

**R a p p o r t d e s t a g e**  
**M2 Ecologie, Biodiversité et Evolution**  
**Juin 2008**

# **Histoire évolutive de deux traits fonctionnels de plantes**

-

Analyse comparative phylogénétique inter-espèces de la  
surface spécifique foliaire et de la teneur en matière sèche  
foliaire chez les plantes vasculaires terrestres

**Maud Bernard-Verdier**

Responsable de stage : **Eric Garnier**

Encadrant : **Olivier Flores**

Laboratoire : **Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive**



CENTRE D'ÉCOLOGIE  
FONCTIONNELLE  
& ÉVOLUTIVE

*Montpellier, France*

## Sommaire

Introduction .....	3
Matériel et méthodes .....	7
1. Assemblage de la base de données Phylotraits .....	7
2. Construction du super-arbre phylogénétique .....	8
3. Analyses .....	9
Distribution des traits et patrons observables.....	10
Histoire évolutive des traits : conservatisme et diversification des traits dans la phylogénie .....	10
Corrélations entre les deux traits et effet de la forme de croissance .....	12
Historique de la corrélation entre les deux traits.....	13
Résultats .....	14
1. Distributions des traits dans la base Phylotraits .....	14
Distribution et normalité .....	14
Distributions dans les sous-classes.....	15
2. Analyses univariées.....	16
a. Effet de la classification taxonomique .....	16
b. Histoire évolutive des traits : conservatisme et dispersion le long du super-arbre.....	16
Amplitude des divergences à l'échelle de l'arbre entier .....	16
Amplitude de divergence et indice de contribution le long du super-arbre	16
Identification des nœuds les plus contributeurs à la diversité des traits.....	17
3. Analyses bivariées.....	19
Corrélations entre les deux traits et effet de la forme de croissance .....	19
Corrélations entre les patrons d'évolution des deux traits .....	23
Discussion .....	25
a. Un conservatisme fort de la TMS dans les niveaux taxonomiques supérieurs	25
b. Signal phylogénétique à l'échelle du super-arbre .....	26
c. Patrons d'évolution : conservation et diversification des traits dans la phylogénie .....	27
d. Corrélation SSF/TMS.....	28
e. Corrélation des variations de trait dans l'évolution .....	29
Conclusion.....	31
Références bibliographiques .....	32
Annexe A : Familles résolues dans le super-arbre .....	35
Sources : .....	35
Annexe B : Formes de croissances dans Phylotraits .....	36
Annexe D : Contrastes Phylogénétiquement Indépendants (PIC) .....	36
Annexe C : Indice de Contribution .....	36
Annexe E : Résultats supplémentaires du modèle GEE.....	37
Annexe F : Super-arbre et contributions majeures.....	39
Résumé.....	40
Abstract .....	40

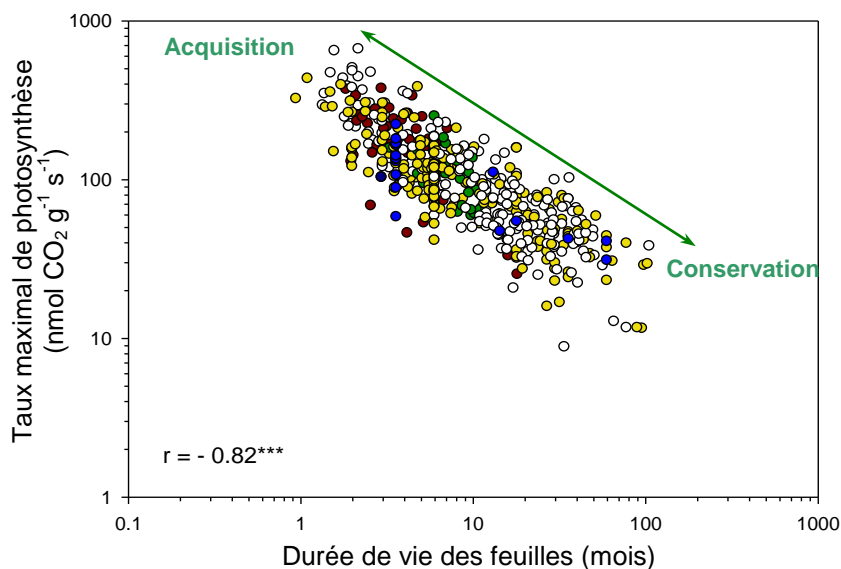
## Introduction

Décrire fonctionnellement les interactions entre organismes et environnement est un enjeu majeur de l'écologie végétale. Dans le contexte actuel des changements rapides de l'environnement à l'échelle planétaire (Vitousek *et al.*, 1997 ; *Millenium ecosystem assessment*, 2005), il apparaît crucial de comprendre les relations entre la distribution spatiale des espèces et les facteurs qui l'influencent, afin de prédire l'évolution future des communautés végétales et du fonctionnement des écosystèmes.

La description taxonomique d'une espèce par des binômes latins apporte peu d'information en termes de fonctions ni d'interactions avec le milieu et avec les autres espèces, ce qui a conduit au développement d'une approche fonctionnelle complémentaire pour la description des organismes (Grime, 1979). Cette approche se fonde sur l'utilisation de « traits fonctionnels » définis comme toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurable à l'échelle de l'individu, sans référence à l'environnement, et intervenant dans la valeur adaptative, ou *fitness*, de l'espèce (Violle *et al.*, 2007). Un lien entre le trait et une fonction biologique doit avoir été clairement établi par des études physiologiques (e.g. Roderick *et al.*, 1999). Des marqueurs fonctionnels peuvent être alors utilisés comme substituts de cette fonction, leur mesure étant souvent plus facile et plus rapide. La combinaison de plusieurs traits fonctionnels permet de caractériser de façon plus complète le fonctionnement de la plante et de mettre en relief des stratégies adaptatives de l'espèce (*sensu* Grime, 2001 ; Westoby, 1998). De plus, ces traits pouvant être mesurés de façon identique sur quasiment l'ensemble des espèces végétales terrestres, cette approche permet de s'abstraire de la taxonomie des espèces locales et donc de comparer fonctionnellement différentes espèces et assemblages d'espèces et généraliser des observations faites à l'échelle d'une communauté (Grime, 2002 ; Keddy *et al.*, 1992 ; McGill *et al.*, 2006 ; Westoby, 2002). Ainsi, une étude comparative inter-espèces de plusieurs traits fonctionnels et de leurs corrélations chez un grand nombre d'espèces permet d'étendre la description des stratégies, et donc de décrire des tendances générales expliquant le fonctionnement des plantes (Cunningham *et al.*, 1999 ; Niinemets, 2001 ; Vendramini *et al.*, 2001 ; Westoby *et al.*, 2002 ; Wright *et al.*, 2004 et 2005).

Dans ce but, une attention particulière a été portée récemment à l'identification de traits fonctionnels foliaires liés à la stratégie d'utilisation des ressources chez les plantes vasculaires terrestres. À l'aide d'une comparaison interspécifique de ces traits foliaires à l'échelle mondiale, Wright *et al.* (2004) ont mis en évidence une corrélation négative entre la vitesse

maximale d'assimilation du carbone et la durée de vie des feuilles (**Figure 1**). Cette corrélation est interprétée comme un compromis, ou *trade-off*, entre la vitesse d'*acquisition* des ressources et la capacité de *conservation* de cette ressource, qui exercerait une contrainte majeure dans l'évolution de la physiologie des plantes. Cette tendance a été appelée *universal leaf economic spectrum* (Wright *et al.*, 2004) car elle décrit un continuum de stratégies à l'échelle de la feuille qui est comparable aux stratégies de retour sur l'investissement en économie. Ce spectre de stratégies relie deux pôles (**Figure 1**): à une extrémité du spectre se trouvent des espèces à croissance lente dont la stratégie est plutôt axée sur la conservation à long terme des nutriments dans la plante, alors qu'à l'autre extrémité, des espèces à croissance rapide font preuve d'une stratégie favorisant l'efficacité d'acquisition des nutriments, avec un *turn-over* élevé des feuilles.



**Figure 1: Universal leaf economic spectrum.** Figure copiée de Wright *et al.* (2004) *Nature* 428: 821.

Corrélation interspécifique entre le taux maximal d'assimilation carbonée et la durée de vie des feuilles. Chaque cercle représente une espèce. Les traits foliaires ont été mesurés dans plus de 5 biomes différents (couleurs) allant de la forêt tropicale aux toundras nordiques.

Un des traits fonctionnels foliaires ayant contribué à la description de ce *leaf economic spectrum* est la surface spécifique foliaire (SSF). La SSF (m<sup>2</sup>.kg<sup>-1</sup>) est la surface foliaire divisée par la masse sèche de la feuille, c'est-à-dire la surface d'interception lumineuse par unité de masse sèche foliaire (Poorter et Garnier, 1999). Elle est corrélée positivement au taux d'assimilation carbonée et au taux de croissance relative de la plante (Garnier *et al.*, 2004 ; Wright *et al.*, 2004) et négativement à la durée de vie des feuilles (Westoby *et al.*, 2002). Typiquement, une grande feuille fine aura une SSF élevée, contrairement à une feuille étroite et épaisse. Ce trait a été mesuré sur une vaste gamme d'espèces, permettant de réunir des bases de données conséquentes utilisable dans des études comparatives inter-espèces à grande échelle (Wright *et al.*, 2004 ; Niinemets *et al.*, 2001 ).

La SSF peut se décomposer en fonction d'autres traits foliaires tels que l'épaisseur de la feuille et la teneur en matière sèche (TMS en mg/g). En effet, Vile *et al.* (2005) ont montré que l'épaisseur de la feuille pouvait être approchée par  $(SSF \times TMS)^{-1}$  dans le cas des feuilles laminaires. À épaisseur de feuille égale, la SSF est donc inversement corrélée à la TMS.

La TMS est le rapport entre la masse sèche et la masse fraîche des feuilles. Elle constitue une approximation de la densité des tissus foliaires (lorsque la feuille est peu lacuneuse), et est positivement liée à la rétention des nutriments dans la feuille (Garnier *et al.*, 2004). La TMS permet notamment de caractériser la structure anatomique de la feuille en termes de quantité relative des tissus structuraux et conducteurs, plus denses, par rapport aux tissus photosynthétiques (Garnier et Laurent, 1994 ; Von Arendonk, 1994). Une feuille dense et à vaisseaux épais aura une forte TMS, contrairement à une feuille riche en tissus photosynthétiques. Une forte TMS est souvent associée à une durée de vie longue des feuilles, car elle confère une meilleure résistance mécanique aux dégradations par la sécheresse, les frottements (vent), et peut également être un facteur limitant l'herbivorie.

Ces deux traits ont été identifiés comme étant à la fois (i) les plus représentatifs du spectre de stratégies d'acquisition de ressources, (ii) les plus stables à l'intérieur d'une même espèce (variations de la SSF d'un facteur 2 à 3 au sein d'une espèce, contre 3 à 50 entre; Westoby *et al.*, 2002), et (iii) aisément mesurables par des protocoles standardisés (Cornelissen *et al.*, 2003 ; Garnier *et al.*, 2001). La combinaison de ces deux traits permet de caractériser la fonction d'acquisition des ressources de chaque espèce, et de situer celle-ci en terme de stratégie le long du spectre économique foliaire. Par exemple, les plantes à stratégie d'acquisition et de croissance rapide auront tendance à avoir une SSF élevée et une TMS faible.

Les traits fonctionnels intervenant, par définition, dans la valeur sélective d'une espèce, ils sont soumis à la sélection naturelle. La distribution de leurs valeurs actuelles résultent de processus à la fois contemporains et passés, pouvant être adaptatifs, c'est-à-dire entraînés par la sélection naturelle, aussi bien que non adaptatifs. L'histoire évolutive d'un trait s'est donc construite selon un ensemble de processus, souvent difficilement distinguables (Blomberg et Garland, 2002 ; Hansen et Orzack, 2005 ; Ackerly, 2004). L'empreinte de cet héritage évolutif dans la distribution actuelle d'un trait est appelée *signal phylogénétique*, qui est défini comme la tendance qu'ont des espèces phylogénétiquement proches à se ressembler plus que des espèces éloignées (Blomberg et Garland, 2002). Le niveau du signal phylogénétique d'un trait témoigne du degré de *conservatisme* de celui-ci au sein de la phylogénie (Ackerly, 2004 ; Blomberg et Garland, 2002), c'est-à-dire l'apparente stabilité de ce trait dans certains clades de la phylogénie autour d'une valeur moyenne différente de la

moyenne totale, et avec une variance intra-clade significativement inférieure à la variance inter-clade.

Depuis une vingtaine d'années, de nombreuses méthodes d'analyse comparative ont examiné la distribution des valeurs de trait en prenant en compte leur histoire évolutive (Felsenstein, 1985 ; Hansen *et al.*, 1996 ; Martins, 1997; Paradis et Claude, 2002). Cette approche a profité du développement des phylogénies moléculaires pour un grand nombre de clades, notamment grâce à la constitution de banques de données de séquences génétiques. A l'aide de ces méthodes, il est possible d'examiner le signal phylogénétique et d'estimer les patrons d'évolution de chaque trait. Une telle quantification permet de détecter le conservatisme ou, au contraire, la surdispersion du trait dans les différents clades d'une phylogénie. Dans une approche bivariée parallèle, ces méthodes permettent également d'étudier l'évolution de la corrélation entre deux traits.

Dans la littérature, il existe des indices montrant que la TMS serait plus conservée dans l'évolution que la SSF. De plus, étant donné la relation mécaniste décrite plus haut entre la TMS, la SSF et l'épaisseur des feuilles, on peut s'attendre à ce que les variations de la SSF soient corrélées négativement à celle de la TMS au cours de l'évolution. La comparaison des patrons d'évolutions de la TMS et de la SSF permettra de tester cette corrélation et de décrire l'évolution de la relation entre ces deux traits.

Quelle part de la variabilité actuelle de la SSF et de la TMS peut-elle être attribuée aux liens de parenté entre espèces ? Comment l'histoire évolutive d'un trait comme la SSF est-elle liée à celle d'un autre comme la TMS ?

