

Morphologie et reproduction des plantes le long de gradients altitudinaux

Bertrand Fournier¹, Loïc Pellissier², Antoine Guisan³, Pascal Vittoz³

Bull. Murithienne 127/2009: 45-52 (2010)

Les communautés végétales sont connues pour changer avec l'altitude. Certains traits morphologiques présents chez les végétaux qui les composent sont adaptés à un type de milieu et y sont représentés préférentiellement. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la variation des traits présents chez les plantes le long du gradient altitudinal. Nous avons ainsi étudié dix transects altitudinaux en milieux ouverts et en forêts dans les Alpes valaisannes, vaudoises et dans le Jura. Par ce biais, nous avons pu mettre en évidence une variation importante de la dominance de certains traits le long de l'altitude. Nous discutons les mécanismes évolutifs ayant modélisés les motifs observés.

Morphologie und Reproduktion von Pflanzen entlang von Höhengradienten. – Die Pflanzenverbände sind dafür bekannt, dass sie sich mit der Meereshöhe verändern. Einige morphologische Pflanzenmerkmale passen sich an bestimmte Umweltbedingungen an und können in einem bestimmten Milieu bevorzugt anzutreffen sein. In der vorliegenden Studie untersuchten wir die Variation von Pflanzenmerkmalen entlang von Höhengradienten. Dabei betrachteten wir zehn Transekte entlang von Höhengradienten – auf offenen Flächen und in Wäldern, in den Walliser und in den Waadtländer Alpen sowie im Jura. Dabei konnten wir eine starke Veränderung der Dominanz bestimmter Merkmale im Höhenverlauf nachweisen. Wir diskutieren auch die evolutionären Mechanismen, welche für die beobachteten Muster verantwortlich sind.

Mots clés

Altitude, gradient, traits végétaux

Schlüsselwörter

Höhengradient, Pflanzenmerkmale

1 Université de Neuchâtel, Laboratoire de Biologie du Sol, Faculté des Sciences, CH-2009 Neuchâtel

2 Université de Lausanne, Département d'écologie et d'évolution (DEE), Faculté de biologie et médecine, Bâtiment Biophore, CH-1015 Lausanne

3 Université de Lausanne, Département d'écologie et d'évolution (DEE), Faculté de biologie et médecine, Bâtiment Biophore, CH-1015 Lausanne et Faculté des géosciences et de l'environnement, CH-1015 Lausanne

INTRODUCTION

Les conditions climatiques constituent une force sans égale pour filtrer les espèces végétales capables de croître dans un environnement particulier. En effet, la capacité de survivre aux températures extrêmes de l'étage alpin ou à la sécheresse estivale dans les pelouses steppiques demande des adaptations considérables. En parallèle, dans des milieux moins extrêmes abritant une diversité spécifique plus importante, la compétition entre les plantes, par exemple pour les nutriments ou la lumière, avantage des individus capables de mieux s'accaparer les ressources. Dans les Alpes, la topographie accidentée génère une grande variabilité de conditions climatiques se traduisant par des communautés régionalement très différentes. Ainsi, on observe avec une altitude croissante un changement des compositions végétales. Beaucoup d'espèces qui se développent à l'étage collinéen ne se retrouvent plus à l'étage montagnard, subalpin ou alpin. Ce phénomène fut déjà observé par Gessner, un botaniste Suisse, qui en 1555 en fit le portrait dans son «*Descriptio Montis Fracti*».

Les botanistes ont souvent observé que des espèces de plantes occupant un même habitat, partagent plus fréquemment des traits morphologiques ou physiologiques que le feraient deux espèces prises au hasard dans la flore suisse. La dominance des feuilles caducifoliées dans les forêts de plaine est un exemple de ce phénomène. Ainsi, il n'est pas rare de voir des plantes très éloignées du point de vue de leur parenté mettre en place des adaptations très similaires pour résister à des pressions identiques de l'environnement. Dès lors, les conditions climatiques peuvent être considérées comme un filtre qui permet ou non à des plantes possédant des caractéristiques données de s'installer. En parallèle, les plantes pourraient être également limitées quant au nombre de solutions économiquement viables pour s'adapter à la pression de l'environnement. En effet, toutes mesures prises par la plante pour s'adapter à son environnement a un prix qui s'exprime par la quantité de ressources investies pour son élaboration. Ainsi la production d'épines ou de certains composés chimiques confère un avantage à la plante. Cependant cette même plante devra investir des ressources pour les réaliser. Le nombre de solutions à disposition sera diminué soit par la compétition entre individus dans des environnements favorables, soit par la faible abondance des ressources dans un environnement pauvre. Ainsi, les traits morphologiques dominants dans un environnement donné devraient être ceux à même de fournir aux plantes la capacité de résister aux conditions auxquelles elles sont confrontées. L'étude de la variation de ces traits dans les communautés le long de transects altitudinaux peut donc informer sur leur valeur adaptative et, ainsi, permettre de mieux comprendre la composition des communautés végétales dans le paysage alpin.

