.* 2007; Novoplansky 2009).

D'Hertefeldt *et al.* (2011) ont montré que le *Carex arenaria* répond à la présence hétérogène des nutriments à travers une réponse morphologique plastique. En plus de cela, ils montrent que l'intégration physiologique améliore la production de biomasse totale sans avoir de forts coûts en contrepartie. La plasticité morphologique de la production racinaire chez les plantes clonales appuie la théorie de division du travail qui se base sur la spécialisation de certaines unités, dans notre cas certains ramets. C'est donc la plasticité morphologique qui permet de spécialiser les modules chez une plante physiologiquement intégrée et la translocation des ressources permet à tous d'en profiter. La réponse en terme de production racinaire à la répartition des nutriments dépend des capacités de compétition des espèces voisines. Plus précisément, la capacité à acquérir des ressources n'est presque pas affectée pour une espèce forte compétitrice, comme *Rumex palustris*, alors qu'elle peut être inhibé chez une espèce compétitrice inférieure, comme *Agrostis stolonifera* (Mommer *et al.* 2012). Certaines plantes sont capables d'anticiper et plutôt chercher la confrontation comme *Fragaria vesca*, *Onobrychis squarrosa*, *Trifolium resupinatum* ou *Avena sterilis* ou l'évitement pour *Portulaca oleracea*, *Heliotropium supinum*, *Malvella sherardiana* ou *Glechoma hederacea* (Herben & Novoplansky 2010; Semchenko *et al.* 2010; Schiffers *et al.* 2011). Les résultats d'Herben et Novoplansky (2010) suggèrent que certains individus pourraient plastiquement changer de comportement (confronter ou éviter) en réponse à des variations spatiales et temporelles de la structure de la communauté (plantes voisines). Une espèce qui évite la compétition comme n'est pas nécessairement moins compétitive que celle qui cherche la confrontation, *Fragaria vesca* (Semchenko *et al.* 2010).

DIVERSITE GENETIQUE ET GENOTYPIQUE : UNE ATTENTION RECENTE

Alors que la majeure partie des recherches sur la biodiversité se concentre en général sur la diversité spécifique, des travaux récents ont montré que la diversité génotypique à l'intérieur d'une espèce peut aussi avoir de fortes conséquences et implications écologiques (Wimp *et al.* 2004; Hughes *et al.* 2008; Parker *et al.* 2010). Les théories de génétique des populations suggèrent que les variations intraspécifiques pourraient améliorer les performances d'une espèce (Hartl & Clark 1997 cité par Wang *et al.* 2012b) du fait que de fortes variations génétiques augmentent les probabilités d'avoir des génotypes adaptés aux conditions locales et que ce matériel génétique peut être recombinaison pour générer rapidement de nouveaux génotypes (Lavergne & Molofsky 2007; Prentis *et al.* 2008). Des études récentes ont montré que la diversité génotypique des plantes peut augmenter la production de biomasse (Hughes & Stachowicz 2004; Crutsinger *et al.* 2006; Cook-Patton *et al.* 2011), améliorer la tolérance et la résilience aux perturbations (Hughes & Stachowicz 2004; Reusch *et al.* 2005; Parker *et al.* 2010; Hughes & Stachowicz 2011), résister à l'invasion d'autres plantes (Crutsinger *et al.* 2008b) ou améliorer la capacité d'invasion d'une espèce (Wang *et al.* 2012b), améliorer l'acquisition des nutriments (Hughes & Stachowicz 2004) et supporter plus de diversité spécifique associée dans les niveaux trophiques supérieurs (Wimp *et al.* 2004; Johnson *et al.* 2006; Crutsinger *et al.* 2008a; Fridley & Grime 2010). Près de la moitié des études citées concerne les plantes d'écosystèmes aquatiques. Malgré ces récentes études, il a encore peu de travaux dans la littérature traitant des effets de la diversité sur les mécanismes écologiques tels que la compétition, l'acquisition des nutriments ou encore de la plasticité des plantes clonales terrestres. C'est pourquoi il est important de prendre en compte les travaux déjà effectués dans tous types d'écosystèmes. La majorité des études associant la diversité et les espèces clonales, traitent plutôt des effets de la reproduction végétative ou encore des conditions environnementales et de la compétition sur la structure clonale (diversité génotypique) et la diversité génétique observée dans les populations (p. ex., Jelinski & Cheliak 1992; Jeník 1994; Widén *et al.* 1994; Namroud *et al.* 2005; Suvanto & Latva-Karjanmaa 2005; Smouse *et al.* 2008; Matesanz *et al.* 2011) et non l'inverse.

La diversité intraspécifique peut jouer au même titre que la diversité spécifique un rôle important dans les rapports de compétition et la capacité d'invasion d'une espèce. Par exemple, s'il y a des variations de capacité de compétition entre les différents génotypes au sein d'une même espèce (Fridley *et al.* 2007), alors le succès de colonisation d'une espèce

invasive peut dépendre à la fois de l'identité de l'espèce et du génotype de l'espèce native (Vellend 2006). Ainsi le niveau de diversité génotypique peut déterminer la diversité spécifique, la coexistence entre espèces et la vulnérabilité à l'invasion (Vellend 2006).

Crutsinger *et al.* (2008b) montrent que chez l'espèce native *Solidago altissima*, la biomasse de l'espèce invasive est négativement corrélée à la diversité génotypique de *S. altissima*. La diversité génotypique peut donc agir comme une barrière à la colonisation d'un territoire par une espèce invasive. La perte de diversité intraspécifique chez une plante dominante native peut augmenter les risques d'invasions dans sa niche écologique (Crutsinger *et al.* 2008b) et a des conséquences fortes sur les communautés (Vellend 2006). À l'opposé, les travaux récents de Wang *et al.* (2012b), sur l'espèce invasive *Spartina alterniflora* en Chine, montrent qu'après deux saisons de croissance, il existe une relation positive entre la diversité génotypique et la distance maximum de dispersion, la taille des patchs (recouvrement de l'espèce dans 8 directions), le nombre de tiges par patch (densité) et la biomasse racinaire. Ces variables sont des indicateurs très intéressants pour mesurer la capacité de compétition et d'invasion d'une espèce ou d'un génotype (Lavergne & Molofsky 2007; Vellend *et al.* 2010). Il est donc logique de penser qu'une augmentation de la diversité génotypique accroît les performances en terme de compétition et d'invasion. Dans l'étude de Wang *et al.* (2012b), une forte réduction de l'abondance de l'espèce native *Scirpus mariqueter* dominante au début d'expérience a été notée confirmant que la diversité génotypique joue un rôle important dans la compétition et dans la réussite de l'invasion.

Pour les espèces clonales, il a été vu que le maintien de l'intégration entre individus apporte des avantages et engendre des coûts pour la plante. Ces coûts sont plus importants dans un environnement homogène en raison du maintien d'un grand nombre de connexions (Alpert 1999). Ainsi la conservation d'un grand nombre de connexions entre ramets peut apparaître comme une adaptation en fonction du degré d'hétérogénéité du milieu. Alpert *et al.* (2003) ont montrés que, dans un environnement hétérogène, les génotypes avec un fort degré d'intégration et de partage des ressources accumulent plus de biomasses que ceux ne partageant que peu leurs ressources. En revanche, dans un milieu homogène, les performances des différents génotypes étaient similaires sans effets notables du degré de partage des ressources (Alpert *et al.* 2003). Il est donc possible qu'avoir une forte diversité génotypique dans une population donnée améliore les performances et la compétitivité de la population dans un milieu hétérogène.

LES ESPECES CLONALES : PLUS COMPETITIVES EN MILIEU HETEROGENE ?

La définition de la compétition de Grime (1977) semble très juste. La compétition est la « tendance qu'ont les plantes voisines à utiliser la même quantité de lumière, d'ions de nutriments minéraux, de molécules d'eau ou d'espace et de volume disponible ». Les voisins peuvent donc être une espèce différente, la même espèce ou même le même individu dans le cas d'espèces clonales. Les résultats de la compétition peuvent être très différents en fonction de nombre d'espèces présentes, de leur nature, et aussi des facteurs abiotiques caractérisant le milieu dans lequel la communauté végétale est installée. La compétition interspécifique peut se faire entre espèces non clonales, entre espèces clonales et entre un mélange d'espèces clonales et non clonales. Seulement les cas où des espèces clonales sont présentes seront traités. Pour la compétition intraspécifique, il est important de faire une distinction un niveau de l'échelle, c'est-à-dire considérer qu'il y a des interactions entre des génotypes ou clones différents et d'autres entre ramets d'un même genêt (Kleunen *et al.* 2001).