En utilisant des méthodes d'analyse comparative phylogénétiques sur une base de données mondiale de SSF et de TMS comprenant 1579 espèces de plantes vasculaires terrestres, nous avons essayé de répondre à ces questions. Notre étude comporte 4 volets :

1. Estimer le signal phylogénétique présent dans la distribution actuelle des deux traits à l'échelle mondiale
2. Caractériser les patrons évolutifs des deux traits
3. Décrire la corrélation entre les deux traits en prenant en compte la dépendance phylogénétique des espèces
4. Décrire la corrélation entre les patrons d'évolution des deux traits

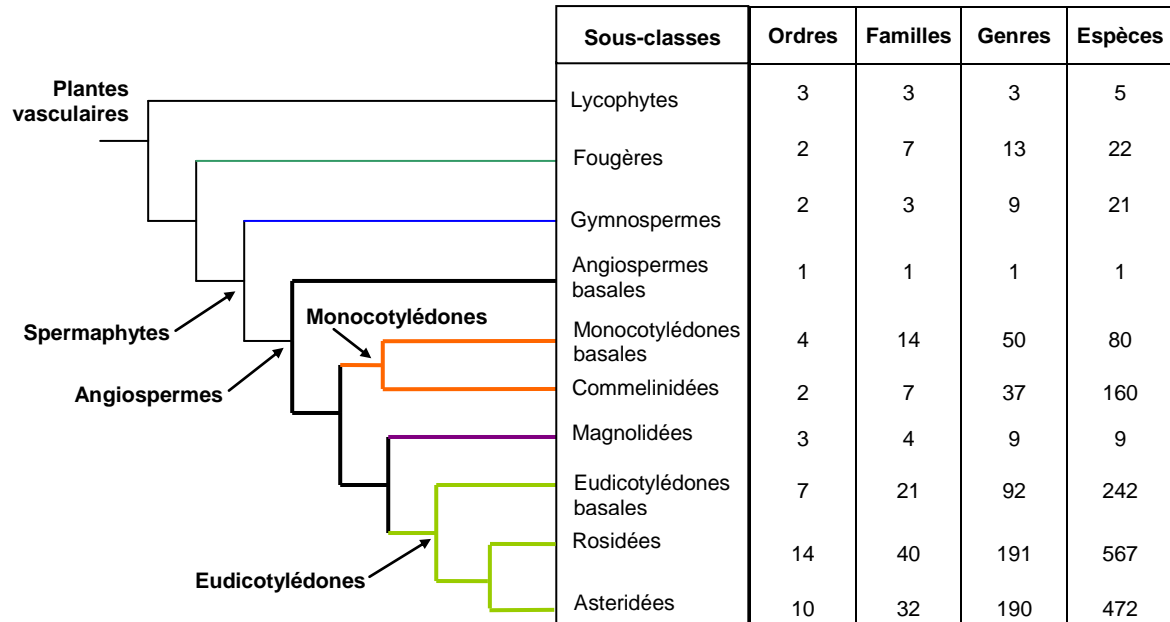
# Matériel et méthodes

L'étude s'est déroulée en 3 étapes successives :

1. Assemblage de la base de données de traits « *Phylotraits* »
2. Construction d'un super-arbre correspondant aux taxa dans *Phylotraits*
3. Analyses univariées et bivariées de l'histoire évolutive des deux traits

## 1. Assemblage de la base de données Phylotraits

Une base de données mondiale de traits foliaires, baptisée *Phylotraits*, a été constituée. Elle réunit des bases de données existantes (*Glopanet* : Wright *et al.*, 2004 ; *Leda* ; *Plantraits* : Garnier *et al.*, 2006), ainsi que des données issues de la littérature, ou bien non publiées et transmises directement par les auteurs. *Phylotraits* renseigne des traits foliaires mesurés sur 1992 espèces, 595 genres et 134 familles de plantes vasculaires terrestres appartenant aux Gymnospermes, Angiospermes, Fougères et Lycophytes (**Figure 2**). Les traits ont été mesurés *in situ* à l'échelle mondiale selon des protocoles standardisés (Garnier *et al.*, 2001). Un maximum de données ont été assemblées sous la contrainte que les deux traits d'intérêt aient été mesurés sur les mêmes sites. Lorsqu'il y avait plusieurs mesures d'un même trait par espèce, la moyenne arithmétique du trait a été utilisée.



**Figure 2 : Phylogénie simplifiée des grands embranchements des « sous-classes » de plantes vasculaires et représentation dans *Phylotraits* en termes de nombre d'ordres, de familles, de genres et d'espèces.**

Le terme « basale », comme dans « Monocotylédones basales », fait référence à un groupe paraphylétique branché à la base d'un groupe monophylétique. Les sous-classes utilisées dans les modèles d'ANOVA distinguent différents embranchements au sein des Rosidées (basales, I et II) et des Astéridées (basales, Campanuliidées, Lamiidées) afin d'équilibrer les effectifs des groupes. Les Angiospermes représentent 85% des genres de *Phylotraits*, ce qui est proche des 95% dans la nature (selon les Royal Botanical Gardens de Kew)

La teneur en matière sèche foliaire (TMS) et la surface foliaire spécifique (SSF) ont été mesurées sur toutes les espèces de la base selon des protocoles standardisés (Garnier *et al.*, 2001). La surface, masse sèche, masse fraîche et teneur en azote foliaire ont également été mesurés sur une majeure partie des espèces de la base. Des informations supplémentaires comme la forme de vie selon la classification de Raunkiaer (1934), la forme de croissance (arbre, arbuste, herbacée non graminioïde, graminioïde<sup>1</sup>, liane ou plante grimpante, succulente, fougère) et la voie photosynthétique (C3, C4, CAM) ont été ajoutées par recherche systématique dans des flores numériques en ligne ou des flores « papiers » (Testi, 2008).

## 2. Construction du super-arbre phylogénétique

Un super-arbre phylogénétique des espèces de *Phylotraits* a été construit sous R (*R development core team*, 2005) à l'aide du *package ape* (Paradis, 2005). Un super-arbre est un assemblage de plusieurs phylogénies moléculaires indépendantes.

Le super-arbre des Gymnospermes de Chaw (2000) a été utilisé comme « squelette » de départ sur lequel ont été greffés les super-arbres des Fougères de Smith (2006) et des Angiospermes de Davies (Davies *et al.*, 2004), l'ensemble ayant été modifié pour être résolu au niveau de la famille.

La phylogénie intra-famille résolue au niveau du genre a ensuite été ajoutée pour 11 familles d'Angiospermes (annexe A), sélectionnées en fonction de deux critères : (i) leurs espèces représentaient plus de 2% des espèces de *Phylotraits*, (ii) leurs genres dans *Phylotraits* représentaient au moins 5% des genres connus pour cette famille selon la classification des Royal Botanical Gardens de Kew. Ces phylogénies intra-familles ont été codées au format Newick (format texte permettant de coder un graphique de hiérarchisation des taxa de type « arbre » à l'aide de parenthèses) à partir de publications récentes (**annexe A**), et ajoutées une à une aux extrémités du super-arbre. Les hypothèses phylogénétiques les plus consensuelles ont été utilisées, c'est-à-dire, lorsqu'ils étaient disponibles, les arbres où seuls les nœuds retrouvés dans plus de 95% des alternatives phylogénétiques ont été conservés.

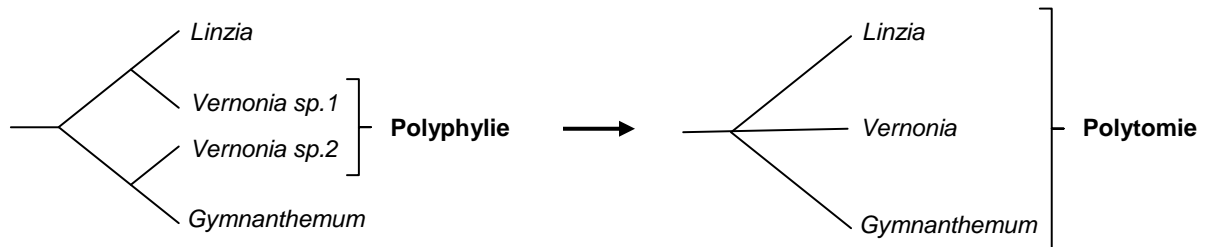
Lorsque des genres apparaissaient comme polyphylétiques dans les phylogénies moléculaires publiées, c'est-à-dire qu'ils ne constituaient pas à eux seuls un clade issu d'un ancêtre commun, les clades contenant ces genres ont été systématiquement transformés en polytomies (plus de 2 branches issues d'un même nœud ; **Figure 3**). Lorsque seulement une faible minorité d'espèces étaient paraphylétiques, seul le cœur monophylétique du genre a été conservé et les autres branches ont été ignorées.

---

<sup>1</sup> Herbacées ressemblant aux Poaceae. Regroupe les familles des Poaceae, Cyperaceae et Juncaceae (distribution des traits dans les différentes formes de croissances de *Phylotraits* décrite en **annexe B**)



Les genres de Phylotraits pour les familles codées n'étant pas toujours renseignés dans les phylogénies publiées, seulement une partie des genres ont pu être conservés pour les 11 familles sélectionnées (**Table 3**; % de genres placés dans la phylogénie). Au total, 64 % des genres appartenant à ces 11 familles ont pu être placés sur le super-arbre, soit une perte de 413 espèces de notre base de données initiale, qui s'est donc trouvée réduite à 1579 espèces.



**Figure 3 : Exemple de polyphyly du genre *Vernonia* (Asteraceae) et de sa transformation en polytomie dans le super-arbre (d'après Funk *et al.*, 2005).**

Par défaut, dans toutes les autres familles, les genres ont été ajoutés sous forme de polytomies (tous les genres branchés sur un même nœud « famille »). De même, dans toutes les familles, les espèces ont été systématiquement placées en polytomies sur chacun des genres correspondant. De par la construction composite du super-arbre, les longueurs de branches n'ont pas pu être conservées.

Le super-arbre phylogénétique comportait au final 642 nœuds internes et 1579 feuilles, ou nœuds terminaux, correspondant aux espèces renseignées dans Phylotraits.

### 3. Analyses

Dans un premier temps, une série d'analyses descriptives des données a permis de mettre en relief les différents patrons de distribution observables en fonction de la classification taxonomique. Puis, les patrons d'évolution de chacun des deux traits ont été reconstruits et étudiés le long du super-arbre. Par la suite, la relation entre les deux traits ainsi que l'influence du facteur forme de croissance ont été analysés (une analyse détaillée des relations entre forme de vie, formes de croissance et traits a fait l'objet d'un travail réalisé en collaboration avec B. Testi et ne sera pas détaillée ici). Ces analyses bivariées ont été réalisées en prenant en compte ou non l'information phylogénétique, ce qui a permis de tester s'il y avait un effet phylogénétique dans la relation SSF-TMS. Enfin, les patrons d'évolution des deux traits ont été comparés afin d'envisager l'histoire évolutive des stratégies d'acquisition des ressources. La plupart des analyses ont été réalisées avec le logiciel R. Les analyses

utilisant l'information phylogénétique ont été effectuées avec des longueurs de branches considérées comme uniformes (valeur arbitraire de 1).

### a. Analyses univariées

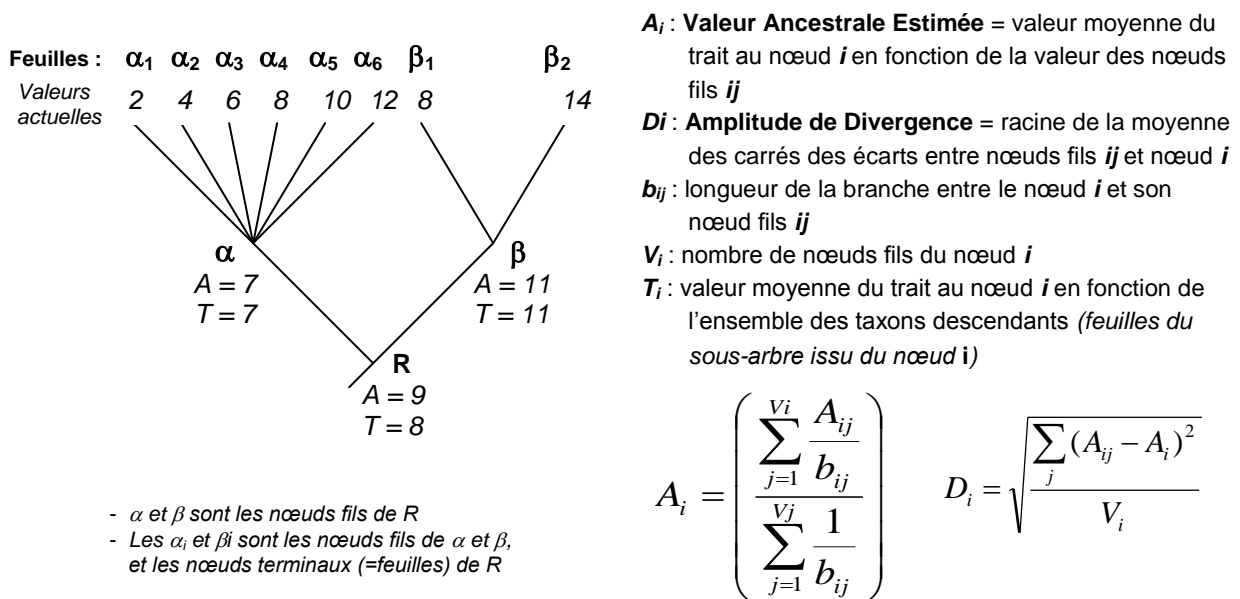
#### *Distribution des traits et patrons observables*

La distribution des traits ne vérifiant pas l'hypothèse de normalité, les données ont été transformées par le logarithme afin de s'approcher au mieux d'une distribution normale. Ces transformations ont été utilisées dans l'ensemble des analyses.

Des modèles linéaires de type ANOVA hiérarchique à effets emboîtés ont été utilisés pour tester l'effet de la classification taxonomique en genre/famille/ordre/sous-classe (selon **Figure 2**). L'effet de la forme de croissance sur la distribution actuelle des traits a également été envisagée en parallèle (Testi, 2008).

#### *Histoire évolutive des traits : conservatisme et diversification des traits dans la phylogénie*

Le patron d'évolution de chacun des deux traits a été analysé à l'aide du module « Analyses of traits » du logiciel Phylocom (Webb *et al.*, 2007). Ces analyses se fondent sur la reconstruction des états ancestraux du trait à chaque nœud du super-arbre à partir des valeurs de trait des espèces actuelles, selon la méthode de Felsenstein (1985) (**Figure 4**). La distribution de ces valeurs de trait, actuelles et passées, au sein du super-arbre a ensuite été étudiée et décrite en termes de patrons de conservatisme ou de sur-dispersion du trait dans les différents clades.