Dans ce travail, nous avons étudié la variation de plusieurs traits fonctionnels, soit des caractéristiques

morphologiques ou physiologiques de la plante, le long de l'altitude en inventoriant la végétation le long de transects dans les Alpes valaisannes, vaudoises ainsi que dans le Jura. Ces résultats font l'objet d'un article dans une revue scientifique internationale (PELLISSIER & al. 2010). Seuls les principaux résultats sont présentés ici.

MÉTHODE

Dans le cadre du projet Permanent.Plot.Ch, qui vise à suivre de manière permanente la végétation afin d'y déceler des changements, 120 placettes de végétation ont été mises en place le long de dix transects altitudinaux dans les Alpes valaisannes, vaudoises et dans le Jura, en forêt et dans des milieux ouverts (fig. 1). Pour

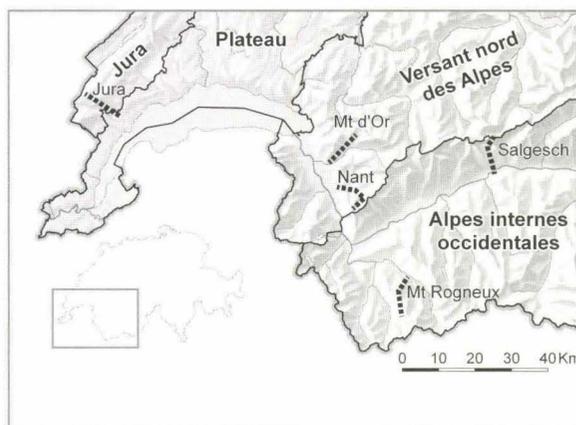


FIGURE 1 – Localisation des cinq sites, chacun comportant deux transects (milieux ouverts et forêts). Les régions biogéographiques sont indiquées en gras.

chacune des placettes, nous avons inventorié l'abondance de chaque espèce présente, estimée avec une échelle divisée en 10 classes, modification de l'échelle de BRAUN-BLANQUET (1964), présentée dans VITTOZ & GUISAN (2007).

Plutôt que d'analyser chacun des dix transects de manière indépendante, les analyses ont été effectuées sur l'ensemble des données, en séparant les relevés forestiers des milieux ouverts (pâturages ou pelouses oligotrophes, rochers ou caillasses stables dans les sites les plus élevés). En outre, comme les conditions environnementales, notamment la température, ne sont pas identiques à altitude similaire entre les différentes régions, nous avons utilisé comme valeur de référence pour le gradient altitudinal le premier axe d'une analyse en composante principale sur la température, l'humidité et les radiations solaires. Ces valeurs ont été obtenues pour chaque station au moyen d'un système d'informations géographiques (SIG).

Dans un second temps, nous avons rassemblé des données de traits fonctionnels pour les espèces présentes dans les relevés de végétation. Nous avons sélectionné des traits liés aux caractéristiques et fonctions suivantes :