Compétition interspécifique

Les plantes clonales possèdent de nombreux avantages par rapport aux plantes non clonales, comme la longévité (p. ex., clone pando; Grant *et al.* 1992; DeWoody *et al.* 2008), la mobilité spatiale et la possibilité d'utiliser les deux grands modes de reproduction (sexuée et asexuée). Les plantes clonales ont développé des stratégies adaptatives (Figure 5) pour répondre à la compétition interspécifique (Ge & Xing 2012). L'intensité et la magnitude de la compétition intraspécifique et interspécifique change dans le temps (Mangla *et al.* 2011). Il est noté que les aspects les plus importants pour les rapports de compétitions sont les implications d'avoir une structure modulaire, le degré d'intégration physiologique, la diversité génotypique et la réponse plastique.

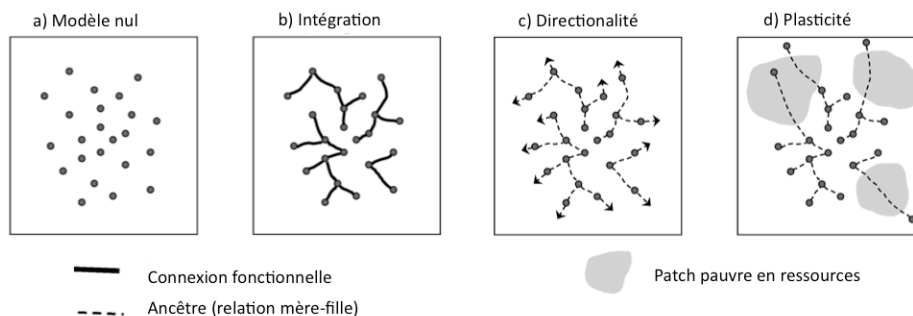


Figure 5 : Trois grandes caractéristiques des modèles de croissance clonale (b)-(d) par rapport aux modèles spatiaux de la dynamique des populations de plantes non clonales (a) (traduit de Oborny *et al.* 2012)

Entre espèces clonales

Le degré d'intégration, et donc d'interactions, entre les ramets d'un même genet diffère entre espèces (Oborny & Kun 2001). Dans un contexte où les ressources sont disponibles de façon homogène, la même quantité de ressources serait disponible pour tous les ramets indépendamment de sa stratégie utilisée par l'espèce (Kun & Oborny 2003). En revanche, en milieu hétérogène, la stratégie de reproduction (intégration vs séparation) joue un rôle crucial

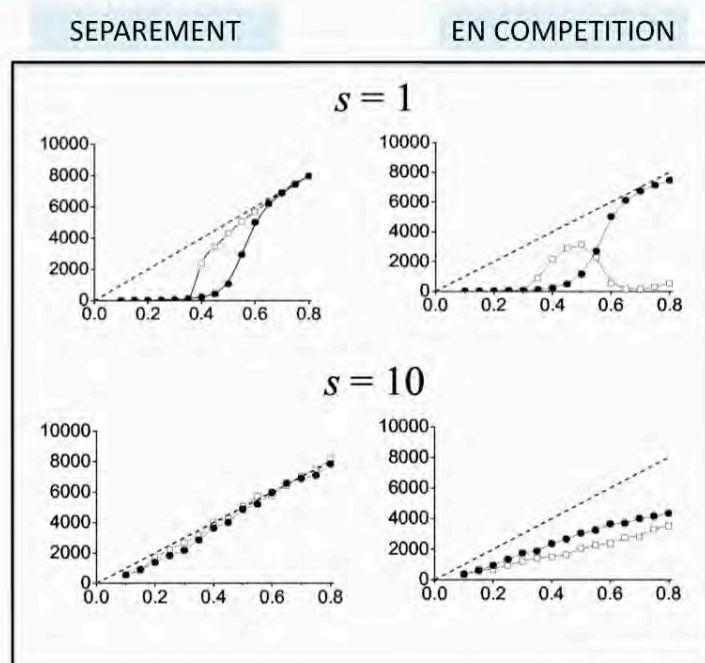


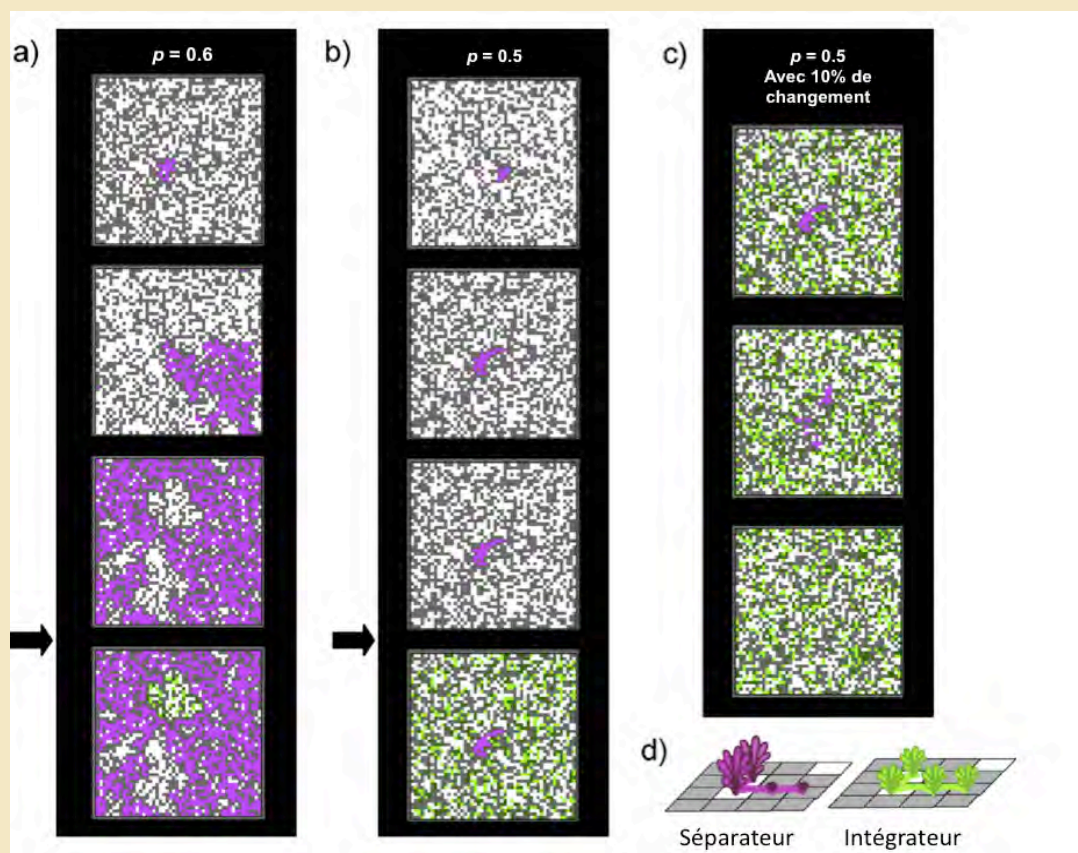
Figure 6 : Taille moyenne des populations (ordonnée) à différentes valeurs de p : pourcentage de bons sites (abscisse). Les points noirs représentent une espèce séparatrice et les carrés blancs représentent une espèce intégratrice. Les points noirs et blancs ne peuvent pas représenter la même chose. La ligne en pointillés représente la capacité limite (« carrying capacity ») du milieu. Les résultats des deux espèces sont présentés lorsque la croissance se fait seule (gauche) et en compétition (droite) dans le milieu. L'indice de la taille des patches est soit de $s = 1$ ou $s = 10$ et il n'y a pas de changements temporels entre les patches (extrait et traduit de Kun & Oborny 2003).

dans les dynamiques de compétitions. Ces dynamiques ont été étudiées par l'intermédiaire de la modélisation depuis le début des années 2000 (Oborny & Kun 2001; Kun & Oborny 2003; Magori *et al.* 2003; Oborny *et al.* 2007; Oborny *et al.* 2012). La Figure 6 montre clairement que la taille moyenne des populations d'une espèce intégratrice et d'une espèce séparatrice dépend du nombre de bons sites. Comme présenté dans la boîte 3, ces résultats s'expliquent par la théorie de la percolation. Plus il y a de bons

sites, plus les cellules sont connectées et forment des corridors permettant aux espèces séparatrices de se propager. D'une manière générale, les intégrateurs sont plus performants en conditions plus pauvres avec une plus faible disponibilité de bons sites lorsque la taille des patches est faible (Fig 6, $s = 1$). Dans le cas où les patches sont de grande taille (Fig 6, $s = 10$), on observe un rapport de compétition similaire à ceux observés dans un milieu homogène (Kun & Oborny 2003). Ainsi la structure de l'hétérogénéité du milieu et la stratégie d'intégration utilisée modifient fortement les rapports de compétition entre espèces clonales favorisant tour à tour les espèces intégratrices et les espèces séparatrices.