**Figure 4 : Méthode de calcul des valeurs ancestrales estimées ( $A_i$ ) et de l'amplitude de divergence ( $D_i$ ) d'un trait continu à un nœud donné, selon Felsenstein (1985).** Exemple d'arbre à 3 nœuds internes ( $R$ ,  $\alpha$  et  $\beta$ ) et 8 feuilles. On voit que la valeur de  $A$  est différente de la moyenne classique  $T$  pour le nœud  $R$ .

Une valeur ancestrale du trait ( $A_i$ ) a été estimée à chaque nœud par la méthode de Felsenstein (1985; **Figure 4**), qui est fondée sur un modèle d'évolution de type Brownien. Le calcul des  $A_i$  est de type algorithmique. Il commence au niveau des feuilles et remonte les branches de l'arbre jusqu'à la racine.

L'amplitude de la *divergence* du trait au niveau de chaque nœud ( $D_i$ ) a été calculée à partir de valeurs ancestrales estimées (**Figure 4**; Moles *et al.*, 2005 ; Ackerly, 2004b). Ces deux valeurs sont comparables respectivement à une moyenne et à un écart-type, si ce n'est qu'elles sont calculées en utilisant uniquement les valeurs des nœuds fils issus d'un nœud focal, et non de l'ensemble des taxons descendants. Ainsi, cette méthode donne un poids égal aux nœuds fils, quelle que soit la diversité des clades issus de ceux-ci.

La significativité de la valeur ancestrale estimée ( $A_i$ ) et de la divergences ( $D_i$ ) à un nœud  $i$  a été testé en réalisant des permutations aléatoires des feuilles du super-arbre ( $n=9999$ ), afin d'estimer la probabilité d'obtenir ces valeurs au hasard. Si pour un grand nombre de permutations le  $D_i$  est inférieur au  $D_i$  observé, alors la divergence est significativement élevée et indicatrice d'une étape de *diversification* du trait dans les branches descendantes du nœud  $i$ . Au contraire, une faible proportion de permutations pour lesquelles le  $D_i$  est inférieur au  $D_i$  observé révèle plutôt une divergence significativement faible et un certain *conservatisme* de la valeur du trait dans les branches descendantes du nœud  $i$ .

La moyenne et le coefficient de variation des amplitudes de divergence sur l'arbre entier a été calculées pour chacun des deux traits. Cette approche permet de quantifier le conservatisme du signal phylogénétique pour chaque trait à l'échelle de la phylogénie complète (Ackerly, 2004b; Webb *et al.*, 2007).

Un *Indice de Contribution* (CI) a été attribué à chaque nœud, permettant d'ordonner les nœuds selon la quantité de variance actuelle qu'ils expliquent (selon Moles *et al.*, 2005). Le CI d'un nœud représente la part de variance actuelle du trait expliquée par la divergence à ce nœud (voir l'**annexe C** pour plus de détails).

Des *contrastes phylogénétiquement indépendants* (PIC ; Felsenstein 1985) ont été calculées pour les deux traits à chaque nœud (détail du calcul en **Annexe D**). Ces contrastes, calculés par une simple soustraction des valeurs de traits des nœuds fils, permettent d'estimer la quantité de variation d'un trait à chaque nœud, qui peut être positive ou négative selon le sens de la soustraction. Dans le cas présent concernant deux traits, *Phylocom* procède en

fixant le calcul des PIC de la SS de façon à ce qu'ils soient toujours positifs, et applique le même sens de soustraction pour le calcul des PIC de la TMS, révélant ainsi des tendances évolutives locales inverses ou non entre les deux traits. En effet, lorsque la TMS et la SS varient inversement dans les branches filles d'un nœuds, alors leurs valeurs de PIC ont auront un signe opposé. Les PIC des nœuds portant des polytomies sont résolus dans *Phylocom* selon la méthode de Pagel (1992).

## b. Analyses bivariées

### *Corrélations entre les deux traits et effet de la forme de croissance*

Les relations entre SSF et TMS ont été testées par des modèles linéaires « classiques » (Gaussien supposant l'échantillon i.i.d.) prenant en compte l'effet du facteur « forme de croissance » :

a. une régression linéaire expliquant la SSF par la TMS :

$$\log(\text{SSF})_i = \mathbf{m} + \alpha \cdot \log(\text{TMS})_i + \varepsilon_i$$

avec  $\mathbf{m}$  un effet moyen constant,  $\alpha$  coefficient de régression et  $\varepsilon$  le terme d'erreur

$i$  : observation variant dans [1,n]

$n$  : nombre total d'observations (1579 espèces)

$k$  : indice « forme de croissance » variant de 1 à 7 dans l'ensemble = {Fougères, Herbacées non graminoides, Graminoides, Arbres, Arbustes, Succulentes, Lianes}

b. une ANCOVA avec le facteur continu emboîté dans le facteur discret « forme de croissance » :

$$\log(\text{SSF})_{ik} = \mu_k + \alpha_k \cdot \log(\text{TMS})_{ik} + \varepsilon_i$$

avec  $\varepsilon \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2)$  terme d'erreur pour le modèle linéaire classique

La non-indépendance phylogénétique des données a été prise en compte grâce à la méthode des *Generalized Estimating Equations* (GEE ; Liang et Zeger, 1986; Martins *et al.*, 1997; Paradis et Claude, 2002). Cette méthode se fonde sur un modèle linéaire généralisé (GLM) classique, pour lequel les résidus suivent une loi multi-normale dont la matrice de variance-covariance est calculée selon les distances phylogénétiques entre espèces échantillonnées. L'hypothèse  $\varepsilon \sim N(\mathbf{0}, \sigma^2 \mathbf{I})$  du modèle linéaire classique est remplacée par  $\varepsilon \sim N(\mathbf{0}, \Sigma)$ , où  $\Sigma$  est la matrice de variance-covariance prenant en compte les distances phylogénétiques.

Les deux méthodes, avec ou sans prise en compte de la phylogénie, ont ensuite été comparées après calcul de la déviance résiduelle.

### *Historique de la corrélation entre les deux traits*

Afin d'étudier la relation entre les variations de la TMS et celle de la SSF au cours de l'Evolution , un modèle de régression linéaire a été ajusté sur les valeurs de PIC calculées pour ces deux traits à chaque nœud du super-arbre.

Par construction, les PIC de la SSF ont pour moyenne zéro, il a donc fallu forcer la droite de régression à passer par l'origine (Beaulieu *et al.*, 2007 ; Garland *et al.*, 1992) avec un modèle du type :  $\text{pic(SSF)} = \beta \cdot \text{pic(TMS)} + \epsilon$ .

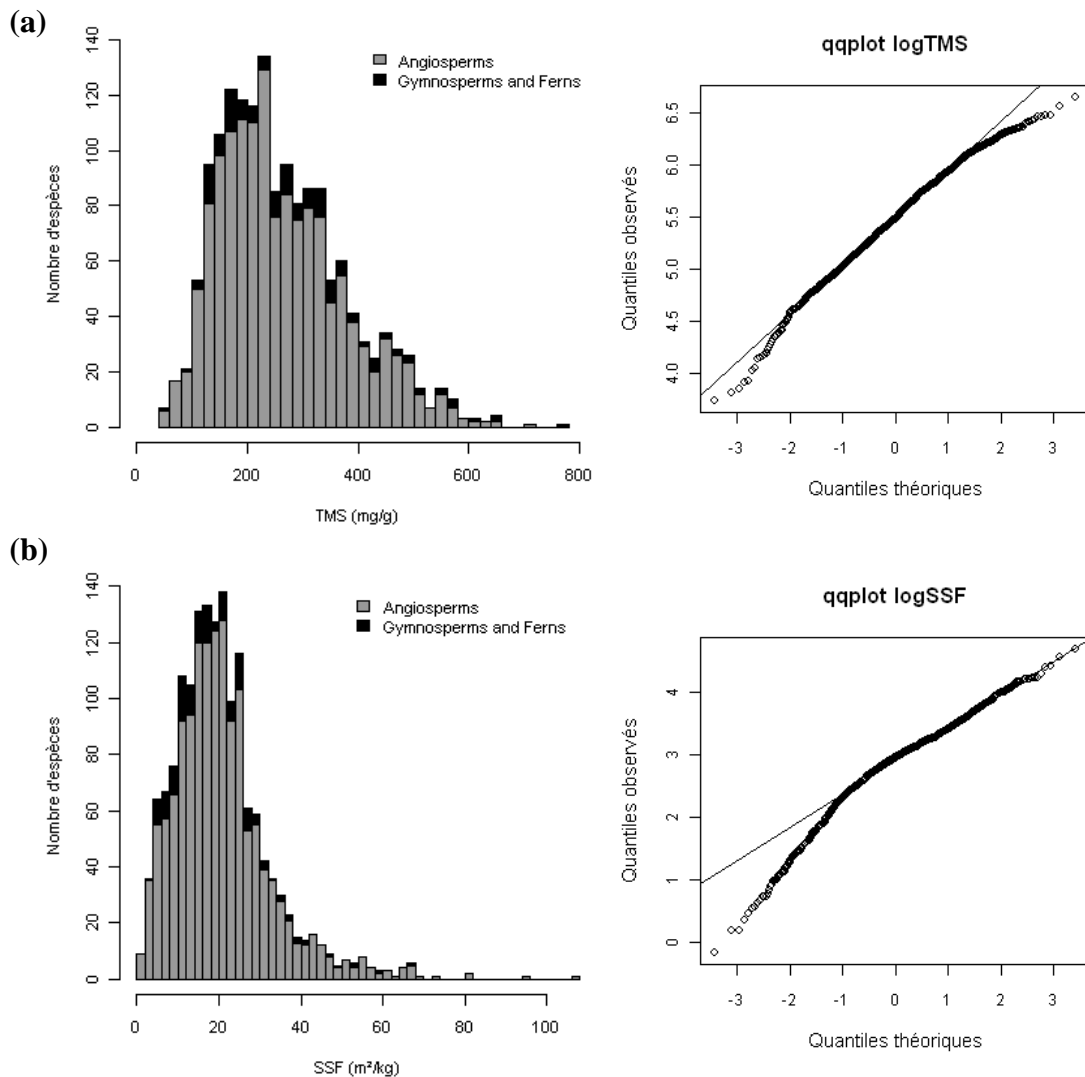
De plus, les indices de contribution ainsi que les amplitudes de divergence des nœuds pour la TMS et pour la SSF ont été comparés grâce à un test de Spearman (*Spearman's rank test*) afin de savoir si la variation d'un trait avait été corrélée à la variation de l'autre au cours de l'évolution, et si les mêmes nœuds avaient contribué de façon identiques aux variances des deux traits.

# Résultats

## 1. Distributions des traits dans la base Phylotraits

### Distribution et normalité

Les deux traits ont des distributions proche d'une distribution normale, bien que biaisées vers les petites valeurs (**Figure 5**), avec une moyenne de 20,64 m<sup>2</sup>/kg et un écart type de 12,02m<sup>2</sup>/kg pour la SSF, et une moyenne de 263,74 mg/g et un écart type de 115.08 mg/g pour la TMS. Les deux variables ont été transformées par le logarithme en base 10. La transformation a efficacement rendue normale la distribution de la TMS (**Figure 5a**) mais n'a pas été aussi efficace pour la SSF qui a tout de même gardé un biais vers les faibles valeurs (Figure 5b).

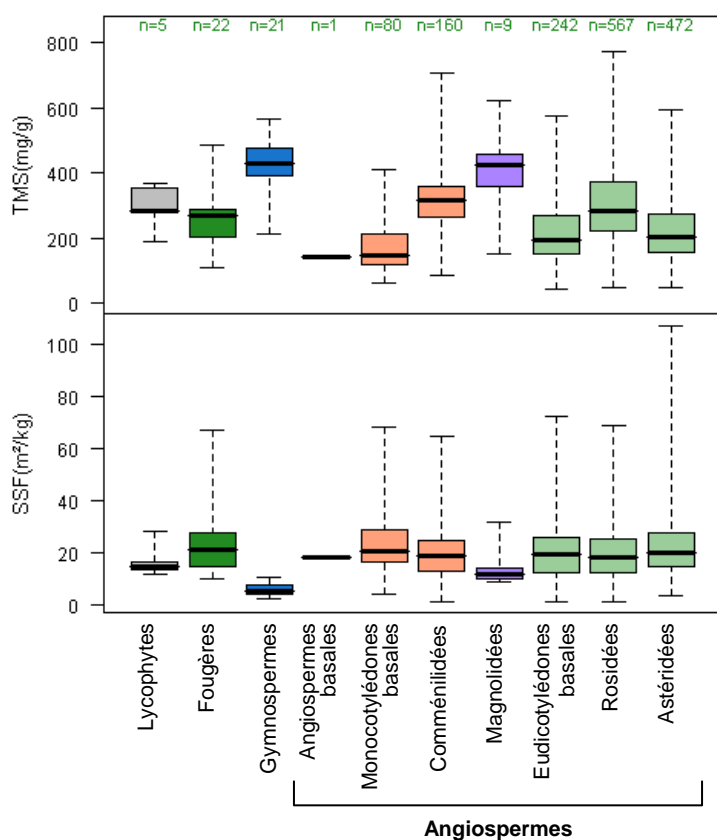


**Figure 5 : Distribution des données brutes et graphique quantiles-quantiles de la variable log transformée pour (a) la TMS et (b) la SSF.**

## Distributions dans les sous-classes

La distribution des deux traits au sein des sous-classes de plantes vasculaires (définies dans **Fig. 2**) est représentée dans la **Figure 6**. On peut voir que bien que les gammes de variation se chevauchent la plupart du temps pour les deux traits, il se dégage certains patrons de distribution. Globalement, la TMS apparaît plus variable entre sous-classes que la SSF. Pour les deux traits, les Eudicotylédones (en vert clair), ainsi que les Monocotylédones Commélinidées (dont font partie les Poales), possèdent les gammes de variation les plus larges, couvrant la quasi-totalité de la variabilité des traits (entre 42 et 775 mg/g pour la TMS et 1.2 et 107.1 m<sup>2</sup>/kg pour la SSF). Ce sont également les groupes les plus abondants dans le jeu de données *Phylotraits* et dans la nature.