Trait considéré	Catégories	Description
Forme de croissance	Thérophytes	Passent la mauvaise saison sous forme de graines
	Chaméphytes	Sous-arbrisseaux avec les bourgeons juste au-dessus du sol (0 à 50 cm).
	Géophytes	Passent l'hiver sous forme d'organes souterrains bien développés comme des bulbes ou rhizomes
	Hémicryptophytes	Espèces herbacées pérennes dont les bourgeons sont au ras du sol.
	Phanérophytes	Plantes ligneuses avec des bourgeons au dessus de la couche de neige éventuelle (25-50 cm et plus de haut)
Feuilles	Mésophylles	Feuilles sans caractéristique particulière
	Sclérophylles	Feuilles raides à épiderme et cuticule épais
	Étroite	Feuilles étroites
	En écaille	Feuilles réduites ressemblant à des écailles
Reproduction	Sexuée	Reproduction impliquant la fécondation
	Végétative	Reproduction essentiellement asexuée
	Mixte	Alternance des deux stratégies précédentes
Mode de pollinisation	Anémophilie	Pollinisation par le vent
	Entomophilie	Pollinisation par les insectes
	Stratégie mixte	Pollinisation entomophile associée à une autofécondation possible
	Autofécondation	Pollinisation d'une fleur par ses propres étamines
Fruits	Capsules	Fruit sec déhiscent contenant généralement de nombreuses graines
	Charnus	Fruit charnu de types baies ou drupes
	Achènes	Fruit sec simple
Diaspores	Graines	Graine nue, sans appendice
	Crochets	Graine munie d'un crochet ou d'une arête (Poacées) lui permettant de s'accrocher à la fourrure des animaux
	Ailes	Graine munie d'aile(s) facilitant la dispersion par le vent
	Aigrette	Graine munie d'une aigrette de soie facilitant la dispersion par le vent
	Poids	Poids de la diaspore (graine et appendice servant à la dispersion)
	Taille	Mesure du plus long côté de la diaspore

Tableau 1 – Listes des traits fonctionnels considérés et des différentes catégories possibles.

forme générale de la plante, forme et structure de la feuille, type de reproduction, type de fruits et dispersion du pollen et des graines (tabl. 1). Afin de faciliter la collecte des données de traits, nous avons considéré uniquement les espèces présentes dans plus de deux parcelles ou avec un recouvrement supérieur à 5% dans une parcelle, soit 480 espèces. Les valeurs de traits ont été obtenues à partir de bases de données et de la littérature. Pour chaque placette, nous avons calculé l'abondance de chacun de ces traits en tenant compte des recouvrements respectifs des espèces. Ensuite, nous avons étudié la variation de ces valeurs d'abondance en fonction de la température, dans les milieux ouverts ainsi qu'en forêts au moyen de modèles linéaires mixtes. Nous avons ensuite testé la qualité de ces modèles soit par l'approximation de Laplace (variables binomiales), soit par la méthode dite de Monte-Carlo (variables gaussiennes). Toutes les relations mentionnées ci-dessous sont significatives.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La discussion qui suit utilise un vocabulaire botanique particulier. Les définitions des termes sont mentionnées dans le tableau 1.

Forme générale de la plante

La taille des plantes diminue le long du gradient d'altitude. Ce phénomène est accompagné par un changement des formes de croissances dominantes, avec la diminution de l'abondance des thérophytes, des géophytes et des hémicryptophytes et l'augmentation de l'importance des chaméphytes. En forêt, les chaméphytes ligneux et les hémicryptophytes sont plus fréquents aux altitudes élevées, tandis que les phanérophytes sont plus fréquents aux altitudes inférieures.

Une des adaptations les plus connues des plantes alpines est la diminution de leur taille (BILLINGS 1974; KÖRNER & al. 1989). Ainsi, nos résultats ont confirmé cette tendance que ce soit en forêt ou dans les milieux ouverts. Une altitude plus élevée implique une diminution de la période de croissance et, de ce fait, le développement de grandes structures (feuilles, tiges, racines ou autres) devient impossible. Ce phénomène s'accompagne d'un changement de forme de croissance de la plante. Ainsi, pour les milieux ouverts, les hémicryptophytes sont dominants à basse altitude, tandis que les chaméphytes s'accommodent mieux de la diminution de la longueur de la saison de croissance. La forme des hémicryptophytes est efficace pour occuper l'espace et s'approprier la lumière avec une croissance latérale ou verticale dans les longues saisons de végétation de la plaine et l'hivernage des bourgeons au niveau du sol réduit les risques d'abroussement. Par contre, en altitude,