Boîte 3 : Théorie de la percolation et compétition dans un environnement hétérogène.

La théorie de la percolation vient du domaine de la physique (Broadbent & Hammersley 1957). Elle a été utilisée dans de nombreux autres domaines de sciences naturelles comme l'écologie (revu par Oborny *et al.* 2007). Cette théorie est appliquée à l'étude de la structure des populations à l'échelle du paysage en tenant compte de la capacité d'individus et de population à migrer dans des corridors écologiques créés par les patches du paysage. Ce dernier étant en quelque sorte comparé à un milieu poreux dans lequel chaque espèce circule plus ou moins facilement (Gustafson & Parker 1992; Andrén 1994; With *et al.* 1997). La percolation amène une réponse sur les effets des différentes stratégies utilisées par les plantes sur les rapports de compétition interspécifiques. Dans un paysage naturel fragmenté entre de bons et de mauvais sites où des espèces se développent, la compétition entre clones dépend de la proportion de bons sites (p) dans le milieu (Figure 7). Quand p est élevé, les séparateurs peuvent facilement se déplacer entre bons sites et occuper une grande proportion des patches disponibles et les intégrateurs ne peuvent subsister. Quand p est intermédiaire, l'intégrateur peut persister utilisant les zones isolées (Fig 7.a) ou même surpasser le séparateur (Fig 7.b) et donc la coexistence est possible. Si p diminue encore, les liens entre les bons sites sont réduits et les séparateurs ne peuvent pas être compétitifs et disparaissent au profit des intégrateurs. Finalement si p diminue encore, aucune des deux stratégies n'est viable (Oborny *et al.* 2012). Les variations spatiales, mais aussi temporelles du milieu ont des conséquences fortes sur les rapports de compétition. Ainsi lorsque 10% des cellules est changé, les espèces intégratrices sont mieux préparées pour persister (Fig 7.c) ce qui leur donne un avantage compétitif fort (Kun & Oborny 2003; Magori *et al.* 2003).



Entre espèces clonales et non clonales

Les études sur les plantes clonales montrent qu'il y a des effets positifs de l'hétérogénéité du milieu sur la croissance totale qui peut dépendre de la taille des patchs (Wijesinghe & Hutchings 1997; Wijesinghe & Hutchings 1999; Hutchings & Wijesinghe 2008) alors que pour les plantes non clonales, les effets sont différents entre les espèces (Fransen *et al.* 2001; Bliss *et al.* 2002; Day *et al.* 2003).

Pour les espèces non clonales, la compétition interspécifique pour les nutriments peut être plus forte en milieu hétérogène par l'intermédiaire du placement préférentiel (plasticité) du système racinaire dans les patchs riches en nutriments (Fransen *et al.* 2001; Day *et al.* 2003). Lors de test de compétition entre deux espèces de prairie, Fransen *et al.* (2001) ont trouvé que l'espèce ayant une faible réponse plastique, dans l'allocation du système racinaire pour l'acquisition des ressources, est dominante en milieu homogène et non dominante en milieu hétérogène. Dans une autre étude, Bliss *et al.* (2002) suggérèrent que les effets de l'hétérogénéité sur la compétition semblent favoriser les espèces avec une forte précision pour placer les racines (« foraging precision »). Cependant, il n'y a pas toujours d'effets notés de la plasticité sur la compétition. Rajaniemi (2007) ne trouve pas d'effets de la plasticité (choix du patch), mais plutôt de la rapidité que la plante a à remplir le volume du sol. La réponse plastique peut affecter toutes les plantes, qu'elle soit clonales (Herben & Novoplansky 2010; D'Hertefeldt *et al.* 2011; Mommer *et al.* 2011; Mommer *et al.* 2012) ou non clonales (Fransen *et al.* 2001; Bliss *et al.* 2002; Day *et al.* 2003; Rajaniemi 2007) sans distinction. Cela peut avoir des effets non négligeables sur les rapports de compétition entre espèces qui seraient potentiellement plus importants que les différences notables au niveau du type de reproduction, et de la diversité induite ainsi qu'au niveau de la stratégie d'intégration et des implications écologiques que cela implique.

Il a été vu que les plantes clonales ont développé certaines caractéristiques comme l'intégration physiologique. Ainsi, l'intégration physiologique confère aux plantes clonales un avantage fort lorsque le gain lié à la spécialisation sera supérieur au coût lié à la coopération pour le partage des ressources (Alpert & Stuefer 1997; Hutchings & Wijesinghe 1997). La croissance combinée des ramets composant une unité physiologique peut-être plus forte en milieu hétérogène qu'en milieu homogène (Hutchings 1999; Hutchings & Wijesinghe 2008). Cette idée est supportée par les études expérimentales effectuées sur *Potentilla reptans*, *Potentilla anserina* (Stuefer *et al.* 1994) et *Trifolium repens* (Stuefer *et al.* 1996). Par exemple chez les espèces de *Potentilla*, où un ramet reçoit très peu de lumière et beaucoup d'eau et

l'autre l'inverse, Stuefer *et al.* (1994) suggèrent que la division du travail suivie par la translocation des ressources dans l'ensemble des ramets est à l'origine des meilleures performances observées en milieu hétérogène. Plus précisément, les performances sont particulièrement affectées par la spécialisation morphologique de différentes parties du clone en réponse à la répartition hétérogène d'une ressource (Hutchings & Wijesinghe 2008).

L'intégration physiologique permet aux plantes clonales de ne pas être limitée par une ressource se trouvant en faible quantité sur un microsite. En milieu hétérogène, il est observé que les espèces clonales ayant un fort degré d'intégration ont tendance à se spécialiser et intensifier l'allocation de biomasse dans un patch très riche en un élément (non limitant dans ce patch, mais limitant dans un autre avec d'autres ramets présents) pour réduire le coût d'acquisition et améliorer les performances de l'ensemble du genet (Alpert & Stuefer 1997; Hutchings & Wijesinghe 1997; Magori *et al.* 2003). Pour les plantes non clonales ou clonales non intégratrices, l'allocation des ressources de la plante se concentre pour l'acquisition de la ressource limitante à la survie, ce qui a un surcoût pour la plante et est un désavantage compétitif fort en milieu hétérogène si le microsite sur lequel l'individu se trouve est un patch pauvre en ressource (Hutchings & Wijesinghe 1997).

Dans le cas de compétition entre une espèce clonale et non clonale intégratrice, en milieu hétérogène, les rapports de force entre les deux types d'espèce se rapprochent fortement de ce qui peut être observé dans le cadre de compétition entre deux espèces clonales, l'une, intégratrice, l'autre, séparatrice (Oborny & Kun 2001; Kun & Oborny 2003; Oborny *et al.* 2012). Cependant, dans ce cas, le type de reproduction dominant n'est pas le même et il y a des conséquences prévisibles d'un point de vue génétique en particulier au niveau de la diversité génotypique de la population. Si l'une ou l'autre des espèces est colonisatrice ou plutôt envahie, la diversité génotypique joue un rôle différent (Crutsinger *et al.* 2008b; Wang *et al.* 2012b). La diversité génotypique peut permettre, à une population non clonale comme *Spartina alterniflora*, d'améliorer sa capacité d'invasion et réduire fortement l'abondance de l'espèce native à reproduction végétative *Scirpus mariqueter* (Wang *et al.* 2012b). D'un autre côté, la baisse de la diversité génotypique de l'espèce clonale *Solidago altissima* a tendance à augmenter la susceptibilité de cette espèce de se faire envahir (Crutsinger *et al.* 2008b). La diversité intraspécifique semble avoir un rôle important dans les rapports de compétition et les dynamiques de colonisation cependant il y a encore très peu d'études effectuées sur cette question. Il est donc difficile de conclure d'une façon sûre sur les effets de la diversité génotypique même s'il semble qu'une érosion de cette diversité défavorise les espèces en

place et les rendent plus vulnérables. Il est impossible de dire s'il y a des différences dans les conséquences de diversité génotypique différente en milieu hétérogène et homogène. Il peut être supposé qu'une forte diversité génotypique pourrait être un avantage plus important en milieu hétérogène qu'homogène en raison de la possibilité plus forte d'avoir un génotype bien adapté aux conditions du milieu et donc très compétitif. La diversité génotypique peut permettre de tamponner la capacité de compétition d'une population à forte diversité intraspécifique.