Pour les autres sous-classes, on observe des gammes de variations plus étroites, et des tendances différentes entre TMS et SSF. Les groupes se cantonnant à des valeurs de TMS élevées (Gymnospermes et Magnolidées) ont des valeurs de SSF relativement faibles. La tendance inverse semble aussi exister (Monocotylédones basales, Fougères), mais n'est pas aussi marquée. On remarque, de plus, que les gammes de variation de la SSF des Lycophytes, des Gymnospermes et des Magnolidées sont faibles par rapport à la variabilité totale, ce qui n'est pas le cas pour la TMS.



**Figure 6 : Distributions de traits dans les 10 sous-classes de plantes vasculaires terrestres** (cf. Fig. 2). Les « boîtes à moustaches » représentent la médiane (bande noire), l'interquartile (boîte grisée) et les queues de distributions en pointillés. Les effectifs de chaque sous-classe figurent en vert. Les sous-classes sont ordonnées selon la phylogénie présentée en **Fig. 2**. Les Eudicotylédones sont regroupées en vert clair et les Monocotylédones en orange.

## 2. Analyses univariées

### a. Effet de la classification taxonomique

Une première approche pour aborder l'histoire évolutive des traits est de regarder le signal taxonomique, qui est une simplification d'un signal phylogénétique. Nous avons décomposé la classification taxonomique en quatre niveaux hiérarchiques (**Table 1**). La classification taxonomique a un effet très significatif sur la distribution des deux traits ( $p < 0,001$ ), et elle explique 83% de la variabilité de la TMS et 76% de celle de la SSF.

On observe un effet plus important des niveaux inférieurs sur la variabilité de la SSF (19% pour l'effet famille et 36% pour l'effet genre contre 7% pour l'effet sous-classe). A l'inverse, pour la TMS, l'effet des niveaux taxonomiques inférieurs est plus faible que l'effet sous-classe (24% pour l'effet sous-classe, contre 15% pour l'effet famille). L'effet genre est élevé pour les deux traits, ce qui doit être mis en relation avec le peu d'espèces échantillonnées par genres, avec parfois une seule espèce par genre.

**Table 1 : ANOVA hiérarchique à effets emboîtés de quatre niveaux taxonomiques**

ANOVA à effets emboîtés	logTMS	logSSF
~famille <i>in ordre in sous-classe</i>	$r^2 = 0.83^{***}$	$r^2 = 0.76^{***}$
<i>sous-classe</i>	24	7
<i>ordre</i>	18	14
<i>famille</i>	15	19
<i>genre</i>	26	36

L'effet de chaque niveau taxonomique est estimé en % de variance expliquée ; \*\*\* : p-valeur < 0.001

### b. Histoire évolutive des traits : conservatisme et dispersion le long du super-arbre

#### *Amplitude des divergences à l'échelle de l'arbre entier*

La moyenne des amplitudes de divergence est significativement plus faible que ce qui serait attendu par hasard pour les deux traits ( $p < 0,001$  pour 9999 permutations aléatoires), avec un coefficient de variation de 0.87 pour la SSF et de 0,80 pour la TMS.

Le pourcentage de nœuds qui présentent des amplitudes de divergences significativement faibles ( $p < 0,05$ ), c'est-à-dire qui sont plus conservateurs que ce qui pourrait être attendu par hasard, est de 20% pour la TMS et 14 % pour la SSF. Environ 5% des nœuds ont des valeurs de divergence significativement élevées pour la TMS comme pour la SSF.

#### *Amplitude de divergence et indice de contribution le long du super-arbre*

Les graphiques de la **Figure 7** permettent de visualiser pour les deux traits la répartition des valeurs ancestrales attribuées aux nœuds, ainsi que leur indice de contribution, et leur



valeur de divergence, le long du super-arbre. L'axe des abscisses de ces figures indique le nombre d'espèces descendantes (i.e. de feuilles) issues de chaque nœud, qui est un indicateur de la « profondeur » du nœud dans l'arbre. En effet, les nœuds ayant le moins de descendants sont en général les plus externes sur l'arbre (e.g. divergences au niveau des genres) alors que les nœuds ayant le plus de descendants sont en général les plus internes (e.g. divergences entre classes et ordres). Des exceptions à cette tendance générale sont, par exemple, des genres pour lesquels un grand nombre d'espèces sont renseignées, ce qui fait apparaître le nœud du genre pour un nœud assez interne dans cette figure (au maximum 63 espèces pour le genre *Carex*). Un nœud interne est considéré comme récent alors qu'un nœud profond, plus proche de la racine, est en général plus ancien, bien que cette règle ne soit pas toujours vraie et que seules des datations fossiles puissent fournir une estimation des âges.

Les variations des valeurs ancestrales estimées de TMS restent d'amplitude quasi constante, autour d'une moyenne de 262 mg/g, pour un nombre croissant de descendants par nœud (**Fig. 7a**), c'est-à-dire, approximativement, que l'on remonte les nœuds internes de l'arbre. Les variations de la SSF, elles, s'amortissent rapidement dès que les nœuds ont plus d'une trentaine d'espèces descendantes (**Fig. 7d**): les valeurs de SSF se trouvent alors rassemblées autour d'une valeur de 19,6 m<sup>2</sup>/kg avec un écart-type de 5,7 m<sup>2</sup>/kg pour les nœuds à plus de 30 descendants contre un écart-type total de 8,7 m<sup>2</sup>/kg .

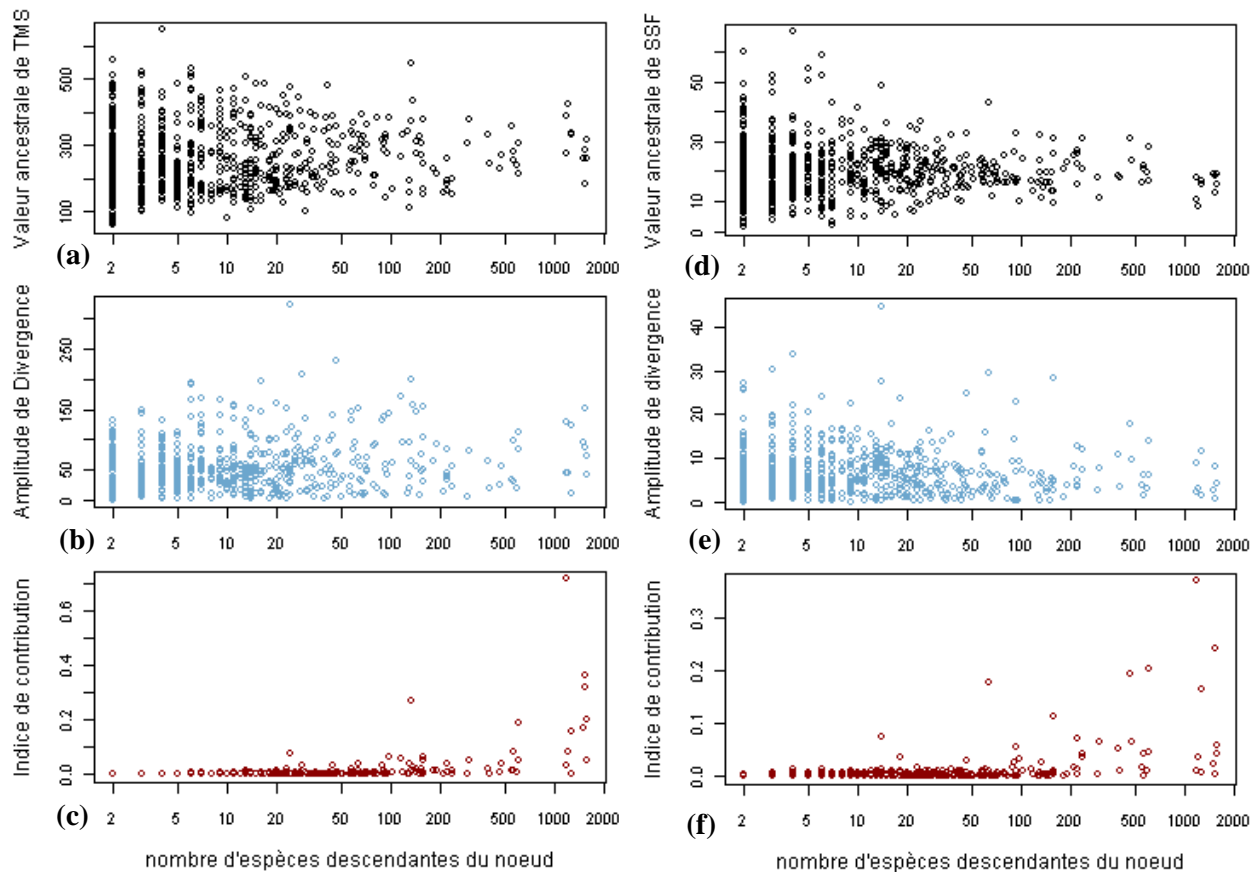
On retrouve les mêmes tendances pour les amplitudes de divergence (**Fig. 7b et 7e**), qui sont réparties de façon homogène le long de l'arbre pour la TMS, alors que pour la SSF leur variabilité semble diminuer vers les nœuds internes, créant la même allure « en entonnoir » sur les **Figures 7d et 7e**.

Les indices de contribution sont distribués de façon hétérogène le long de l'arbre, avec un faible nombre de nœuds ayant une contribution nettement plus élevée que la moyenne, très faible, située à 0,0065 pour la TMS et 0,0006 pour la SSF (**Figures 7c et 7f**). On retrouve des indices de contribution à la SSF encore élevés pour des nœuds entre 50 et 500 descendants, alors que les nœuds les plus contributeurs à la TMS se trouvent regroupés dans les nœuds les plus internes seulement.

#### *Identification des nœuds les plus contributeurs à la diversité des traits*

L'indice de contribution permet de quantifier la part de diversité actuelle d'un trait qui est due à une divergence particulière. L'identification des plus forts contributeurs à la variabilité d'un trait permet d'identifier des événements de diversification du trait dans l'évolution.

Les forts indices de contribution ne correspondent pas toujours à de fortes amplitudes de divergence. En effet, la plupart des forts contributeurs (**Tables 2 et 3**) ont une amplitude de divergence très variable, allant de valeurs proches ou en dessous de la moyenne, située à 50.74mg/g pour la TMS et 6.43 mg/g pour la SSF, à des valeurs très élevées, comme celle de la divergence des Cactaceae qui correspond au maximum de divergence pour la SSF.



**Figure 7 : Répartition des valeurs ancestrales estimées, des amplitudes de divergence et des indices de contribution attribués à chaque nœuds du super-arbre pour (a,b,c) la TMS et (d,e,f) la SSF. L'axe des abscisses est en échelle log et correspond à une estimation de la profondeur de chaque nœud dans l'arbre, les nœuds les plus externes étant plutôt à gauche (faible nombre de descendants), et les nœuds les plus internes à droite.**

Les 10 nœuds ayant le plus contribué à la variabilité actuelle des deux traits ont été identifiés en terme de divergence entre branches filles issues du nœud (**Table 2 et 3 ; super-arbre en annexe E**). Ces contributeurs majeurs sont tous des bifurcations (pas de polytomies). Certains de ces nœuds sont communs aux deux traits. En effet, les maximum de contribution, qui se situent à 0,71 pour la TMS, et à 0,37 pour la SSF (**Table 2 et 3**), correspondent au même nœud. Il s'agit de la divergence au sein des Eudicotylédones, entre l'ordre des Buxales et le noyau des Eudicotylédones (constitué par les Asteridées et les Rosidées ; **Figure 2**). On retrouve également 3 autres contributeurs majeurs communs aux deux traits (en gras dans les

**Table 2 et 3**). Ils correspondent d'une part à des divergences majeures dans la classification, comme la séparation des Gymnospermes du reste des Spermaphytes, et d'autre part à 2 divergences plus récentes situées à la base des Eudicotylédones. Les 4 nœuds en commun sont tous des nœuds relativement internes dans le super-arbre (nombre de descendants supérieur à 611).

Les 6 autres nœuds ayant le plus contribué à la variabilité de la TMS (nombre de descendants compris entre 135 et 1579) correspondent à la fois à des divergences majeures, comme la divergence entre Lycophytes et le reste des plantes vasculaires (**Figure 2**), et à des divergences entre ordres à la base des Eudicotylédones. On identifie une seule divergence au sein d'une famille (*Dalium* au sein des Fabaceae).

Les 6 autres contributions majeures à la variabilité de la SSF correspondent à des nœuds globalement plus externes sur le super-arbre (nombre de descendants compris entre 14 et 470), avec des divergences entre ordres ou entre familles uniquement. On remarque par exemple dans la divergence des Cactaceae une séparation entre des plantes succulentes à faible SSF (Cactaceae et Portulacaceae ; 10,62m<sup>2</sup>/kg) et les Phytolaccaceae à forte SSF (72,26). On ne retrouve pas la racine de l'arbre parmi les 10 plus forts contributeurs à la variabilité de la SSF.

### **3. Analyses bivariées**

#### *Corrélations entre les deux traits et effet de la forme de croissance*

Une relation hyperbolique entre SSF et TMS a pu être ajustée sur les données brutes (**Fig. 8**). Le passage au logarithme de cette relation donne une relation linéaire, ce qui a en partie motivé notre choix d'utiliser les variables transformées log(SSF) et log(TMS) pour tous les modèles linéaires. On peut voir un effet clair des formes de croissance. Les herbacées non graminoides ont des SSF élevées et très variables, et des TMS plutôt faible.

Les espèces ligneuses (arbres et arbustes) ont des SSF plus faibles et moins variables, et des TMS plus fortes. Les graminoides semblent se situer dans le même domaine que les herbacées non graminoides, mais décalées vers des SSF plus faibles et des TMS plus élevées, à l'interface entre la distribution des herbacées et des ligneuses. Les plantes succulentes (en violet) se distinguent clairement de la tendance générales et sont regroupées dans les faibles valeurs de SSF et de TMS.

**Table 2 : Les 10 nœuds du super-arbre ayant le plus contribué à la variabilité actuelle de la TMS.**

Entre parenthèses sont indiquées les valeurs de TMS aux nœuds fils (en mg/g).