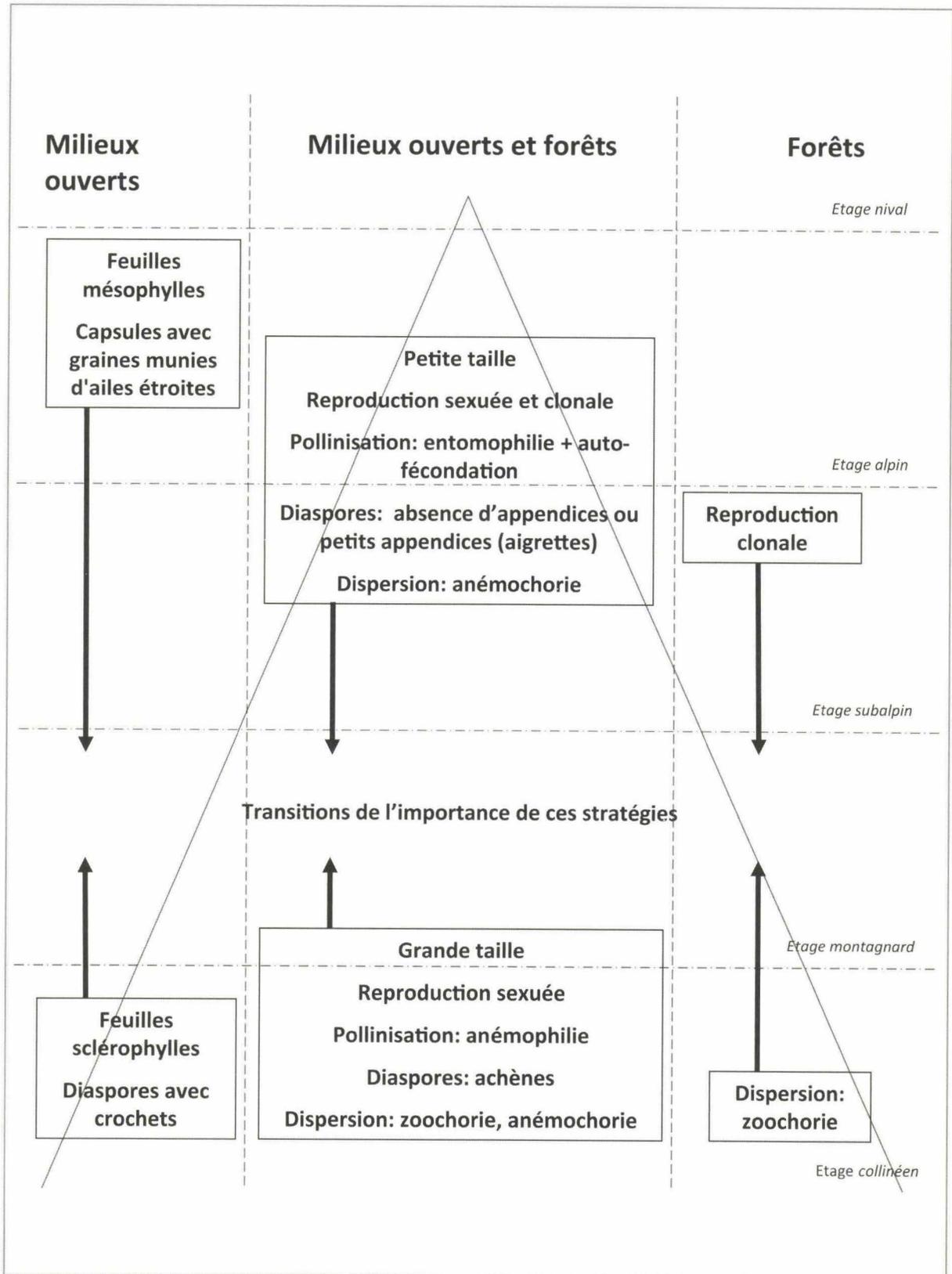


FIGURE 2 – Résumé schématique de la répartition altitudinale des différents traits étudiés.