Compétition intraspécifique

Lorsque des plantes ayant une capacité d'intégration physiologique ou de plasticité morphologique différentes, se développent sur le même milieu hétérogène, les effets bénéfiques de l'intégration sur la croissance diffèrent entre plantes (Alpert 1999; Alpert *et al.* 2003). Par conséquent, l'hétérogénéité du milieu va faire changer l'intensité de la compétition intraspécifique. Du fait que les plantes clonales peuvent se reproduire sexuellement et végétativement, la compétition intraspécifique peut représenter à la fois la compétition entre genets et la compétition entre ramets d'un même genet (Kleunen *et al.* 2001).

Entre genets

Les résultats de Zhou *et al.* (2012) montrent que l'hétérogénéité spatiale dans la disponibilité des nutriments à petite échelle pour l'espèce clonale *Alternanthera philoxeroides*, n'augmente pas la compétition lorsque les plantes sont génétiquement identiques. Ils suggèrent que les effets de l'hétérogénéité sur la compétition dépendent de la réponse plastique de chaque individu. L'intensité de la compétition intraspécifique peut aussi être affectée par une disponibilité hétérogène dans le temps de la ressource en eau (Hagiwara *et al.* 2010). Wang *et al.* (2012a) montrent que la disponibilité hétérogène de la lumière réduit considérablement la croissance (biomasse, nombre de ramets et longueur totale des stolons) pour l'espèce clonale *Duchesnea indica*. De la même façon, l'hétérogénéité de la disponibilité de la lumière peut altérer les interactions intraspécifiques. Ces observations peuvent s'expliquer par les fortes différences entre génotypes de *D. indica*. Ces différences génotypiques induisent des différences de capacité d'intégration et de capacité d'adaptation modifiant la réponse plastique des différents génotypes faisant varier l'intensité de compétition entre génotypes (Fridley *et al.* 2007; Wang *et al.* 2012a).

Entre ramets d'un même genet

Il n'y a pas d'étude traitant directement de compétition entre ramets d'un même genet. La compétition pour les ressources entre ramets d'un même genet peut être vue comme la compétition entre des arbres individuels d'une espèce non clonale. Les deux ramets seront en compétition pour les mêmes ressources si deux racines de ramets différents partagent les mêmes zones d'influence. Cela ne devrait être que peu préjudiciable si les ramets interconnectés appartiennent au même genet, car les ressources sont partagées pour profiter à tout le clone. Si les deux ramets en compétition appartiennent à des clones (espèces) différents alors on se trouve dans le cadre de compétition intraspécifique (interspécifique).

Cas d'étude : le peuplier faux-tremble

Le peuplier faux-tremble est l'essence forestière ayant la plus grande aire de répartition en Amérique du Nord (Little 1971). Cette espèce clonale, utilise les deux types de reproduction sexuée et asexuée. Il se régénère rapidement après perturbations (feux de forêt, coupes totales, trouées, chablis, défoliations) grâce à son mode de reproduction végétatif, par drageonnement racinaire, et domine les premières étapes de la succession en forêt boréale mixte (Bergeron 2000; Cumming *et al.* 2000; MacKenzie 2010). Les racines latérales peuvent atteindre 25 m, mais les drageons apparaissent souvent à moins de 10 m du tronc (Cauboue 2007).

Le niveau d'intégration physiologique entre ramets de peupliers faux-tremble est très fort gardant les ramets interconnectés entre eux dans des peuplements (DesRochers & Lieffers 2001). En plus de cela, il est fréquent d'observer des greffes entre racines de différents clones (Jelinkova *et al.* 2009) ce qui a pour conséquence d'augmenter encore plus le degré d'intégration entre individus dans les populations. Ainsi, un clone au sens physiologique peut, dans le cas du tremble, inclure un grand nombre de ramets en plus de ceux composant un même genet (clone génétique). De plus, Jelinkova *et al.* (2009) ont montré que le système racinaire de tiges mortes (perte de la partie aérienne) peut rester vivant grâce aux connexions intraclonale et interclonale.

Le tremble, qui a une croissance rapide, est très adapté pour la compétition avec d'autres espèces, rapidement après perturbations, c'est l'espèce compétitrice type selon Grime (1977) dans sa théorie CSR. C'est pourquoi le tremble est une espèce pionnière qui domine très largement les premières étapes de la succession en forêt boréale mixte (Bergeron 2000). En plus d'être un fort compétiteur, le tremble (c.-à-d., certains clones) peut persister dans le

paysage sans disparaître pendant de longues périodes (Kemperman & Barnes 1976) grâce à son système racinaire persistant après la mort des parties aériennes.

Malgré une domination de la reproduction par voie végétative qui devrait réduire la diversité clonale observée, le tremble semble maintenir une forte diversité génotypique (Namroud *et al.* 2005; Namroud *et al.* 2006). DeWoody *et al.* (2008) ont montré que même si un clone s'étend sur de grandes surfaces pour un grand nombre de tiges, la diversité génotypique reste assez élevée. La diversité clonale ou diversité génotypique est le ratio G / N (proportion de génotype différents dans la population étudiée) où G est le nombre de genets (ensemble des individus ayant le même génotype aussi appelé clone) et N est le nombre total d'individus analysés (Pleasant & Wendel 1989). Les simulations effectuées par Namroud *et al.* (2006) ont montré que la mortalité des ramets d'un même genet plutôt que la mortalité de genets joue un rôle plus important dans l'augmentation de la diversité génotypique avec le temps écoulé depuis le dernier feu.

D'un point de vue compétitif, il semblerait donc que les interactions soient plus fortes en ramets d'un même genet plutôt qu'entre genets. Cela permet de conserver une diversité similaire ou en légère augmentation dans le temps malgré une baisse de densité dans le peuplement. D'un point de vue génétique, il ne semble pas y avoir de pertes de diversité, qui serait attendue lorsque la reproduction asexuée domine. Cela peut, peut être, s'expliquer par un éclaircissement naturel se faisant là où les connections physiologiques sont les plus faibles (Peltzer 2002) ce qui amène à une éclaircie dominante entre ramets d'un même genet plutôt qu'entre genets ce qui expliquerait la conservation d'une forte diversité génotypique dans le temps. Une forte diversité génotype peut permettre à une espèce en place de résister à l'invasion par une autre espèce (Crutsinger *et al.* 2008b) ou bien améliorer les performances de colonisation (Wang *et al.* 2012b). La capacité de maintenir une forte diversité génotypique peut expliquer que le tremble se maintienne bien dans le paysage et perde peu de territoire au niveau du paysage.

D'une manière générale, il semble que les peuplements de tremble aient tendance à gagner du terrain sur les peuplements conifériens en conséquence des fortes coupes forestières effectuées depuis la période pré-industrielle au Québec. Entre 1930 et 2002, 37 % du paysage est passé d'un couvert coniférien à un couvert mélangé et 19 % est devenu feuillu (Boucher *et al.* 2006). Ce gain de territoire par les feuillus et par le tremble peut venir de sa capacité de compétition pour les ressources, spécialement pour la lumière, grâce à une forte croissance soutenable par la présence d'un système racinaire pouvant supporter un grand nombre de

ramets après perturbation et étouffer les espèces concurrentes. Cependant, dans les forêts subalpines, Calder *et al.* (2011) ont suggéré la dominance en conifères altère la disponibilité en lumière et les caractéristiques chimiques du sol mettant beaucoup de pression sur les peupliers et résultants en un amélioration du recrutement des conifères et un réduction des surfaces en peuplier.

Il a été vu qu'en milieu hétérogène, les espèces intégratrices sont très performantes quand le milieu est assez fragmenté avec une proportion, de sites riche de petite taille, de l'ordre de 30 à 50 % (Kun & Oborny 2003). Plus il y a de sites riches (> 60%), plus les espèces à faible intégration sont, d'un point de vue compétitif, supérieures. Cependant ces modèles ont été développés en se basant sur des espèces non ligneuse et herbacées.