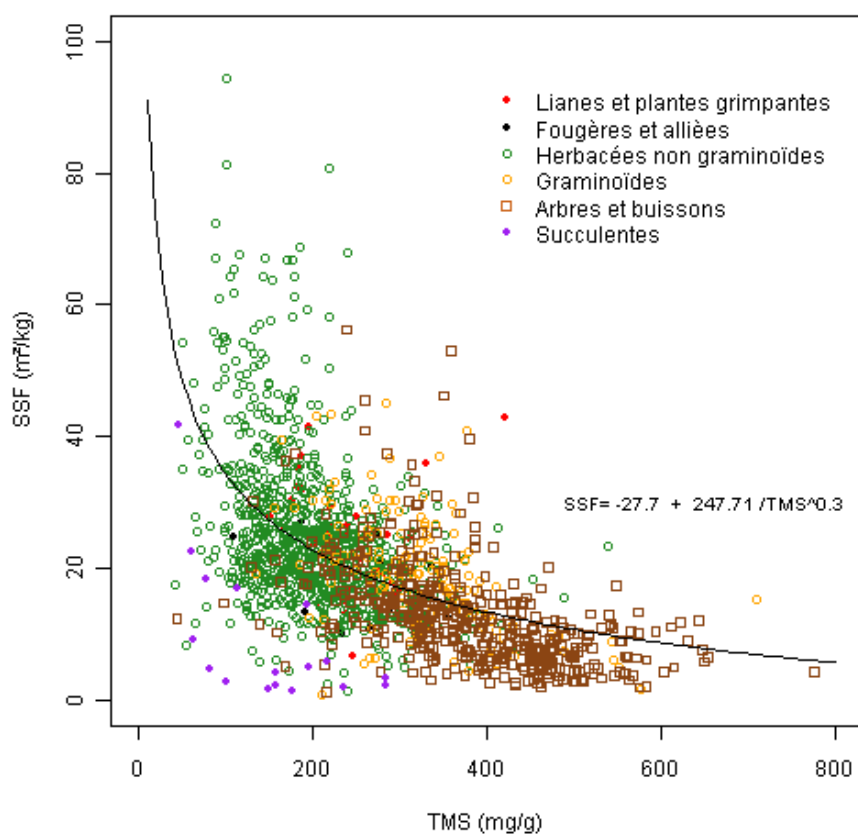
nœud	Nombre de descendants	CI	Div mg/g	Branches divergentes
<b>Divergence des Buxales</b>	1205	0.714	129.5	Divergence entre Buxales (449.2) et le noyau des Eudicotylédones (274.7)
Angiospermes	1535	0.363	87.3	Divergence entre les Angiospermes basales (Nymphéales; 260.1) et le reste des Angiospermes (142.1)
<b>Spermaphytes</b>	1556	0.317	151.3	Divergence entre les Gymnospermes (396.9) et le reste des Spermaphytes (183.9)
Divergence de <i>Dalium</i>	135	0.268	199.9	Divergence entre le genre <i>Dalium</i> (375.5) et le reste des Fabaceae (647.4)
Plantes vasculaires (racine)	1579	0.199	73.0	Divergence entre les Lycophytes (362.0) et le reste des plantes vasculaires (259.5)
<b>Noyau des Eudicotylédones</b>	611	0.187	112.8	Divergence entre le groupe des Dillénales/Santalales (371.4) et le reste du noyau des Eudicotylédones (213.9)
Noyau des Angiospermes	1534	0.168	94.1	Divergence entre les Monocotylédones (198.5) et les Magnoliidées/Eudicotylédones (331.3)
<b>Eudicotylédones</b>	1285	0.160	124.0	Divergence entre les Ranunculales (425.8) et le reste des Eudicotylédones (dont Protéales et Buxales; 250.4)
Divergence des Géraniales	565	0.083	99.2	Divergence entre les Geraniales (217.3) et le reste des Rosidées (357.0)
Divergence des Protéales	1227	0.081	43.6	Divergence entre les Protéales (450.2) et le reste des Eudicotylédones (dont Buxales et geraniales; 389.7)

CI : indice de contribution; Div : Amplitude de divergence; **noeuds communs** aux deux traits en gras.**Table 3 : Les 10 nœuds du super-arbre ayant le plus contribué à la variabilité actuelle de la SSF.**Entre parenthèses sont indiquées les valeurs de SSF aux nœuds fils (en m<sup>2</sup>/kg)

nœud	Nombre de descendants	CI	Div m <sup>2</sup> /kg	Branches divergentes
<b>Divergence des Buxales</b>	1205	0.368	8.7	Divergence entre les Buxales (6.5) et le noyau des Eudicotylédones (18.1)
<b>Spermaphytes</b>	1556	0.242	8.0	Divergence entre les Gymnospermes (7.1) et le reste des plantes à graines (Magnoliids et Angiospermes; 18.4)
<b>Noyau des Eudicotylédones</b>	611	0.203	14.0	Divergences entre le groupe des Dillénales/ Santalales (8.4) et le reste du noyau des Eudicotylédones (28.0)
Divergence des Ericales	470	0.194	17.7	Divergence des Ericales (43.1) et le reste des Asteridées (18.0)
Divergence des Balsaminaceae	63	0.177	29.4	Divergence entre les Balsaminaceae (genre Impatiens; 58.8) et le reste des Ericales (18.3)
<b>Eudicotylédones</b>	1285	0.163	11.4	Divergence entre les Ranunculales (24.1) et le reste des Eudicotylédones (dont Protéales et Buxales; 8.0)
Commélinidées	160	0.114	28.3	Divergence entre Poales (9.5) et Commelinales (49.5)
Divergence des Cactaceae	14	0.075	44.7	Divergence entre les Phytolaccaceae (72.3) et le groupe des Cactaceae/Portulacaceae (10.6)
Campanulidés (Euasterids II)	223	0.071	12.9	Divergence entre les Aquifoliales (genre <i>Ilex</i> ; 9.6) et le groupe des Dipsacales/Apiales/Asterales (27.1) au sein des Campanulidées
Divergence des Zygophyllales	302	0.064	7.8	Divergence entre les Zygophyllales (7.3) et le groupe des Fagales/Rosales/Cucurbitales/Fabales (18.0) au sein des Eurosidiées I.

La régression linéaire expliquant le logSSF en fonction du logTMS est très significative et établit une relation négative entre les deux traits (**Table 4** et **Figure 9**). Cette relation linéaire explique 34% des variations de la SSF. L'ajout de l'effet forme de croissance a nettement amélioré le modèle ( $r^2= 0,51$  ; déviance diminuée de 418.23 à 313.75).

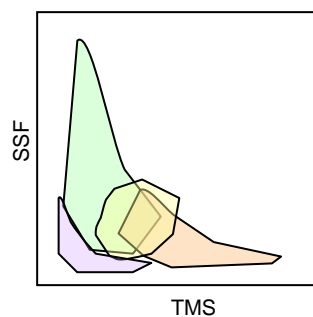
Les herbacées non graminoides suivent de près la tendance générale, très influencée par leur effectif important dans les données (58% d'espèces herbacées non graminoides dans Phylotraits). Les arbres et les arbustes ont des tendances très proches (**Table4**), avec les valeurs de pente les plus élevées (-1,3 ; courbe en pointillés marron sur la **Figure 9**), ce qui correspond à des valeurs de SSF plus faibles que la moyenne pour les fortes valeurs de TMS. Les succulentes ont une pente très proche de la tendance générale, mais décalée vers de faibles valeurs de SSF (ordonnée à l'origine située à 5,97 m<sup>2</sup>/kg contre 7,40 m<sup>2</sup>/kg pour la tendance générale).

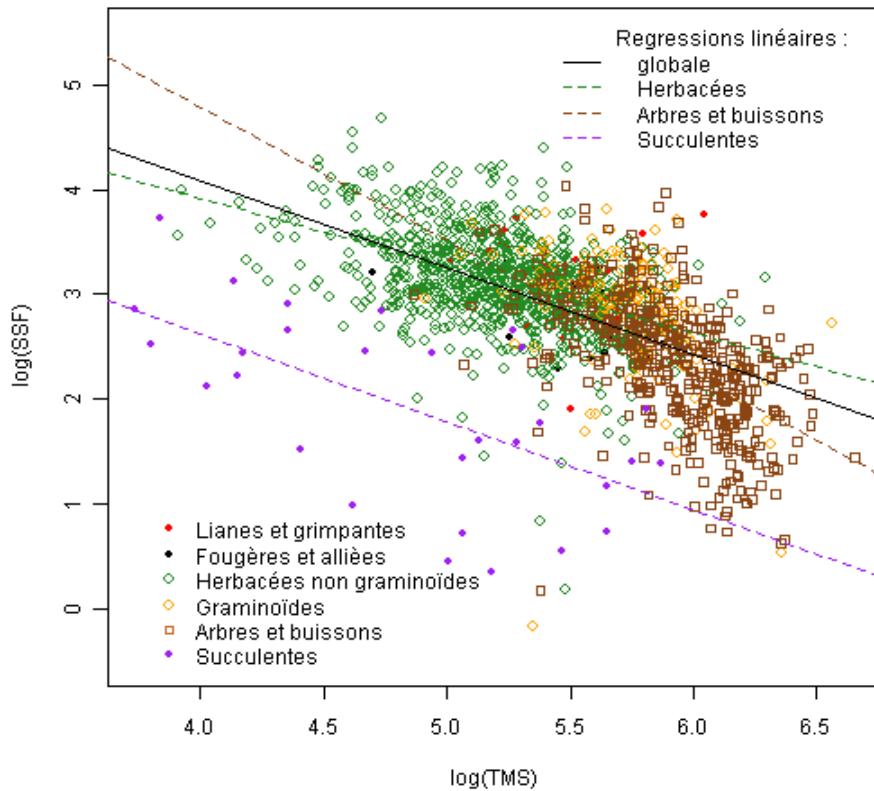


**Figure 8 : Relation hyperbolique entre SSF et TMS ajustée sur les données brutes.**

Chaque point correspond à une espèce de la base Phylotraits. Les couleurs et figurés représentent des forme de croissance différentes. Les herbacées, graminoides ou non, sont représentées par des cercles, les ligneuses (arbres et buissons) sont représentées par des carrés. Les cercles pleins correspondent à des formes de croissances particulières pouvant être herbacées ou ligneuses.

**ci-dessous** : représentation schématique des domaines des 4 formes de croissance majoritaires : herbacées n. gr. (vert), graminoides (jaune), arbres et arbustes (rouge), succulentes (violet).





**Figure 9 : Régression linéaire entre logSSF et logTMS.**

Chaque point correspond à une espèce. Les figurés indiquent la forme de croissance de l'espèce. 4 régressions linéaires ont été tracées : une régression globale (pas d'effet forme de croissance ; en noir) et des régressions sur des sous-jeux d'espèces herbacées (graminoïdes ou non ; en pointillés verts), ligneuses (arbres et arbustes ; pointillés marrons) et de plantes succulentes (pointillés violets).

**Table 4 : Régression linéaire et ANCOVA classiques (sans information phylogénétique)**

Modèle linéaire		int	coef	p	r <sup>2</sup>	Dev	Nobs
logSSF ~ logTMS		7,40***	-0,83***	<0,001	0.34***	418,23	1579
logSSF ~ logTMS	<i>modèle global :</i>	-	-	<0,001	0.51***	313,75	1579
<i>in forme de croissance</i>	Arbres	10,38***	-1,33***				231
	Arbuste	10,02***	-1,32***				205
	Herbacées n.gr.	6,41***	-0,63***				913
	Graminoïdes	8,17***	-0,93***				152
	Lianes	5,15 (ns)	-0,36*				36
	Succulentes	5,97***	-0,84***				29
	Fougères	5,42 (ns)	-0,48**				13

*Herbacées n. gr.* : herbacées non graminoides; *int* : ordonnée à l'origine; *coef* : coefficient de régression; *Dev* : déviance résiduelle du modèle; *Nobs* : nombre d'observations.

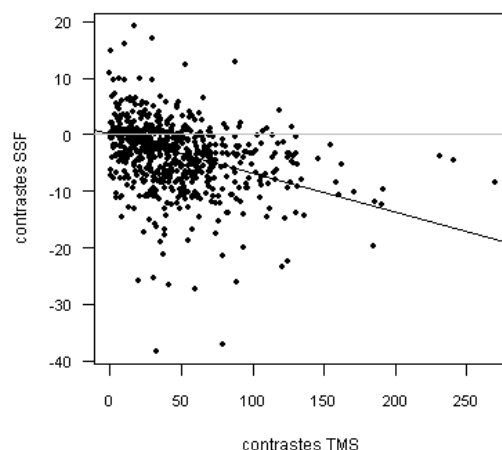
\*\*\* p<0.001, \*\* p<0.01, \* p<0.05, (ns) non significatif : p-valeurs du test de student sur les estimations

La prise en compte des liens phylogénétiques entre espèces par la méthode des GEE ne modifie pas la tendance générale ni la significativité des modèles de régression linéaire et d'ANCOVA (résultats supplémentaires en **annexe E**). En revanche, la déviance résiduelle est fortement diminuée, ce qui indique un meilleur ajustement aux données, en particulier pour le modèle GEE avec effet forme de croissance (déviance résiduelle de 156,69).

## Corrélations entre les patrons d'évolution des deux traits

La régression linéaire entre les PIC de la SSF et de la TMS est significative ( $p < 0,001$ ,  $r^2 = 0,32$ ; **Figure 10**), et montre une tendance négative de pente  $-0,068$  entre les variations de SSF et celles de TMS.

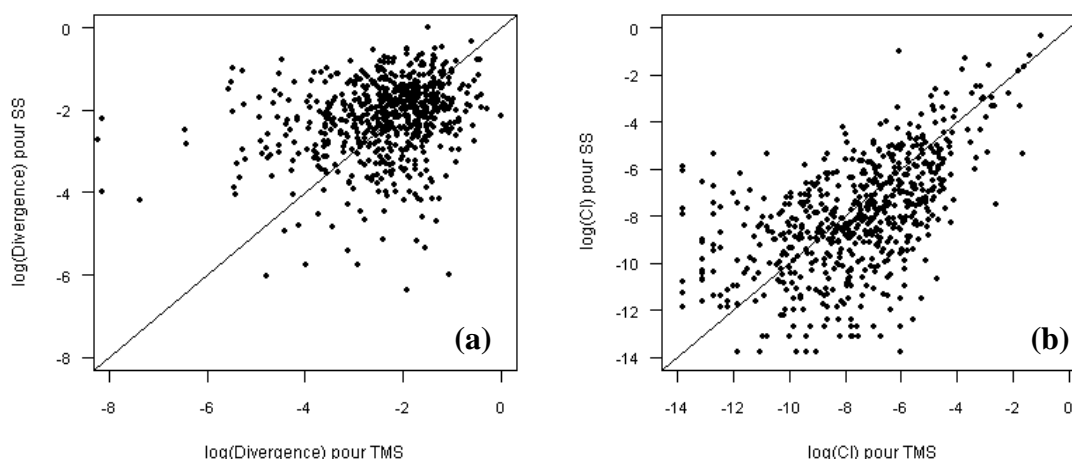
On remarque des points se distinguant nettement de cette tendance, en particulier ceux situés dans le quadrant du haut (PIC de SSF positifs) qui correspondent à des variations de SSF allant dans le même sens que des variations de TMS.