les chaméphytes peuvent maintenir leurs bourgeons au-dessus du sol, la neige les protégeant des herbivores. Ainsi, leur petite taille leur permet de bénéficier au mieux de la chaleur stockée par le sol (KÖRNER 2003). Conservant une bonne partie de leur matériel végétatif au-dessus du sol, ils sont ainsi plus aptes à croître rapidement durant le court été de l'étage alpin. Les chaméphytes en coussinets, qui représentent une forme de plante plus compacte, sont avantagés à très haute altitude. Cette structure leur permet de bénéficier de multiples avantages : stockage de chaleur durant la journée, protection contre le vent et recyclage efficace des nutriments dans des habitats rocailloux. En effet, de nombreuses racines se développent à l'intérieur du coussinet pour récupérer les nutriments libérés par les anciennes feuilles en décomposition, ainsi que l'eau retenue, cette matière organique jouant le rôle d'éponge. L'androsace helvétique (*Androsace helvetica*) et le silène acaule (*Silene acaulis*) sont les exemples types de ces plantes en coussinets. Le changement de dominance de forme de croissance entre hémicryptophytes et chaméphytes a déjà été observé par Guyot en 1920 dans les Alpes Suisses (GUYOT 1920).

Forme et structure de la feuille

Concernant la structure foliaire, nous avons mis en évidence une augmentation de l'abondance des feuilles mésomorphylles et des feuilles en écailles avec l'altitude, avec une brusque transition vers les feuilles en écailles en dessous d'une température de trois degrés. Des espèces comme *Saxifraga bryoides* L., *S. oppositifolia* L. et *Androsace alpina* (L.) Lam. sont les principales responsables de cette dernière tendance. Similairement, les feuilles étaient moins fréquemment sclérophylles et étroites le long du même gradient. Cela constitue une adaptation aux sécheresses estivales. Les feuilles étroites ont une surface suffisamment grande pour la photosynthèse et la scléromorphie protège d'une évapotranspiration excessive (e.g., DE BIE & al. 1998). Cependant, cette tendance ne s'est vérifiée que pour les pâturages. En forêt, des résultats inverses ont été obtenus. Feuilles mésophylles et caduques aux altitudes inférieures (ici *Fagus* et *Quercus*) et feuilles sclérophylles et sempervirentes plus haut (ici *Pinus*, *Abies* et *Picea*). Cela est le fait de la strate arborescente et correspond à la composition générale des forêts tempérées à moyenne latitude (ARCHIBOLD 1995). Les aiguilles des conifères représentent une bonne adaptation aux températures froides. Elles permettent de commencer la photosynthèse armée d'une canopée pleinement développée et augmentent la compétitivité sur des sols pauvres en nutriments caractéristiques des climats froids. A l'inverse, un feuillage caduc implique un renouvellement chaque printemps, mais est plus efficace dans la photosynthèse. En fait, le gradient considéré n'est pas suffisamment étendu pour inclure les arbres sclérophylles des conditions sèches (forêts de *Quercus ilex* L. ou *Q. suber* L.) tels qu'on les rencontre dans la région méditerranéenne (ARCHIBOLD 1995, DIAZ & al. 1999).

Dispersion du pollen et reproduction

Dans les milieux ouverts, nous avons trouvé que la proportion de plantes pratiquant uniquement une reproduction sexuée, ainsi que les plantes ayant recours à l'anémophilie diminuait de manière importante avec l'altitude au sein des communautés végétales considérées. En revanche, la proportion de plantes utilisant une stratégie mixte entre pollinisation par entomophile et possible autofécondation augmente avec l'altitude.

En forêt, la proportion de reproduction clonale augmente avec l'altitude et s'accompagne d'une diminution de la reproduction sexuée. De plus, l'entomophilie couplée à l'autofécondation devient plus fréquente avec l'altitude croissante et l'anémophilie diminue parallèlement. Toutefois, cette tendance est à mettre sur le compte des deux espèces à reproduction clonale qui sont dominantes dans les sous-bois des forêts subalpines : *Vaccinium myrtillus* L. et *Vaccinium vitis-idaea* L. WEPPLER & al. (2006) ont avancé l'idée que la reproduction sexuée contribue à la croissance pendant les années favorables améliorant ainsi la diversité génétique tandis que la reproduction clonale intervient lors des années plus rigoureuses.