Pour essayer de comprendre comment peut se comporter le tremble en milieu hétérogène, il semble important de reconsidérer certains paramètres que l'on trouve dans ces modèles et en particulier la taille des microsites ou bien le pourcentage de sites riche car le tremble n'est pas une espèce se comportant comme un herbacée. Si le milieu à des variation à très petite échelle, de l'ordre du centimètre, cela sera important pour une plante herbacées mais bien moins important pour un espèce forestière comme le tremble qui a des racines latérales pouvant atteindre 25 m (Cauboue 2007). La nature et le type d'hétérogénéité auront des conséquences différentes pour plusieurs espèces clonales en raison de l'échelle à laquelle elles se développent. Ainsi pour le tremble il semble que des variations du milieu au niveau du paysage soient plus importantes que des variations de microsites. Les sites de richesse différente devront donc être considérés à l'échelle métrique voire à une échelle de plusieurs dizaines de mètres.

Le tremble semble être un redoutable compétiteur ayant néanmoins quelques faiblesses liées à l'intégration physiologique entre les individus. En effet, lors de défoliation à la suite du passage de la livrée des forêts, la mortalité dans le peuplement peut atteindre de fortes proportions. Les ramets restants vivants vont conserver la dominance apicale et la production d'auxine qui inhibe le drageonnement sur l'ensemble du réseau racinaire interconnecté (MacKenzie 2010). Il y a donc un risque que cette intégration élevée puisse tuer l'ensemble du clone physiologique qui sera étouffé par des espèces concurrentes (p. ex., saule) et ne pourra plus se régénérer et sera éliminé.

D'une manière générale, le peuplier faux-tremble est un redoutable compétiteur directement après certaines perturbations et l'intégration physiologique est un mécanisme essentiel pour la survie de cette espèce.

CONCLUSION

« The struggle will generally be more severe between species of the same genus, when they come into competition with each other, than between species of distinct genera »

Darwin (1859)

Darwin (1859), dans la citation ci-dessus, pense que la compétition sera plus forte entre espèces d'un même genre qu'entre espèces de genre différent. Le genre est un rang taxonomique qui regroupe un ensemble d'espèces ayant en commun plusieurs caractères similaires. Ces caractères similaires auront des conséquences au niveau des processus écologiques. Ainsi, les espèces proches qui partagent les mêmes niches ou qui ont les mêmes stratégies de survie et de compétition sont celles qui ont le moins de chance de pouvoir coexister en accord avec le principe d'exclusion compétitive (boite 2).

Dans le cas de cette synthèse, il est impossible de tirer une conclusion claire et tranchée pour répondre à cette question de compétition entre espèces clonales et non clonales en milieu hétérogène. Avec la littérature actuellement disponible sur ce sujet, il semble que d'une manière générale de fortes variations sont observées en fonction des espèces présentes dans le milieu. La nature hétérogène du milieu joue un rôle essentiel et les stratégies de compétitions qui avantagent certaines espèces dépendent principalement de la taille des patches de ressources et de la quantité de sites riches présents à l'échelle du paysage. Les caractéristiques de l'environnement et l'échelle à laquelle l'hétérogénéité du milieu est observée conditionnent les réponses des plantes en terme de compétition. Il semble donc difficile de généraliser sur des rapports de force entre espèces clonales et non clonales en considérant un milieu hétérogène unique.

Les espèces clonales ont des caractéristiques propres à leur stratégie de reproduction végétative. La plus importante est l'intégration physiologique qui amène à ces espèces un avantage compétitif fort en milieu hétérogène leur permettant de coloniser des zones pauvres et où des individus physiologiquement séparés ne pourraient pas survivre. L'intégration semble avoir une importance majeure dans la capacité à exploiter les ressources du milieu. Ainsi on peut voir les plantes clonales intégratrices comme un système basé sur la coopération pour la survie d'un groupe de ramets (genet) alors que les espèces non clonales et clonales non intégratrices ont des stratégies plus individualistes avec la production d'un grand nombre de descendants avec faible taux de survie individuel pour maximiser leurs chances de

reproduction. Il semble que les espèces clonales tirent un plus grand profit d'un environnement hétérogène que les espèces non clonales.

La diversité génotypique observée dans les populations est aussi un facteur important dans la capacité qu'une plante aura pour coloniser ou résister à l'invasion. Une forte diversité permet d'avoir de fortes chances de produire un ou plusieurs génotypes bien adaptés aux conditions propres des différents patches composant le milieu hétérogène. Cela amène le risque de voir se propager des clones uniques très adaptés à un milieu dans lequel cette espèce n'était pas présente au détriment d'espèces natives locales. Il semble essentiel au vu de récents articles de préserver un très fort taux de biodiversité génétique dans les populations naturelles pour réduire les risques d'invasion et ainsi préserver les espèces locales.

D'une façon générale, les plantes clonales semblent mieux préparées aux variations spatiales et temporelles de leur environnement grâce à la combinaison de plusieurs stratégies de reproduction et de croissance. Dans des milieux perturbés, les plantes clonales peuvent être plus compétitives (p. ex., le peuplier faux-tremble) dans les premiers stades de régénération après perturbation mais ce n'est pas le cas de toutes les espèces clonales. La compétition ne semble pas être une caractéristique propre et stable au niveau d'un groupe d'espèces (clonales vs non clonales) mais elle dépend plutôt de certains traits, caractéristiques et capacités propres à certaines espèces peu importe leurs stratégies de reproduction et de croissance.

Malgré un intérêt croissant de la recherche sur les plantes clonales et sur les interactions entre plantes, il y a encore des domaines à approfondir. Parmi ces thèmes de recherche potentiels pour le futur, un effort de recherche doit se faire en particulier sur les rapports de compétition interspécifique dans le contexte des changements globaux, sur la compétition intraspécifique entre ramets d'un même genet ou encore la compréhension des dynamiques d'invasions. Je pense que les questions liées à l'invasion de territoires par des espèces exotique et le rôle de la reproduction clonales dans les mécanismes écologiques d'invasion sont des questions de premier ordre. De la même façon, il y a encore un gros travail à faire pour mieux appréhender et comprendre l'importance de la diversité génotypique dans les mécanismes de compétition (invasion ou résistances à l'invasion) et son maintien à de hauts niveaux pour certaines espèces clonales. La diversité génotypique semble essentielle aux vues de récents travaux pour atteindre des objectifs de conservation et de maintien de certaines espèces sensibles.

BIBLIOGRAPHIE

- Alpert P. (1999). Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecology*, 141, 99-106.
- Alpert P., Holzappel C. & Slominski C. (2003). Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *Journal of Ecology*, 91, 27-35.
- Alpert P. & Mooney H.A. (1986). Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, 70, 227-233.
- Alpert P. & Stuefer J.F. (1997). Division of labour in clonal plants. In: *The ecology and evolution of clonal plants* (eds. de Kroon H & van Groenendael J) Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Andr n H. (1994). Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 71, 355-366.
- Baret M. & DesRochers A. (2011). Root connections can trigger physiological responses to defoliation in nondefoliated aspen suckers. *Botany*, 89, 753-761.
- Bergeron Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81, 1500-1516.
- Bliss K.M., Jones R.H., Mitchell R.J. & Mou P.P. (2002). Are competitive interactions influenced by spatial nutrient heterogeneity and root foraging behavior? *New Phytol*, 154, 409-417.
- Boucher Y., Arseneault D. & Sirois L. (2006). Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 505-517.
- Broadbent S.R. & Hammersley J.M. (1957). Percolation processes I. Crystals and mazes. *Proceedings of the Cambridge philosophical society*, 53, 629-641.
- Brooker R., Kikvidze Z., Pugnaire F.I., Callaway R.M., Choler P., Lortie C.J. & Michalet R. (2005). The importance of importance. *Oikos*, 109, 63-70.
- Brooker R.W. & Kikvidze Z. (2008). Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology*, 96, 703-708.
- Bruhn J.N., Pickens J.B. & Stanfield D.B. (1991). Probit analysis of oak wilt transmission through root grafts in red oak stands. *Forest Science*, 37, 28-44.
- Calder W.J., Horn K.J. & St. Clair S.B. (2011). Conifer expansion reduces the competitive ability and herbivore defense of aspen by modifying light environment and soil chemistry. *Tree Physiology*, 31, 582-591.
- Callaghan T.V., Carlsson B. ., J nsson I.S., Svensson B.M. & Jonasson S. (1992). Clonal plants and environmental change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos*, 63, 341-347.
- Callaway R.M., Pennings S.C. & Richards C.L. (2003). Phenotypic Plasticity and Interactions among Plants. *Ecology*, 84, 1115-1128.
- Cauboue M. (2007). *Description  cologique des for ts du Qu bec*. CCDMD.
- Chave J. (2009). Competition, neutrality, and community organization. In: *The Princeton guide to ecology* (ed. Levin SA) Princeton University Press, Princeton & Oxford, pp. 264-273.
- Cheliak W.M. & Dancik B.P. (1982). Genic diversity of natural populations of a clone-forming tree *populus tremuloides*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 24, 611-616.