**Figure 10 : Régression linéaire entre les PIC de la SSF et de la TMS.**

La droite  $y=0$  est représentée en gris ; la droite de régression en noir.

La **Figure 11a** montre qu'il n'y a aucune tendance claire entre les divergences de la TMS et celle de la SSF, et qu'elles sont donc globalement découplées. Les points sont distribués quasiment symétriquement de part et d'autre de la droite  $y = x$ , avec une légère forme « en triangle » pointant vers les fortes valeurs de divergence (coin en haut à droite).



**Figure 11 : Relations entre (a) le log des divergences et (b) le log des indices de contribution de logSSF et de logTMS.** La droite ( $x=y$ ) est représentée en noir.

Le test de Spearman montre une corrélation significative mais faible entre l'ordre des amplitudes de divergence pour la SSF et pour la TMS ( $\rho$  de Spearman = 0,24,  $p < 0,001$ ).

La **Figure 11b** montre une tendance plus claire entre les indices de contribution pour la SSF et la TMS, également alignée sur la droite ( $x = y$ ). Ce couplage est confirmé par le test de Spearman qui calcule une corrélation élevée de l'ordre des nœuds selon les CI ( $\rho$  de Spearman = 0.58,  $p < 0.001$  ).

On voit ici plus clairement une allure « en triangle », avec des forts contributeurs qui sont quasiment identiques pour les deux traits. En allant vers les valeurs plus faibles du CI, la distribution des points devient plus diffuse ce qui témoigne d'un découplage entre les faibles contributions à la TMS et à la SSF.



## Discussion

Dans cette étude, à l'aide de méthodes d'analyse comparative phylogénétique, nous avons décrit sur un jeu de donnée de plus de 1500 espèces de plantes vasculaires terrestres, le signal phylogénétique et les patrons d'évolution de deux traits fonctionnels foliaires liés aux stratégies d'acquisition et de conservation des ressources chez les plantes.

Les méthodes utilisées au cours de cette étude reposaient sur plusieurs hypothèses. L'hypothèse de normalité, nécessaire pour les modèles linéaires, n'a pas été parfaitement vérifiée pour la distribution de la SSF. Il serait intéressant de caractériser la distribution de la SSF par une distribution Gamma, qui permettrait de rendre compte du biais vers les faibles valeurs, et de réaliser des analyses comparatives similaires avec des modèles linéaires généralisés ou non linéaires.

Le super-arbre constitue également une hypothèse phylogénétique qui peut être discutée : les différentes méthodes de construction de chaque phylogénie moléculaire (marqueurs génétiques utilisés et méthodes de résolution), ainsi que l'échantillonnage des espèces sont des facteurs influençant la résolution finale de l'arbre. L'utilisation de super-arbres dans des études comparatives phylogénétiques est répandue malgré ces limites, et cette approche bénéficierait d'une homogénéisation des méthodes phylogénétiques et d'une description plus exhaustive des familles de plantes.

Malgré ces limites méthodologiques, nous avons obtenu des résultats clairs, répondant à nos interrogations de départ.

### a. Un conservatisme fort de la TMS dans les niveaux taxonomiques supérieurs

La distribution des valeurs de trait dans les différents niveaux taxonomiques montre que la SSF a un « signal taxonomique » globalement plus faible que la TMS. On observe un effet plus fort de l'appartenance à des niveaux taxonomiques supérieurs pour la TMS (**Table 1**), donc des divergences majeures dans la distribution du trait qui ont eu lieu tôt dans l'histoire de la diversification des espèces. Au contraire, la SSF est mieux expliquée par les niveaux taxonomiques inférieurs, comme la famille, ce qui indique des divergences dans les valeurs de SSF ayant eu lieu plus récemment au cours de l'évolution. Ces résultats sur le signal taxonomique sont en accord avec l'étude similaire de Wilson *et al.* (1999).

Certaines classes se distinguent par de faibles variations de SSF comme les Gymnospermes et les Magnolidées qui apparaissent très conservateurs pour la SSF. Cela ne semble pas être dû un défaut d'échantillonnage car les Fougères ont un effectif comparable et

gardent pourtant une variabilité de SSF élevée (**Figure 6**). Les espèces de ces groupes sont principalement arbustives, et se retrouvent souvent dans des milieux stressants (stress hydrique, minéral ou lumineux). Il y aurait donc une spécialisation de ces sous-classes autour de stratégies de résistance au stress très conservées au cours de leur diversification.

### **b. Signal phylogénétique à l'échelle du super-arbre**

Ces observations sont confirmées par les patrons évolutifs reconstruits le long du super-arbre phylogénétique . Les valeurs ancestrales estimées ici ne doivent pas être interprétées comme des états ancestraux. En réalité, les valeurs ancestrales ne peuvent pas être correctement estimées, car les lignées éteintes, ou les différences de taux d'évolution des traits entre clades sont mal connues. La méthode d'estimation utilisée (Felsenstein, 1985) se fonde sur une hypothèse de modèle évolutif, le modèle brownien (c'est-à-dire avec une évolution du trait aléatoire, indépendante des états précédents, et sans hypothèse de sélection ou de contraintes), et permet de mettre en relief, non pas des divergences réelles à un moment précis de l'évolution, mais des variations majeures dans la distribution des traits entre clades. La méthode utilisée se fonde sur des calculs de moyennes, ce qui a pour effet d'homogénéiser les valeurs ancestrales estimées qui ne reflètent donc pas la variabilité des taxons de l'époque.

L'utilisation de longueurs de branches uniformes reste une limite pour distinguer des patrons de conservatisme et diversification (Ackerly, 2000; 2004a). Cependant, Ackerly (2000 ; 2004a) a montré que cette hypothèse simple était source de moins d'erreurs qu'une hypothèse de distribution des longueurs de branche calculées par des méthodes ultramétriques (e.g. Grafen, 1989). L'utilisation de données d'âge serait toutefois intéressante afin de relier les périodes de divergences majeures à des données paléontologiques ou biogéographiques.

En utilisant le coefficient de variation des amplitudes de divergence comme indicateur du conservatisme des traits (conservatisme élevé pour un coefficient de variation faible), nous avons montré qu'il existe un conservatisme significatif des deux traits, mais qu'il est plus fort pour la TMS que pour la SSF.

On explique parfois le conservatisme par la notion d'*inertie phylogénétique*, terme discuté, qui fait référence au fait qu'un trait, même soumis à sélection, peut ne pas être parfaitement adapté à son environnement actuel (Hansen et Orzack, 2005). On peut définir l'inertie phylogénétique d'un trait comme une tendance à résister à certaines pressions de sélection. Dans ce cas, les variations de la valeur d'un trait sont limitées par des processus maintenant la valeur du trait dans une gamme restreinte.

En réalité, ces « contraintes » intègrent un certain nombre de processus, qui peuvent être de type non adaptatifs, liés à des contraintes mécaniques, génétiques, ou de développement, mais

également de type adaptatifs, comme la réponse à une pression de sélection stabilisante ou directionnelle (Blomberg et Garland, 2002 ; Ackerly, 2004a). Ces deux types de processus sont difficilement distinguables lorsque l'on observe les patrons d'évolution des caractères, car ils peuvent être à la fois source de changement du caractère, ou au contraire de stabilisation. De plus, il est souvent difficile de déterminer si un processus est adaptatif ou non adaptatif, son rôle ayant pu évoluer au cours du temps et des spéciations (Ackerly, 2004a).

Le patron de distribution actuel d'un trait est la résultante de différents processus passés et contemporains qu'une étude comparative comme celle présentée ici ne permet pas en elle-même d'identifier. Cependant, en s'appuyant sur des mécanismes et des réponses physiologiques connus, ou bien l'histoire biogéographique et le contexte évolutif, il est parfois possible d'émettre des hypothèses quant aux processus sous-jacents.

Le conservatisme de la TMS peut se comprendre selon au moins deux hypothèses, non exclusives. D'une part, il peut exister des pressions de sélection qui stabilisent et ont stabilisé les valeurs de la TMS dans les différents clades. Etant donné la diversité des habitats occupés par les différentes sous-classes, et le temps d'évolution depuis leur divergence, il est cependant peu probable qu'une même pression de sélection ait été maintenue sur l'ensemble des espèces. Une deuxième hypothèse, est qu'il existe de fortes contraintes génétiques, anatomiques ou de développement sur la TMS, qui font qu'une fois une certaine valeur de TMS acquise, il est difficile de s'en écarter. La TMS est étroitement liée à la composition des tissus et à la structure anatomique de la feuille (structure des vaisseaux conducteurs, des tissus de soutien ; Garnier et Laurent, 1994). On peut donc supposer que de fortes contraintes physiques et développementales peuvent être à l'origine du conservatisme.

Le faible conservatisme de la SSF peut s'expliquer en raison de sa décomposition en deux facteurs, la TMS d'une part, et l'épaisseur de la feuille d'autre part (Vile *et al.*, 2007 ; Witkowski et Lamont, 1991). L'épaisseur de la feuille est un caractère flexible, qui peut être modifié en faisant varier le nombre de couches de cellules photosynthétiques du limbe. Par exemple, en réponse à une baisse de l'intensité lumineuse l'épaisseur des feuilles diminue, ce qui a pour conséquence d'augmenter la SSF et de limiter l'investissement en masse sèche pour l'interception lumineuse (Bjorkman, 1986). Ces possibilités de variation de l'épaisseur pourraient expliquer qu'il n'y ait pas de fort conservatisme de la SSF.

### **c. Patrons d'évolution : conservation et diversification des traits dans la phylogénie**

L'allure des patrons d'évolution des valeurs ancestrales estimées et des divergences de traits semble montrer que les valeurs de la SSF se sont diversifiées seulement récemment,

pour des nœuds de moins de 30 descendants (divergence entre familles et genres surtout ; **Figure 7**). Etant donné l'effet d'homogénéisation des valeurs ancestrales par la méthode de Felsenstein, on ne peut pas interpréter ces patrons comme une indication de faible diversité des valeurs de SSF dans les espèces ancestrales. L'apparente forte diversification récente de la SSF correspond en fait à une forte variabilité de ce trait dans une même lignée, et donc à un faible conservatisme.

Le raisonnement inverse peut être tenu concernant l'allure des patrons d'évolution de la TMS, qui montrent une variabilité des valeurs ancestrales anciennes comparables à la variabilité actuelle. Des différences entre clades apparues il y a longtemps (divergences entre sous-classes ou entre ordres) ont pu être maintenues au cours de l'évolution par des processus favorisant le conservatisme.

L'utilisation de l'indice de contribution des nœuds a permis de mettre en évidence des points de diversification majeurs dans l'évolution. Il est intéressant de noter que si un biais en faveur des nœuds les plus internes pouvait être attendu dans le calcul du CI, il n'a pas été très important étant donné que l'on retrouve parmi les 10 plus forts contributeurs des nœuds avec très peu de descendants (e.g. divergence des Cactaceae ; **Table 3**).

Les forts contributeurs identifiés en commun pour les deux traits sont tous des nœuds internes du super-arbre, correspondant à des clivages anciens majeurs au sein des plantes vasculaires, avec en particulier l'apparition des Eudicotylédones comme source de diversification majeure. Si l'on compare les contributions majeures trouvées, ici pour la SSF et la TMS avec celles trouvées chez les Spermaphytes par Moles *et al.* (2005) pour la masse des graines, 4 nœuds sont communs, et 5 nœuds très proches. Ainsi, les divergences à la base des Eudicotylédones sont également de forts contributeurs à la variabilité de la masse des graines, tout comme les nœuds à la base des Ericales et des Fabaceae (**Tables 2 et 3** ; Table 1 dans Moles *et al.*, 2005). Ces divergences ont donc été sources de diversification à la fois de stratégies végétatives et de stratégies reproductives.

En revanche, certaines contributions majeures à la variabilité de la SSF et de la TMS semblent spécifiquement liées à des changements de traits végétatifs, qui peuvent s'interpréter comme la séparation entre deux stratégies foliaires différentes (e.g. divergence de succulentes comme le groupe des Cactaceae/Portulaccaceae).

#### **d. Corrélation SSF/TMS**

Nos résultats sont en accord avec la littérature et la théorie sur la relation SSF/TMS (Poorter et Garnier, 1999; Wilson *et al.*, 1999 ; Vile *et al.*, 2005). La prise en compte de la

non-indépendance phylogénétique des espèces n'a pas modifié les tendances observées dans le modèle linéaire classique, mais a amélioré la qualité du modèle. L'ajout d'un terme de covariance dans le calcul des résidus permet de mieux décrire les variations et de diminuer les résidus du modèle.

La dispersion des traits autour de la tendance générale en hyperbole semblent surtout correspondre à des variations de l'épaisseur des feuilles. Les différentes formes de croissance étudiées occupent des régions bien définies du domaine SSF/TMS, mettant en relief les différentes stratégies adoptées (**Figure 8**).

Nous avons montré que les herbacées présentent la plus forte variabilité de SSF et une TMS qui reste faible. Cela situe les herbacées non graminoides (ainsi que les fougères, ici) plutôt dans le domaine des stratégies d'acquisition rapide des ressources sur le *leaf economic spectrum* (**Figure 1**). La durée de vie des feuilles d'herbacées étant courtes, une SSF élevée leur permet d'exploiter le plus efficacement possible la lumière et les ressources, en investissant que très peu dans la masse sèche de feuilles qui seront perdues en fin de saison de croissance.

Les ligneuses se situent dans un domaine de la relation SSF/TMS qui témoigne d'un plus fort investissement dans la conservation des ressources que dans l'acquisition rapide. Les faibles variations de SSF, malgré une TMS qui varie beaucoup, sont révélatrices d'une variation d'épaisseur en parallèle. Les ligneuses ont donc en général des feuilles plus épaisses et plus denses que les herbacées, ce qui implique une acquisition plus lente de la ressource carbonée, mais qui peut se réaliser sur une période plus longue.