Les deux milieux ont montré la même tendance d'une décroissance de l'anémophilie remplacée par l'entomophilie avec autofécondation possible. Ainsi, même si les insectes pollinisateurs sont moins fréquents et ont une activité réduite à l'étage alpin (e.g., ARROYO & al. 1982; BERRY & CALVO 1989), ils sont quand même préférés par rapport au vent comme vecteur de dispersion du pollen. Certains auteurs ont proposé que la pollinisation par le vent avait évolué à partir de la pollinisation entomophile en réponse à un manque de pollinisateurs (COX & GRUBB 1991; GOODWILLIE 1999). Cette stratégie a pour avantage de requérir une morphologie simple et peu coûteuse. En outre, les prairies alpines, bien ouvertes et ventées semblent idéales pour l'anémophilie. Cependant, la pollinisation par le vent demande une faible humidité atmosphérique, condition qui n'est pas remplie en altitude. En effet, la durée de vie d'un grain de pollen est fortement réduite dans un environnement humide. En outre, le pollen est «lavé» des fleurs et de l'air par les précipitations fréquentes. Ainsi, avec des précipitations abondantes en altitude, il est probable que l'efficacité de la pollinisation par le vent diminue et donc que cette stratégie se trouve peu à peu remplacée par l'entomophilie. Cependant, comme les conditions climatiques sont incertaines en altitude, la pollinisation par les insectes n'est pas toujours suffisante. La possibilité de l'autofécondation représente alors un compromis très efficace.

Enfin, un autre moyen d'expliquer la réduction de l'anémophilie en haute altitude est de relier ce résultat avec celui mentionné plus haut de la réduction des hémicryptophytes en hautes altitudes. Comme ces deux traits sont principalement présents dans les Poacées et Cyperacées, il est difficile de discerner lequel est le plus limitant en milieu alpin.





Fruits et dispersion des diaspores

Dans cette catégorie, que ce soit en milieux ouverts ou en forêts, le résultat le plus intéressant est l'augmentation de la proportion de plantes à capsules à altitude. Cette augmentation est particulièrement nette à partir de l'étage alpin. Inversement, la proportion de plantes à achènes ou à appendices de types crochets est moins importante en altitude ainsi que les graines sans appendices. En revanche, les appendices de type aigrette semblent être proportionnellement plus importants en altitude. Enfin, la masse et la longueur des diaspores diminuent avec l'élévation.

La décroissance de la masse des diaspores avec l'élévation dans les milieux ouverts comme en forêt, est probablement due à la diminution des ressources disponibles en altitude. Cependant, des résultats différents peuvent être trouvés dans la littérature (pour une synthèse, se référer à KÖRNER 2003). Dans certaines études, une diminution de la masse des graines a été observée (BAKER 1972; MOLES & al. 2007), tandis que d'autres études affirment que les espèces alpines ont des graines plus lourdes que des espèces de faible altitude qui leur sont étroitement apparentées (LANDOLT 1967; PLUESS & al. 2005). Les comparaisons sur ce sujet sont difficiles du fait de la forte variabilité entre les groupes taxonomiques. En effet, les graines de légumineuses sont en général beaucoup plus lourdes que celles d'autres herbacées. La plupart des études considèrent seulement la graine, tandis que, dans notre cas, nous avons pris en compte la diaspore complète (graine et appendices). De plus, la longueur du gradient altitudinal peut fortement influencer le résultat. En effet, nous avons observé une masse constante en dessus de 8° C (température moyenne avril-septembre), un maximum entre 4 à 7° que l'on peut attribuer à l'abondance de certaines espèces à diaspores charnues comme *Juniperus communis* subsp. *alpina* (Suter) Celak., *Vaccinium* spp., *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher et une diminution de la masse dans des conditions plus froides.

Ces gradients indiquent une variation altitudinal dans les modes de dispersion. Les diaspores de basse altitude sont souvent dispersées par les animaux: par dyszoochorie, avec la mise en place des caches de grosses graines pour l'hiver (MÜLLER-SCHNEIDER 1986), par endozoochorie lorsqu'elles sont ingérées et traversent l'intestin

PHOTO 1 – La renoncule des glaciers (*Ranunculus glacialis* L.) peut être pollinisée par les insectes, principalement des mouches, mais également avoir recours à l'autofécondation. – PHOTO LOÏC PELLISSIER

PHOTO 2 – La forme de croissance en coussinet est particulièrement avantageuse dans les conditions rudes de haute altitude, comme par exemple la saxifrage à feuilles opposées (*Saxifraga oppositifolia* L.). – PHOTO LOÏC PELLISSIER