- Chesson P. & Peterson A.G. (2002). The quantitative assessment of the benefits of physiological integration in clonal plants. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1153-1176.
- Cook-Patton S.C., McArt S.H., Parachnowitsch A.L., Thaler J.S. & Agrawal A.A. (2011). A direct comparison of the consequences of plant genotypic and species diversity on communities and ecosystem function. *Ecology*, 92, 915-923.
- Craine J.M. (2005). Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, 93, 1041-1052.
- Craine J.M. (2007). Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, 95, 235-240.
- Craine J.M., Fargione J. & Sugita S. (2005). Supply preemption, not concentration reduction, is the mechanism of competition for nutrients. *New Phytol*, 166, 933-940.
- Craine J.M. & Reich P.B. (2005). Leaf-level light compensation points in shade-tolerant woody seedlings. *New Phytol*, 166, 710-713.
- Croft S., Hodge A. & Pitchford J. (2012). Optimal root proliferation strategies: the roles of nutrient heterogeneity, competition and mycorrhizal networks. *Plant and Soil*, 351, 191-206.
- Crowley P., Stieha C.R. & Nicholas McLetchie D. (2005). Overgrowth competition, fragmentation and sex-ratio dynamics: a spatially explicit, sub-individual-based model. *J Theor Biol*, 233, 25-42.
- Crutsinger G., Collins M., Fordyce J. & Sanders N. (2008a). Temporal dynamics in non-additive responses of arthropods to host-plant genotypic diversity. *Oikos*, 117, 255-264.
- Crutsinger G.M., Collins M.D., Fordyce J.A., Gompert Z., Nice C.C. & Sanders N.J. (2006). Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science*, 313, 966-968.
- Crutsinger G.M., Souza L. & Sanders N.J. (2008b). Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecology Letters*, 11, 16-23.
- Cumming S.G., Schmiegelow F.K.A. & Burton P.J. (2000). Gap dynamics in boreal aspen stands: Is the forest older than we think? *Ecol. Appl.*, 10, 744-759.
- Cushing J.M. (1986). Periodic Lotka-Volterra competition equations. *Journal of Mathematical Biology*, 24, 381-403.
- D'Hertefeldt T., Falkengren-Grerup U. & Jonsdottir I.S. (2011). Responses to mineral nutrient availability and heterogeneity in physiologically integrated sedges from contrasting habitats. *Plant Biology*, 13, 483-492.
- Darwin C.R. (1859). *On the origin of species by means of natural selection, or, The preservation of favoured races in the struggle for life*, J. Murray, London [1st edition].
- Day K.J., John E.A. & Hutchings M.J. (2003). The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology*, 17, 454-463.
- de Kroon H. & Hutchings M.J. (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143-152.
- de Kroon H. & van Groenendael J. (1997). *The ecology and evolution of clonal plants*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- de Kroon H.d., Stuefer J.F., Dong M. & During H.J. (1994). On plastic and non-plastic variation in clonal plant morphology and its ecological Significance. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 123-138.
- DesRochers A. & Lieffers V.J. (2001). The coarse-root system of mature *Populus tremuloides* in declining stands in Alberta, Canada. *Journal of Vegetation Science*, 12, 355-360.

- DeWoody J., Rowe C.A., Hipkins V.D. & Mock K.E. (2008). "Pando" lives: molecular genetic evidence of a giant aspen clone in central Utah. *Western North American Naturalist*, 68, 493-497.
- Dorken M. & Van Drunen W. (2010). Sex allocation in clonal plants: might clonal expansion enhance fitness gains through male function? *Evolutionary Ecology*, 24, 1463-1474.
- Dybzinski R. & Tilman D. (2009). Competition and coexistence in plant communities. In: *The Princeton guide to ecology* (ed. Levin SA) Princeton University Press, Princeton & Oxford, pp. 186-195.
- Eckert C.G. (1999). Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution. *Am J Bot*, 86, 1649-1654.
- Epstein A.H. (1978). Root graft transmission of tree pathogens. *Annual Review of Phytopathology*, 16, 181-192.
- Eriksson O. & Jerling L. (1990). Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: *Clonal growth in plants: regulation and function* (eds. van Groennendael J & de Kroon H). SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 79-94.
- Ettema C.H. & Wardle D.A. (2002). Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 177-183.
- Fargione J. & Tilman D. (2002). Competition and coexistence in terrestrial plants. *Ecological Studies*, 165-206.
- Fortin M.-J., Dale M.R.T. & ver Hoef J. (2006). Spatial analysis in ecology. In: *Encyclopedia of Environmetrics*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Fortin M.J. (1999). Spatial statistics in landscape ecology.
- Fransen B., de Kroon H. & Berendse F. (2001). Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, 82, 2534-2546.
- Fridley J.D. & Grime J.P. (2010). Community and ecosystem effects of intraspecific genetic diversity in grassland microcosms of varying species diversity. *Ecology*, 91, 2272-2283.
- Fridley J.D., Grime J.P. & Bilton M. (2007). Genetic identity of interspecific neighbours mediates plant responses to competition and environmental variation in a species-rich grassland. *Journal of Ecology*, 95, 908-915.
- Gause G.F. (2003). *The struggle for existence*. Dover Publications.
- Ge J. & Xing F. (2012). A review of adaptive strategies of clonal plants to interspecific competition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 587-596.
- Golubski A.J., Gross K.L. & Mittelbach G.G. (2008). Competition among plant species that interact with their environment at different spatial scales. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275, 1897-1906.
- Grace J.B. (1991). A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology*, 583-587.
- Grace J.B. (1993). The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, 44, 159-180.
- Grams T.E.E. & Andersen C.P. (2007). Competition for resources in trees: physiological versus morphological plasticity. *Progress in Botany*, 68, 356-381.
- Grant M.C., Mitton J.B. & Linhart Y.B. (1992). Even larger organisms. *Nature*, 360, 216-216.
- Grime J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Grime J.P. (2007). Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). *Journal of Ecology*, 95, 227-230.
- Groenendael J.M.V., Klimes L., Klimesova J. & Hendriks R.J.J. (1996). Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351, 1331-1339.

- Gustafson E. & Parker G. (1992). Relationships between landcover proportion and indices of landscape spatial pattern. *Landscape Ecology*, 7, 101-110.
- Gustafson E.J. (1998). Quantifying landscape spatial pattern: what is the state of the art? *Ecosystems*, 1, 143-156.
- Hagiwara Y., Kachi N. & Suzuki J.-I. (2010). Effects of temporal heterogeneity of water supply on the growth of *Perilla frutescens* depend on plant density. *Ann Bot-London*, 106, 173-181.
- Hara T. (1994). Growth and competition in clonal plants - persistence of shoot populations and species diversity. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 181-201.
- Harper J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press.
- Hartl D.L. & Clark A.G. (1997). *Principles of population genetics*. Sinauer associates Sunderland, Massachusetts.
- Hedrick P.W. (1986). Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 535-566.
- Herben T. (2004). Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 18, 493-520.
- Herben T., Hara T., Marshall C. & Soukupová L. (1994). Plant clonality: biology and diversity. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 113-122.
- Herben T. & Novoplansky A. (2010). Fight or flight: plastic behavior under self-generated heterogeneity. *Evolutionary Ecology*, 24, 1521-1536.
- Herben T. & Suzuki J.-I. (2001). A simulation study of the effects of architectural constraints and resource translocation on population structure and competition in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 15, 403-423.
- Hodge A. (2006). Plastic plants and patchy soils. *Journal of Experimental Botany*, 57, 401-411.
- Honnay O. & Jacquemyn H. (2010). Clonal plants: beyond the patterns—ecological and evolutionary dynamics of asexual reproduction. *Evolutionary Ecology*, 24, 1393-1397.
- Hughes A.R., Inouye B.D., Johnson M.T.J., Underwood N. & Vellend M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11, 609-623.
- Hughes A.R. & Stachowicz J.J. (2004). Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *P Natl Acad Sci USA*, 101, 8998-9002.
- Hughes R.A. & Stachowicz J.J. (2011). Seagrass genotypic diversity increases disturbance response via complementarity and dominance. *Journal of Ecology*, 99, 445-453.
- Hutchings M. (1999). Clonal plants as cooperative systems: Benefits in heterogeneous environments. *Plant Species Biology*, 14, 1-10.
- Hutchings M. & Wijesinghe D. (2008). Performance of a clonal species in patchy environments: effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales. *Evolutionary Ecology*, 22, 313-324.
- Hutchings M.J. & de Kroon H. (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. In: *Advances in Ecological Research* (eds. Begon M & Fitter AH). Academic Press, pp. 159-238.
- Hutchings M.J., John E.A. & Stewart A.J.A. (2000). *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science.
- Hutchings M.J. & Wijesinghe D.K. (1997). Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 12, 390-394.
- Jackson J.B.C., Buss L.W., Cook R.E. & Ashmun J.W. (1985). *Population biology and evolution of clonal organisms*, Yale University Press, USA.
- Jelinkova H., Tremblay F. & DesRochers A. (2009). Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in *populus tremuloides* (salicaceae). *Am J Bot*, 96, 1500-1505.