Les plantes succulentes, qui forment un groupe polyphylétique composé de nombreuses convergences évolutives dans des clades éloignés, sont des plantes majoritairement pérennes à feuilles très riches en eau (tissus foliaires de stockage protégeant de la dessiccation) et très épaisses (Vendramini *et al.*, 2001), ce qui se retrouve effectivement dans leur distribution de SSF et de TMS. Les succulentes, présentent une stratégie favorisant la conservation des nutriments avec une allocation préférentielle pour le stockage et la protection (lignification, composés secondaires) plutôt que pour une croissance rapide, ce qui est à mettre en relation avec le fait qu'elles dominent surtout dans des milieux stressants où la conservation des ressources minérales et hydriques est un avantage stratégique important (Vendramini *et al.*, 2001).

#### **e. Corrélation des variations de trait dans l'évolution**

Nous avons montré en utilisant des contrastes phylogénétiquement indépendants (PIC) que les variations des deux traits à chaque divergence de l'arbre étaient négativement corrélées. Cela

signifie qu'au cours de l'évolution, lorsque la TMS augmentait, la SSF avait tendance à diminuer et vice-versa. Ceci est cohérent avec la relation inverse observée actuellement dans les feuilles. Cependant cette corrélation n'explique pas toute la variabilité des PIC, et on observe un grand nombre de nœuds où les variations ont eu lieu en sens inverse (augmentation simultanée des deux traits), ou bien où il y a eu un découplage complet des variations des deux traits. Par ailleurs, les amplitudes de divergence sont globalement découplées, ce qui indique que des fortes variations de TMS n'entraînent pas forcément des grandes variations de SSF. Ceci peut s'expliquer grâce aux deux autres composantes de la SSF que sont l'épaisseur et la masse volumique de la feuille, qui permettraient de compenser pour les variations de TMS. Il sera intéressant de compléter la base de donnée par des valeurs d'épaisseur des feuilles afin d'avoir une meilleure description des composantes de la SSF.

## Conclusion

À travers cette étude, nous nous sommes intéressés à la question fondamentale du lien entre évolution génotypique et évolution phénotypique. À l'aide de la plus grande base de données de traits foliaires pour la SSF et la TMS constituée à ce jour, nous avons décrit des patrons évolutifs différents pour deux traits fonctionnels foliaires, la SSF et la TMS, montré que la TMS était plus conservée que la SSF, et que leurs variations avaient été en moyenne corrélées négativement au cours de l'évolution. Nous avons également montré que ce couplage n'était pas total, et que d'autres facteurs, *a priori* l'épaisseur de la feuille, pouvaient permettre un découplage. Les deux traits ne sont donc pas soumis aux mêmes pressions de sélection ni aux mêmes contraintes évolutives, la SSF étant un trait intégrateur à la fois de la TMS et de l'épaisseur de la feuille. L'ajout de l'épaisseur de la feuille dans la base de données Phylotraits permettrait de compléter la description des patrons évolutifs liés aux stratégies d'acquisition des ressources. Ce type d'analyse comparative phylogénétique participe à la compréhension fondamentale du fonctionnement des plantes et des pressions sélectives exercées sur celui-ci. Une perspective de cette étude est également d'intégrer des données environnementales climatiques et édaphiques afin de distinguer l'influence de la phylogénie de celle des facteurs environnementaux sur la distribution des espèces. Ce type d'analyse permet d'améliorer les modèles tentant de prédire les modifications que subiront les écosystèmes sous l'influence des changements planétaires actuellement en cours.

## Références bibliographiques

1. Ackerly, D. (2004), 'Analysis of Traits (AOT): a module of phylocom. Version 3.0.'
2. Ackerly, D. D. (2004), 'Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California chaparral', *American Naturalist* **163**(5), 654--671.
3. Ackerly, D. D. (2000), 'Taxon sampling, correlated evolution, and independent contrasts', *Evolution* **54**(5), 1480--1492.
4. Beaulieu, J. M.; Moles, A. T.; Leitch, I. J.; Bennett, M. D.; Dickie, J. B. & Knight, C. A. (2007), 'Correlated evolution of genome size and seed mass', *New Phytologist* **173**(2), 422--437.
5. Blomberg, S. P. & Garland, T. (2002), 'Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods', *Journal Of Evolutionary Biology* **15**(6), 899--910.
6. Chaw, S. M.; Parkinson, C. L.; Cheng, Y. C.; Vincent, T. M. & Palmer, J. D. (2000), 'Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers', *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **97**(8), 4086--4091.
7. Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Diaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; ter Steege, H.; Morgan, H. D.; van der Heijden, M. G. A.; Pausas, J. G. & Poorter, H. (2003), 'A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide', *Australian Journal Of Botany* **51**, 335--380.
8. Cunningham, S. A.; Summerhayes, B. & Westoby, M. (1999), 'Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients', *Ecological Monographs* **69**(4), 569-588.
9. Davies, T. J.; Barraclough, T. G.; Chase, M. W.; Soltis, P. S.; Soltis, D. E. & Savolainen, V. (2004), 'Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms', *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **101**(7), 1904--1909.
10. Felsenstein, J. (1985), 'Phylogenies And The Comparative Method', *American Naturalist* **125**(1), 1-15.
11. Funk, V. A. (2005), 'Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae', *Biologiske Skrifter* **55**, 343B-H"373.
12. Garland, T.; HARVEY, P. H. & IVES, A. R. (1992), 'Procedures For The Analysis Of Comparative Data Using Phylogenetically Independent Contrasts', *Systematic Biology* **41**(1), 18--32.
13. Garnier, E.; Cortez, J.; Billes, G.; Navas, M. L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C. & Toussaint, J. P. (2004), 'Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession', *Ecology* **85**(9), 2630--2637.
14. Garnier, E. & Laurent, G. (1994), 'Leaf Anatomy, Specific Mass And Water-Content In Congeneric Annual And Perennial Grass Species', *New Phytologist* **128**(4), 725--736.
15. Garnier, E.; Shipley, B.; Roumet, C. & Laurent, G. (2001), 'A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content', *Functional Ecology* **15**(5), 688--695.
16. Grafen, A. (1989), 'The Phylogenetic Regression', *Philosophical Transactions Of The Royal*



17. Hansen, T. F. & Martins, E. P. (1996), 'Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: The correlation structure of interspecific data', *Evolution* **50**(4), 1404--1417.
18. Hansen, T. F. & Orzack, S. H. (2005), 'Assessing current adaptation and phylogenetic inertia as explanations of trait evolution: The need for controlled comparisons', *Evolution* **59**(10), 2063--2072.
19. Keddy, P. A. (1992), 'A Pragmatic Approach To Functional Ecology', *Functional Ecology* **6**(6), 621--626.
20. Liang, K. Y. & Zeger, S. L. (1986), 'Longitudinal Data-Analysis Using Generalized Linear-Models', *Biometrika* **73**(1), 13--22.
21. Martins, E. P. & Hansen, T. F. (1997), 'Phylogenies and the comparative method: A general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data', *American Naturalist* **149**(4), 646--667.
22. McGill, B. J.; Enquist, B. J.; Weiher, E. & Westoby, M. (2006), 'Rebuilding community ecology from functional traits', *Trends In Ecology & Evolution* **21**(4), 178--185.
23. Moles, A. T.; Ackerly, D. D.; Webb, C. O.; Tweddle, J. C.; Dickie, J. B. & Westoby, M. (2005), 'A Brief History of Seed Size', *Science* **307**(5709), 576-580.
24. Niinemets, U. (2001), 'Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs', *Ecology* **82**(2), 453--469.
25. Pagel, M. D. (1992), 'A Method For The Analysis Of Comparative Data', *Journal Of Theoretical Biology* **156**(4), 431--442.
26. Paradis, E. (2005), 'Statistical analysis of diversification with species traits', *Evolution* **59**(1), 1--12.
27. Paradis, E. & Claude, J. (2002), 'Analysis of comparative data using generalized estimating equations', *Journal Of Theoretical Biology* **218**(2), 175--185.
28. Poorter H, G. E. (1999), 'Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components', *Pugnaire & Valladares*, 81B 1120.
29. Roderick, M. L.; Berry, S. L.; Saunders, A. R. & Noble, I. R. (1999), 'On the relationship between the composition, morphology and function of leaves', *Functional Ecology* **14**(4), 527-528.
30. Smith, A. R.; Pryer, K. M.; Schuettpelz, E.; Korall, P.; Schneider, H. & Wolf, P. G. (2006), 'A classification for extant ferns', *Taxon* **55**, 705-731(27).
31. Testi, B. (2008), 'Théophrastes et Raunkiaer avaient-ils pensé aux traits fonctionnels ?', PhD thesis, Université Montpellier II. Master 1 Fonctionnement des Écosystèmes naturels et cultivés.
32. Vendramini, F.; Diaz, S.; Gurvich, D. E.; Wilson, P. J.; Thompson, K. & Hodgson, J. G. (2002), 'Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species', *New Phytologist* **154**(1), 147-157.
33. Vile, D.; Garnier, E.; Shipley, B.; Laurent, G.; Navas, M.; Roumet, C.; Lavorel, S.; Diaz, S.; Hodgson, J.; Lloret, F.; Midgley, G.; Poorter, H.; Rutherford, M.; Wilson, P. J. & Wright, I. (2005), 'Specific Leaf Area and Dry Matter Content Estimate Thickness in Laminar Leaves', *Ann Bot* **96**(6), 1129-1136.

34. Violle, C.; Navas, M. L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I. & Garnier, E. (2007), 'Let the concept of trait be functional!', *Oikos* **116**(5), 882--892.
35. Vitousek, P. M. (1997), 'Human domination of Earth's ecosystems (vol 277, pg 494, 1997)', *Science* **278**(5335), 21--21.
36. Webb, C.O., A. D. & K. S. (2007), 'PHYLOCOM : software for the analysis of community phylogenetic structure and trait evolution. Version 3.41', Available at: <http://www.phylodiversity.net/phylocom/>.
37. Westoby, M. (1998), 'A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme', *Plant And Soil* **199**(2), 213--227.
38. Westoby, M.; Falster, D. S.; Moles, A. T.; Vesk, P. A. & Wright, I. J. (2002), 'Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species', *Annual Review Of Ecology And Systematics* **33**, 125--159.
39. Wilson, P. J.; Thompson, K. & Hodgson, J. G. (1999), 'Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies', *New Phytologist* **143**(1), 155-162.
40. Witkowski, E. T. F.; Lamont, B. B.; Walton, C. S. & Radford, S. (1992), 'Leaf Demography, Sclerophylly And Ecophysiology Of 2 Banksias With Contrasting Leaf Life Spans', *Australian Journal Of Botany* **40**(6), 849--862.
41. Wright, I. J.; Reich, P. B.; Cornelissen, J. H. C.; Falster, D. S.; Groom, P. K.; Hikosaka, K.; Lee, W.; Lusk, C. H.; Niinemets, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Warton, D. I. & Westoby, M. (2005), 'Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate', *Global Ecology And Biogeography* **14**(5), 411--421.
42. Wright, I. J.; Reich, P. B.; Westoby, M.; Ackerly, D. D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J. H. C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P. K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B. B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J. J.; Navas, M. L.; Niinemets, U.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot, P.; Prior, L.; Pyankov, V. I.; Roumet, C.; Thomas, S. C.; Tjoelker, M. G.; Veneklaas, E. J. & Villar, R. (2004), 'The worldwide leaf economics spectrum', *Nature* **428**(6985), 821--827.

## Annexe A : Familles résolues dans le super-arbre

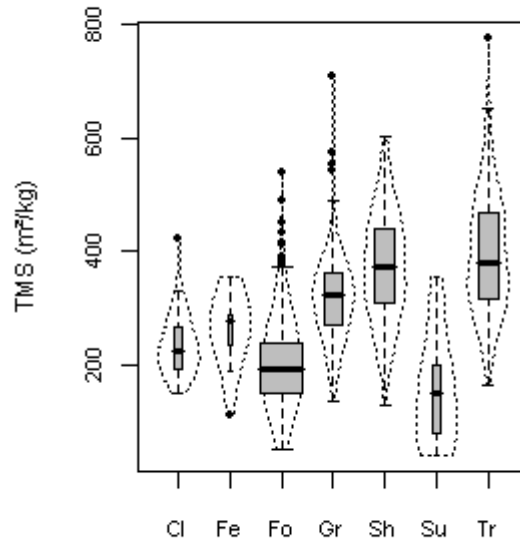
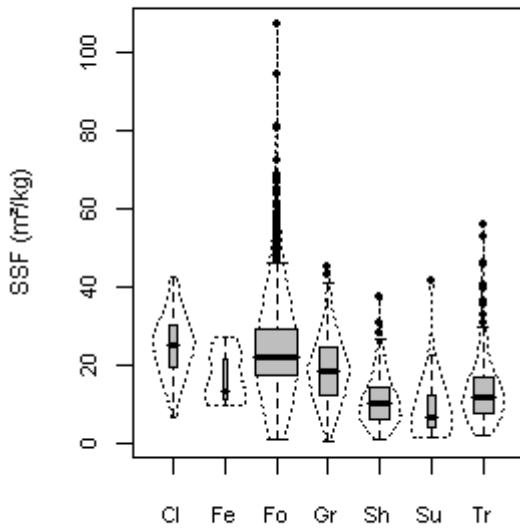
**Représentation dans Phylotraits et dans le super-arbre des 11 familles sélectionnées pour être résolues au niveau du genre.** Les phylogénies intra-familles ont été codées à partir des figures des articles cités en source. Le nombre de genres dans chaque famille a été comparé à la liste des genres connus par famille selon la base de données des Royal Botanical Gardens de Kew.

famille	nombre de genres dans Phylotraits	nombre d'espèces dans Phylotraits	% d'espèces dans Phylotraits	% des genres de Kew présents dans Phylotraits	source de la phylogénie	% des genres de Phylotraits renseignés dans la phylogénie
Asteraceae	93	271	13%	6%	Funk2005	51%
Poaceae	88	215	10%	12%	GPWG2001	26%
Fabaceae	53	162	8%	8%	Wink2003	100%
Apiaceae	40	61	3%	9%	Downie2000	62%
Brassicaceae	38	79	4%	9%	Bailey2006	50%
Lamiaceae	27	63	3%	13%	Wink2003	48%
Rosaceae	26	99	5%	25%	Potter2007	92%
Scrophulariaceae	25	70	3%	8%	Oxelman2005	20%
Caryophyllaceae	18	64	3%	19%	Fior2006	72%
Ranunculaceae	12	48	2%	24%	Ro1997	100%
Cyperaceae	11	86	4%	11%	Simpson2003	55%

### Sources :

1. Bailey, C. D.; Koch, M. A.; Mayer, M.; Mummenhoff, K.; O'Kane, S. L.; Warwick, S. I.; Windham, M. D. & Al-Shehbaz, I. A. (2006), 'Toward a global phylogeny of the Brassicaceae', *Molecular Biology And Evolution* **23**(11), 2142--2160.
2. Downie, S. R.; Katz-Downie, D. S. & Watson, M. F. (2000), 'A phylogeny of the flowering plant family Apiaceae based on chloroplast DNA rpl16 and rpoC1 intron sequences: towards a suprageneric classification of subfamily Apioideae', *Am. J. Bot.* **87**(2), 273-292.
3. Fior, S.; Karis, P. O.; Casazza, G.; Minuto, L. & Sala, F. (2006), 'Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences', *Am. J. Bot.* **93**(3), 399-411.
4. Funk, V. A. (2005), 'Everywhere but Antarctica: using a supertree to understand the diversity and distribution of the Compositae', *Biologiske Skrifter* **55**, 343-373.
5. GPWG, Barker, N.; Clark, L. G.; Davis, J. I.; Duvall, M. R.; Guala, G. F.; Hsiao, C.; Kellogg, E. A. & Linder, H. P. (2001), 'Phylogeny and Subfamilial Classification of the Grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden', *Annals of the Missouri Botanical Garden* **88**(3), 373-457.
6. Potter, D. (2007), 'Phylogeny and classification of Rosaceae', *Plant Systematics and Evolution* **266**(1), 5-43.
7. Ro, K. E.; Keener, C. S. & McPheron, B. A. (1997), 'Molecular phylogenetic study of the ranunculaceae: Utility of the nuclear 26S ribosomal DNA in inferring intrafamilial relationships', *Molecular Phylogenetics And Evolution* **8**(2), 117--127.
8. Simpson, D. A.; Furness, C. A.; Hodkinson, T. R.; Muasya, A. M. & Chase, M. W. (2003), 'Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data', *Am. J. Bot.* **90**(7), 1071-1086.
9. Wink, M. (2003), 'Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective', *Phytochemistry* **64**, 3-19.