PHOTO 3 – Le pâturin des Alpes (*Poa alpina* L.) peut se reproduire de manière sexuée, étant pollinisé par le vent, mais a recours également à la reproduction clonale par le biais de bulbilles. – PHOTO LOÏC PELLISSIER

PHOTO 4 – La bardane (*Arctium lappa* L.) avec ses fruits à crochet est un bon exemple d'ectozoochorie. – PHOTO JACQUELINE DÉTRAZ-MÉROZ

des herbivores (baies attractives ou graines sans appendices consommées avec le feuillage), ou par ectozoochorie, lorsque les diaspores se crochent à la fourrure des mammifères à l'aide de crochets. A basse altitude, soit de l'étage collinéen à montagnard, la forte densité de la faune semble avoir favorisé le développement de ces modes de dispersion et le climat chaud limite peu la taille des diaspores et le développement d'appendices. Ces différentes formes de zoochorie ont l'avantage, par rapport à l'anémochorie, de permettre un transport des diaspores à longue distance. Plus haut, en milieu subalpin ou alpin, les vents forts sont favorables à l'anémochorie et probablement une densité moins importante en mammifères semble avoir favorisé des diaspores avec une aigrette. Elles ont la particularité de bien s'accrocher aux fourrures mais présentent surtout une bonne efficacité dans le vent. Dans les conditions extrêmes de l'étage alpin, nous avons vu que les plantes devenaient plus petites et les capsules plus fréquentes. Ce type de fruit fournit des petites graines très légères qui représentent des diaspores à dispersion très efficaces dans des vents avec turbulences, conditions fréquentes en haute altitude. De plus, ces petites graines sont énergétiquement très peu coûteuses. Dans les milieux alpins peu productifs, pour améliorer un peu la dispersion, les diaspores issues des capsules possèdent fréquemment des ailes très étroites (VOGLER 1901).

CONCLUSIONS

De notre investigation de plusieurs traits fonctionnels sélectionnés, nous pouvons tirer les conclusions suivantes, résumées par la **figure 2** ci-dessus :

- La stature des plantes tend à diminuer vers le climat plus rude de haute montagne. Ce phénomène est combiné avec d'autres changements le long du gradient altitudinal. Les hémicryptophytes diminuent avec l'altitude, remplacées par des chaméphytes.
- Les types de feuilles changent le long de gradient altitudinal. A basse altitude, les feuilles sclérophylles et étroites sont bien représentées. Plus haut, l'importance des feuilles mésophylles et des feuilles en écailles augmente. Ces dernières prennent une importance majeure une fois le seuil des trois degrés franchi.
- L'importance de la reproduction sexuée tend à diminuer vers les conditions les plus froides. En forêt nous avons constaté une augmentation de la proportion de reproduction végétative. Par contre, dans les pâturages, on observe une forte variabilité des modes de reproduction aux altitudes les plus élevées.
- L'importance de l'anémophilie tend à diminuer avec l'altitude. A l'inverse, la proportion de plantes utilisant l'entomophilie en combinaison avec l'autofécondation augmente. Ce phénomène peut être expliqué par la diminution de l'efficacité de l'anémophilie due aux conditions climatiques humides dominant en altitude.
- La masse des diaspores est constante aux étages collinéen et montagnard, augmente pour atteindre un maximum à l'étage subalpin en raison de la dominance des diaspores charnues et enfin décroît aux étages alpin et nival. Cette diminution correspond à l'augmentation de la proportion de capsules ainsi qu'à la diminution des achènes.
- Aucun mode de dispersion ne domine clairement les faibles altitudes du fait de l'usage conjoint de différents vecteurs et de la forte variabilité des stratégies disponibles. Cependant, les baies et autres fruits charnus destinés à l'endozoochorie sont plus abondants en forêt que dans les pâturages; les fruits à appendices de type crochet sont moins fréquents en altitude; et tous les appendices tendent à disparaître à l'étage nival, certainement pour des raisons d'économie énergétique et à cause des conditions de vents favorables à l'utilisation de petites graines légères.