- Jelinski D.E. & Cheliak W.M. (1992). Genetic diversity and spatial subdivision of *populus-tremuloides* (salicaceae) in a heterogeneous landscape. *Am J Bot*, 79, 728-736.
- Jeník J. (1994). Clonal growth in woody plants: a review. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 291-306.
- Johnson M.T.J., Lajeunesse M.J. & Agrawal A.A. (2006). Additive and interactive effects of plant genotypic diversity on arthropod communities and plant fitness. *Ecology Letters*, 9, 24-34.
- Jónsdóttir I.S. & Watson M.A. (1997). Extensive physiological integration: an adaptative trait in resource-poor environments? In: *The ecology and evolution of clonal plants* (eds. de Kroon H & van Groenendael J) Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 109-136.
- Kemperman J.A. & Barnes B.V. (1976). Clone size in American aspens. *Canadian Journal of Botany*, 54, 2603-2607.
- Kleunen M.v., Fischer M. & Schmid B. (2001). Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos*, 94, 515-524.
- Klimeš L. (2008). Clonal splitters and integrators in harsh environments of the Trans-Himalaya. *Evolutionary Ecology*, 22, 351-367.
- Klimeš L. & Klimešová J. (1999). CLO-PLA2 – a database of clonal plants in central Europe. *Plant Ecology*, 141, 9-19.
- Klimeš L., Klimesova J., Hendricks R. & van Groenendael J. (1997). Clonal plant architectures: a comparative analysis of form and function. In: *The ecology and evolution of clonal plants* (eds. de Kroon H & van Groenendael J) Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 1-29.
- Koubek T. & Herben T. (2008). Effect of systemic diseases on clonal integration: modelling approach. *Evolutionary Ecology*, 22, 449-460.
- Kun Á. & Oborny B. (2003). Survival and competition of clonal plant populations in spatially and temporally heterogeneous habitats. *Community Ecology*, 4, 1-20.
- Lau R.R. & Young D.R. (1988). Influence of physiological integration on survivorship and water relations in a clonal herb. *Ecology*, 69, 215-219.
- Lavergne S. & Molofsky J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 3883-3888.
- Legendre P. (1993). Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74, 1659-1673.
- Levin S.A. (1976). Population dynamic models in heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 287-310.
- Levin S.A. & Paine R.T. (1974). Disturbance, patch formation, and community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71, 2744-2747.
- Li H. & Reynolds J.F. (1995). On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 280-284.
- Little E.L. (1971). Atlas of United States trees, volume 1, conifers and important hardwoods. In: (ed. Agriculture Do), p. 200 maps.
- Lloyd P.E. & Dicken P. (1977). *Location in space: a theoretical approach to economic geography*. Harper & Row New York.
- Loveless M.D. & Hamrick J.L. (1984). Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 65-95.
- Lusk C. (2002). Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia*, 132, 188-196.
- MacArthur R. & Levins R. (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *P Natl Acad Sci USA*, 51, 1207.

- MacArthur R. & Levins R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 377-385.
- MacKenzie N. (2010). Ecology, conservation and management of Aspen.
- Magori K., Oborny B., Dieckmann U. & Meszner G. (2003). Cooperation and competition in heterogeneous environments: the evolution of resource sharing in clonal plants. *Evolutionary Ecology Research*, 5, 787-817.
- Magyar G., Kertész M. & Oborny B. (2004). Resource transport between ramets alters soil resource pattern: a simulation study on clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 18, 469-492.
- Mangla S., Sheley R.L., James J.J. & Radosevich S.R. (2011). Intra and interspecific competition among invasive and native species during early stages of plant growth. *Plant Ecology*, 212, 531-542.
- Matesanz S., Gimeno T.E., de la Cruz M., Escudero A. & Valladares F. (2011). Competition may explain the fine-scale spatial patterns and genetic structure of two co-occurring plant congeners. *Journal of Ecology*, 99, 838-848.
- MacArthur R.H. (1972). Geographical ecology: patterns in the distribution of species. NY: Harper and Rowe.
- Menges E.S. & Loucks O.L. (1984). Modeling a Disease-Caused Patch Disturbance: Oak Wilt in the Midwestern United States. *Ecology*, 65, 487-498.
- Meron E. (2012). Pattern-formation approach to modelling spatially extended ecosystems. *Ecological Modelling*, 234, 70-82.
- Miller T.E., Burns J.H., Munguia P., Walters E.L., Kneitel J.M., Richards P.M., Mouquet N. & Buckley H.L. (2005). A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *The American Naturalist*, 165, 439-448.
- Mogie M. & Hutchings M.J. (1990). Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. In: *Clonal growth in plants: regulation and function* (eds. van Groenendael J & De Kroon H) SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 3-22.
- Mommer L., van Ruijven J., Jansen C., van de Steeg H.M. & de Kroon H. (2012). Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: implications for root foraging theory? *Functional Ecology*, 26, 66-73.
- Mommer L., Visser E.J.W., van Ruijven J., de Caluwe H., Pierik R. & de Kroon H. (2011). Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, 344, 347-360.
- Namroud M.C., Leduc A., Tremblay F. & Bergeron Y. (2006). Simulations of clonal species genotypic diversity - trembling aspen (*Populus tremuloides*) as a case study. *Conservation Genetics*, 7, 415-426.
- Namroud M.C., Park A., Tremblay F. & Bergeron Y. (2005). Clonal and spatial genetic structures of aspen (*Populus tremuloides* Michx.). *Molecular Ecology*, 14, 2969-2980.
- Noble J.C. & Marshall C. (1983). The population biology of plants with clonal growth: II. the nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, 71, 865-877.
- Novoplansky A. (2009). Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell & Environment*, 32, 726-741.
- O'Brien E.E., Brown J.S. & Moll J.D. (2007). Roots in space: a spatially explicit model for below-ground competition in plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 929-935.
- Oborny B. (1994). Spacer length in clonal plants and the efficiency of resource capture in heterogeneous environments: a monte carlo simulation. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 139-158.