## Annexe B : Formes de croissances dans Phylotraits



Formes de croissance

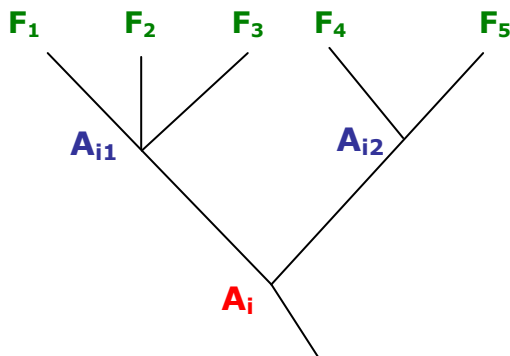
**Distribution de la SSF et de la TMS dans les 7 formes de croissances identifiées dans Phylotraits.**

Cl : lianes et grimpantes, Fe : fougères, Fo : herbacées non graminoides, Gr : herbacées graminoides, Sh : arbustes, Su : succulentes, et Tr : arbres. La largeur des « boîtes à moustache » est proportionnelle à l'effectif de classe (d'après Testi, 2008)

Formes de croissance

## Annexe D : Contrastes Phylogénétiquement Indépendants (PIC)

Les contrastes phylogénétiquement indépendants (PIC) ont été calculés selon la méthode de Felsenstein (1985) :



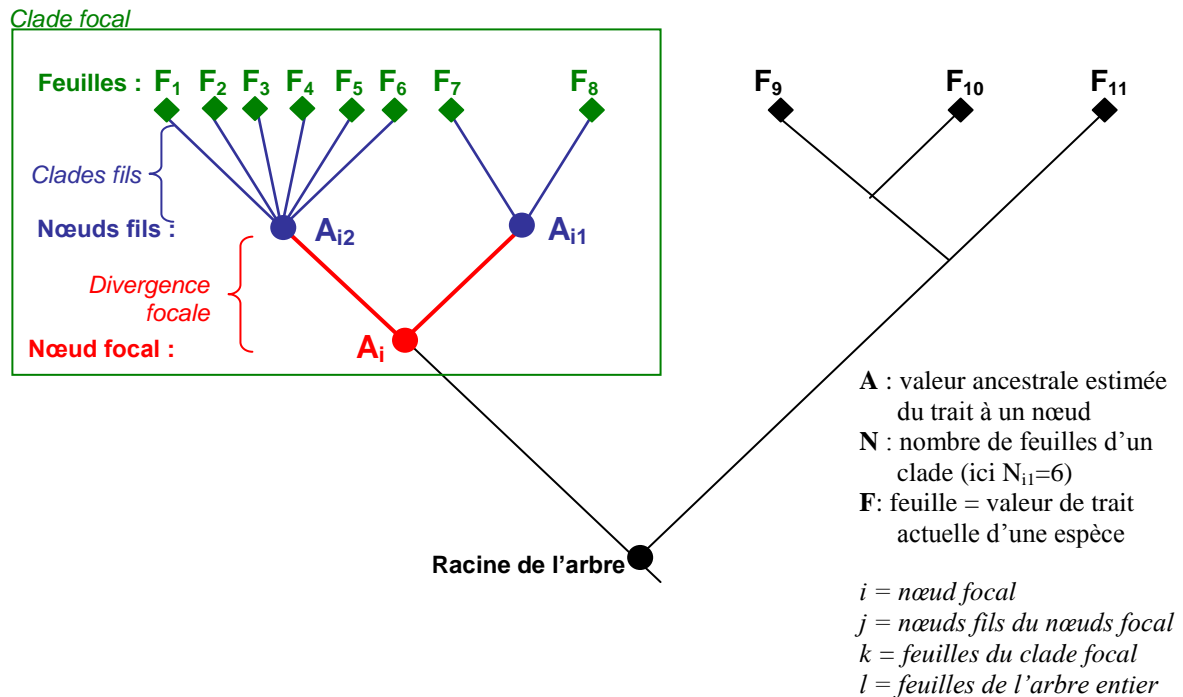
Valeur de PIC au nœud i :

$$PIC_i = A_{i1} - A_{i2}$$

notations : voir annexe C

## Annexe C : Indice de Contribution

L'indice de Contribution (CI) attribué pour un trait à chaque nœud d'un arbre phylogénétique correspond à la part de variance totale du trait qui est expliquée par la divergence à ce nœud (le nœud focal) (Moles *et al.*, 2005). Il est le produit de deux termes :



**S** : % de variance dans le clade focal attribuable à la divergence focale :

Variance à la divergence focale

$$\frac{\sum_j N_{ij} (A_{ij} - A_i)^2}{\sum_j N_{ij} (A_{ij} - A_i)^2 + \sum_j \sum_k (F_{ijk} - A_{ij})^2}$$

Variance dans les clades fils

**D** : % de variance dans l'arbre entier attribuable aux feuilles du clade focal:

Variance des feuilles du clade focal

$$\frac{\sum_k (F_k - A_i)^2}{\sum_l (F_l - A_{racine})^2}$$

Variance des feuilles de l'arbre entier

$$CI(\text{nœud focal}) = S \times D$$

## Annexe E : Résultats supplémentaires du modèle GEE

Régression linéaire et ANCOVA avec prise en compte de l'information phylogénétique

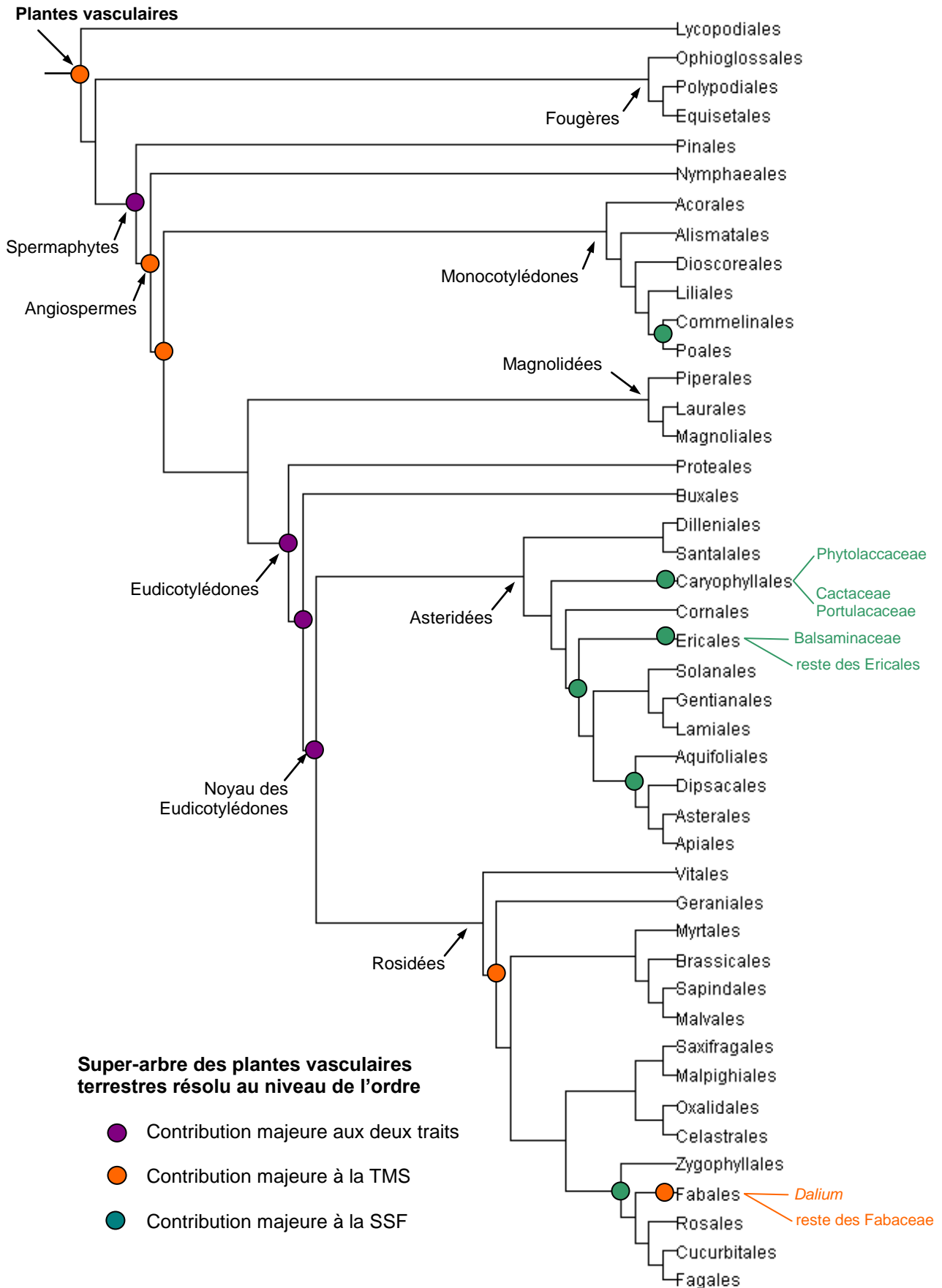
Modèle linéaire GEE	int	coef	p	Dev	Nobs ajusté
logSSF ~ logTMS	8,25***	-0,918***	<0,001	174,10	216,27
logSSF ~ logTMS <i>modèle global :</i>	-	-	<0,001	156,69	216,27
<i>in forme de croissance</i>					
Arbres	9,12***	-1,10***			
Buissons	8,81***	-1,08***			
Herbacées n.gr.	7,50***	-0,79***			
Graminoïdes	8,97***	-1,05***			
Lianes	5,07***	-0,35*			
Succulentes	6,05***	-0,69***			
Fougères	5,95***	-0,57***			

*Herbacées n. gr.* : herbacées non graminoides; *int* : ordonnée à l'origine; *coef* : coefficient de régression; *Dev* : déviance résiduelle du modèle;

*Nobs ajusté* : nombre d'observations ajustées pour prendre en compte les liaisons phylogénétiques qui réduisent le degré de liberté

\*\*\* p<0.001, \*\* p<0.01, \* p<0.05 : p-valeurs pour le test de student sur les estimations

# Annexe F : Super-arbre et contributions majeures



## Résumé

La surface spécifique foliaire (SSF) et la teneur en matière sèche foliaire (TMS) sont deux traits foliaires qui jouent un rôle important dans le fonctionnement de la plante et qui conditionnent la stratégie d'acquisition et de conservation des ressources d'une espèce. Nous avons créé une base de données mondiale pour ces deux traits, réunissant 1579 espèces de plantes vasculaires terrestres, et construit un super-arbre phylogénétique de ces espèces. En utilisant des méthodes d'analyse comparative phylogénétique nous avons estimé le signal phylogénétique dans la distribution actuelle des valeurs de ces deux traits et reconstruit leurs patrons d'évolution hypothétiques de l'émergence des trachéophytes à aujourd'hui. Nous avons décrit des patrons évolutifs différents pour la SSF et la TMS, montré que la TMS était plus conservée que la SSF, et que leurs variations avaient été en moyenne corrélées négativement au cours de l'évolution. Nous avons également montré que ce couplage entre les deux traits n'était pas total, et que d'autres facteurs, *a priori* l'épaisseur de la feuille, pouvaient permettre un découplage. Ce type d'analyse comparative phylogénétique améliore la description et la compréhension de la distribution des espèces et du fonctionnement des plantes. L'ajout de données environnementales permettra d'étendre cette étude afin d'améliorer les modèles prédictifs des modifications que subiront les écosystèmes sous l'influence des changements planétaires actuellement en cours.

## Abstract

Specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) are two traits which play an important role in plant functioning and are related to resource acquisition and conservation strategies. We created a global leaf trait database of 1579 species of terrestrial vascular plants, and built a phylogenetic super-tree of these species. Using phylogenetic comparative methods, we estimated the overall phylogenetic signal of SLA and LDMC in our database, retraced the hypothetic evolutionary patterns of each trait from the emergence of vascular plants to present-time, and tested the correlation between present-time trait values as well as between trait variations across divergences in the super-tree. We found that there was a higher conservatism of LDMC within clades. As expected, LDMC and SLA were found to be negatively correlated, as well as their trait variations across the super-tree. However, the correlation was not very strong ( $r=-0,59$ ), and we discuss the probable role of leaf thickness in decoupling SLA and LDMC, offering more leeway to SLA variation. This type of analyses provides more insight in plant functioning, and the addition of climatic data will help improve predictive models of ecosystem responses to global changes.