Mis ensemble, ces résultats indiquent que les plantes ont recours à des vecteurs opposés pour la pollinisation et la dispersion des diaspores le long du gradient altitudinal. A basse altitude, le vent et les animaux se partagent la dispersion et la pollinisation. A mesure que l'on s'élève, l'importance des insectes dans la pollinisation et du vent

dans la dispersion augmente. Toutefois, ces résultats sont limités géographiquement et les tendances observées dépendent probablement de la flore locale. Afin de vérifier la transférabilité de ces résultats et d'obtenir une meilleure compréhension des adaptations des traits fonctionnels le long de gradients altitudinaux, des études similaires devraient être conduites dans d'autres régions géographiques.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les organismes suivants pour avoir rendu cette étude possible: l'Office fédéral de l'environnement (OFEV), le centre de conservation de la faune et de la nature du canton de Vaud, le Service des forêts et du paysage du Canton du Valais, la fondation Audemars Piguet ainsi que la commission Européenne (projets Ecochange et Macis). Nous sommes reconnaissants envers Sandrine Jutzeler, Stefanie Maire et Florian Dessimoz pour leur aide apportée sur le terrain et Aliocha Coiana et Cécile Genetti pour la relecture du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ARCHIBOLD O.W. 1995. Ecology of world vegetation. Chapman & Hall, London.
- ARROYO, M.T.K., R. PRIMACK & J. ARMESTO 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, 69: 82-97.
- BAKER, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53: 997-1010.
- BERRY, P.E. & R.N. CALVO. 1989. Wind pollination, self-incompatibility, and altitudinal shifts in pollination systems in the High Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 76: 1602-1614.
- de BIE, S., P. KETNER, M. PAASSE & C. GEERLING 1998. Woody plant phenology in the West Africa savanna. *Journal of Biogeography*, 25: 883-900.
- BILLINGS, W.D. 1974. Adaptations and Origins of Alpine Plants. *Arctic and Alpine Research*, 6: 129-142.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1964. Pflanzensoziologie, 3. Aufl. Springer: Berlin, Wien, New York.
- COX, P.A. & P.J. GRUBB 1991. Abiotic pollination: An evolutionary escape for animal-pollinated Angiosperms. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 333: 217-224.
- DÍAZ, B.M.C., M. ZUNZUNEGUI, R. TIRADO, F. AIN-LHOUT & F.G. NOVO 1999. Plant Functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 10: 709-716.
- GESSNER, K. 1555. Descriptio Montis Fracti. Luzern.
- GOODWILLIE, C. 1999. Wind pollination and reproductive assurance in *Linanthus parviflorus* (Polemoniaceae), a self-incompatible annual. *American Journal of Botany*, 86: 948-954.
- GUYOT, H. 1920. Le Valsorey. Esquisse de botanique géographique et écologique. *Matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse*, 8: 1-155.
- KÖRNER, C. 2003. Alpine plant life, 2nd edn. Springer, Berlin.
- KÖRNER, C., M. NEUMAYER, S.P. MENENDEZ-RIEDL & A. SMEETS-SCHEEL. 1989. Functional morphology of mountain plants. *Flora*, 182: 353-383.
- LANDOLT, E. 1967. Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. *Botanische Jahrbücher für Systematik. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 86: 463-480.
- MOLES A.T., D.D. ACKERLY, J.C. TWEDDLE, J.B. DICKIE, R. SMITH, M.R. LEISHMAN, M.M. MAYFIELD, A. PITMAN, J.T. WOOD & M. WESTOBY 2007. Global patterns in seed size. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 109-116.



- MÜLLER-SCHNEIDER, P. 1986. Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen Graubündens. Veröffentlichung des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 85: 1-263.
- PELLISSIER, L., B. FOURNIER, A. GUISAN & P. VITTOZ 2010. Plant traits co-vary with altitude in grasslands and forests in the European Alps. *Plant Ecol* (2010) 211:351-365.
- PLUESS, A.R., W. SCHÜTZ & J. STÖCKLIN 2005. Seed weight increases with altitude in the Swiss Alps between related species but not among populations of individual species. *Oecologia*, 144: 55-61.
- VITTOZ, P. & A. GUISAN 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science*, 18: 413-422.
- VOGLER, P. 1901. Über die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. *Flora Ergänzungsband*, 89: 1-137.
- WEPPLER, T., P. STOLL & J. STÖCKLIN 2006. The relative importance of sexual and clonal reproduction for population growth in the long-lived alpine plant *Geum reptans*. *Journal of Ecology*, 94: 869-879.