- Oborny B. & Cain M.L. (1997). Models of spatial spread and foraging in clonal plants. In: *The ecology and evolution of clonal plants* (eds. de Kroon H & van Groenendael J) Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 155-183.
- Oborny B., Czarán T. & Kun A. (2001). Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modelling*, 141, 151-169.
- Oborny B. & Englert P. (2012). Plant growth and foraging for a patchy resource: A credit model. *Ecological Modelling*, 234, 20-30.
- Oborny B. & Kun A. (2001). Fragmentation of clones: how does it influence dispersal and competitive ability? *Evolutionary Ecology*, 15, 319-346.
- Oborny B., Kun A., Czarán T. & Bokros S. (2000). The effect of clonal integration on plant competition for mosaic habitat space. *Ecology*, 81, 3291-3304.
- Oborny B., Mony C. & Herben T. (2012). From virtual plants to real communities: A review of modelling clonal growth. *Ecological Modelling*, 234, 3-19.
- Oborny B., Szabo G. & Meszén G. (2007). Survival of species in patchy landscapes: percolation in space and time. In: *Scaling biodiversity* (eds. Storch D, Marquet PA & Brown JH) Cambridge University Press, pp. 409-440.
- Parker J.D., Salminen J.P. & Agrawal A.A. (2010). Herbivory enhances positive effects of plant genotypic diversity. *Ecology Letters*, 13, 553-563.
- Peltzer D.A. (2002). Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie. *Am J Bot*, 89, 494-499.
- Pickett S.T., Kolasa J. & Jones C.G. (2007). *Ecological understanding: the nature of theory and the theory of nature*. Academic Press.
- Pierce S., Vianelli A. & Cerabolini B. (2005). From ancient genes to modern communities: the cellular stress response and the evolution of plant strategies. *Functional Ecology*, 19, 763-776.
- Pitelka L.F. & Ashmun J.W. (1985). Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: *Population biology and evolution of clonal organisms* (eds. Jackson JBC, Buss LW, Cook RE & Ashmun JW) Yale University Press, USA, pp. 399-435.
- Pleasants J.M. & Wendel J.F. (1989). Genetic diversity in a clonal narrow endemic, erythronium propullans, and in its widespread progenitor, erythronium albidum. *Am J Bot*, 76, 1136-1151.
- Prach K. & Pyšek P. (1994). Clonal plants - What is their role in succession? *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 307-320.
- Prentis P.J., Wilson J.R.U., Dormontt E.E., Richardson D.M. & Lowe A.J. (2008). Adaptive evolution in invasive species. *Trends in Plant Science*, 13, 288-294.
- Price E.A.C. & Marshall C. (1999). Clonal plants and environmental heterogeneity – An introduction to the proceedings. *Plant Ecology*, 141, 3-7.
- Rajaniemi T. (2007). Root foraging traits and competitive ability in heterogeneous soils. *Oecologia*, 153, 145-152.
- Raynaud X. & Leadley P.W. (2004). Soil characteristics play a key role in modeling nutrient competition in plant communities. *Ecology*, 85, 2200–2214.
- Reusch T.B.H., Ehlers A., Hämmmerli A. & Worm B. (2005). Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *P Natl Acad Sci USA*, 102, 2826-2831.
- Salzman A.G. (1985). Habitat selection in a clonal plant. *Science*, 228, 603-604.
- Sammul M., Kull T., Kull K. & Novoplansky A. (2008). Generality, specificity and diversity of clonal plant research. *Evolutionary Ecology*, 22, 273-277.
- Schiffers K., Tielbörger K., Tietjen B. & Jeltsch F. (2011). Root plasticity buffers competition among plants: theory meets experimental data. *Ecology*, 92, 610-620.

- Semchenko M., John E.A. & Hutchings M.J. (2007). Effects of physical connection and genetic identity of neighbouring ramets on root-placement patterns in two clonal species. *New Phytol*, 176, 644-654.
- Semchenko M., Zobel K. & Hutchings M.J. (2010). To compete or not to compete: an experimental study of interactions between plant species with contrasting root behaviour. *Evolutionary Ecology*, 24, 1433-1445.
- Sheffer E., Yizhaq H., Gilad E., Shachak M. & Meron E. (2007). Why do plants in resource-deprived environments form rings? *Ecological Complexity*, 4, 192-200.
- Slade A.J. & Hutchings M.J. (1987). An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*, 73, 425-431.
- Smith A. (1937). *The Wealth of Nations (1776)*. New York: Modern Library.
- Smouse P.E., Peakall R.O.D. & Gonzales E.V.A. (2008). A heterogeneity test for fine-scale genetic structure. *Molecular Ecology*, 17, 3389-3400.
- Stuefer J.F. (1996). Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity. *Plant Ecology*, 127, 55-70.
- Stuefer J.F., de Kroon H. & During H.J. (1996). Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. *Functional Ecology*, 10, 328-334.
- Stuefer J.F., During H.J. & Kroon H.d. (1994). High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, 82, 511-518.
- Stuefer J.F., Erschbamer B., Huber H. & Suzuki J.-I. (2001). The ecology and evolutionary biology of clonal plants: an introduction to the proceedings of *Clone-2000*. *Evolutionary Ecology*, 15, 223-230.
- Suvanto L.I. & Latva-Karjanmaa T.B. (2005). Clone identification and clonal structure of the European aspen (*Populus tremula*). *Molecular Ecology*, 14, 2851-2860.
- Taylor F.W. (1911). *The principles of scientific management*. New York, 202.
- Thomas R. & Hay M. (2008). Adaptive variation in physiological traits underpinning stem elongation responses among nodally-rooting stoloniferous herbs. *Evolutionary Ecology*, 22, 369-381.
- Thomas R. & Hay M. (2010). The role of nodal roots in prostrate clonal herbs: 'phalanx' versus 'guerrilla'. *Evolutionary Ecology*, 24, 1489-1504.
- Tiffney B.H. & Niklas K.J. (1985). Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. In: *Population biology and evolution of clonal organisms* (eds. Jackson JBC, Buss LW, Cook RE & Ashmun JW) Yale University Press, USA, pp. 35-66.
- Tilman D. (1977). Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58, 338-348.
- Tilman D. (1980). Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist*, 116, 362-393.
- Tilman D. (1982). *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton University Press, NJ.
- Tilman D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2-16.
- Tilman D. (2007). Resource competition and plant traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology*, 95, 231-234.
- Tissue D.T. & Nobel P.S. (1988). Parent-ramet connections in *Agave deserti*: influences of carbohydrates on growth. *Oecologia*, 75, 266-271.
- Tolvanen A., Siikamäki P. & Mutikainen P. (2004). Population biology of clonal plants: foreword to the proceedings from the 7th Clonal Plant Workshop. *Evolutionary Ecology*, 18, 403-408.

- Turner M.G. (1989). Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 171-197.
- Vellend M. (2006). The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology*, 87, 304-311.
- Vellend M., Drummond E.B.M. & Tomimatsu H. (2010). Effects of genotype identity and diversity on the invasiveness and invasibility of plant populations. *Oecologia*, 162, 371-381.
- Wang P., Lei J.-P., Li M.-H. & Yu F.-H. (2012a). Spatial heterogeneity in light supply affects intraspecific competition of a stoloniferous clonal plant. *Plos One*, 7, e39105.
- Wang X.Y., Shen D.W., Jiao J., Xu N.N., Yu S., Zhou X.F., Shi M.M. & Chen X.Y. (2012b). Genotypic diversity enhances invasive ability of *Spartina alterniflora*. *Molecular Ecology*, 21, 2542-2551.
- Welden C.W. & Slauson W.L. (1986). The intensity of competition versus its importance: an overlooked distinction and some implications. *The Quarterly Review of Biology*, 61, 23-44.
- White P.S. & Harrod J. (1997). Disturbance and diversity in a landscape context. *A primer in landscape ecology*, 128-159.
- Widén B., Cronberg N. & Widén M. (1994). Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 29, 245-263.
- Wiens J.A. (1995). Landscape mosaics and ecological theory. In: *Mosaic landscapes and ecological processes*. (eds. Hansson L, Fahrig L & Merriam G) Chapman and Hall, London, UK, pp. 1-26.
- Wiens J.A. (2000). Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In: *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity* (eds. Hutchings MJ, John EA & Stewart AJA). Blackwell Science, pp. 9-31.
- Wiens J.A., Chr N., Van Horne B. & Ims R.A. (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 369-380.
- Wijesinghe D.K. & Hutchings M.J. (1997). The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 17-28.
- Wijesinghe D.K. & Hutchings M.J. (1999). The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology*, 87, 860-872.
- Wikberg S. & Svensson B.M. (2006). Ramet dynamics in a centrifugally expanding clonal sedge: a matrix analysis. *Plant Ecology*, 183, 55-63.
- Wilson M.V. (2007). Measuring the components of competition along productivity gradients. *Journal of Ecology*, 95, 301-308.
- Wimp G.M., Young W.P., Woolbright S.A., Martinsen G.D., Keim P. & Whitham T.G. (2004). Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecology Letters*, 7, 776-780.
- Winkler E., Fischer M. & Schmid B. (1999). Modelling the competitiveness of clonal plants by complementary analytical and simulation approaches. *Oikos*, 85, 217-233.
- With K.A., Gardner R.H. & Turner M.G. (1997). Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos*, 78, 151-169.
- Wong S., Anand M. & Bauch C.T. (2011). Agent-based modelling of clonal plant propagation across space: recapturing fairy rings, power laws and other phenomena. *Ecological Informatics*, 6, 127-135.

- Zhang Y., Ma X. & Zhou Z. (2012). The influence of light conditions and interspecific competition on the root foraging traits and seedling growth of two tree species. *Plant Biosystems*, 146, 7-14.
- Zhou J., Dong B.-C., Alpert P., Li H.-L., Zhang M.-X., Lei G.-C. & Yu F.-H. (2012). Effects of soil nutrient heterogeneity on intraspecific competition in the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *Ann Bot-London*, 109, 813-818.