

DES SOURCES DE L'ASSOCIATION TRAIT-ENVIRONNEMENT ENTRE LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

Comprendre la dépendance sur le contexte de la contribution de la variation intraspécifique

par

Geneviève Lajoie

mémoire présenté au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, décembre 2014

Le 2 décembre 2014

*le jury a accepté le mémoire de Madame Geneviève Lajoie
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Mark Vellend
Directeur de recherche
Département de biologie

Professeur Dany Garant
Évaluateur interne
Département de biologie

Professeur Bill Shipley
Président-rapporteur
Département de biologie

SOMMAIRE

Un des défis les plus pressants offerts aux écologistes des communautés actuellement consiste à prédire la réponse des assemblages d'espèces au changement environnemental global. Les études départageant la contribution de la variation observée à l'intérieur des espèces et entre les espèces à la variation fonctionnelle observée entre les communautés le long de gradients environnementaux spatiaux sont particulièrement utiles à cette fin. Elles permettent en effet d'évaluer la part que l'adaptation locale et la plasticité phénotypique (variation intraspécifique), en plus du renouvellement en espèces (variation interspécifique), pourraient jouer dans la médiation des changements environnementaux par les communautés végétales.

Ce mémoire vise à évaluer la contribution de la variation intraspécifique au renouvellement en traits entre des communautés végétales le long d'un flanc de montagne, ainsi que les contextes environnementaux et écologiques dans lesquels une plus grande ou plus faible contribution de cette variation intraspécifique pourrait être attendue. Pour ce faire, j'ai quantifié la variation dans trois traits fonctionnels distincts (phénologie florale, surface foliaire spécifique et hauteur) entre, et à l'intérieur de 51 espèces végétales herbacées de sous-bois distribuées entre des communautés couvrant une transition de la forêt de feuillus à la forêt boréale, au Parc national du Mont-Mégantic (Qc). Je présente à la fois un nouveau cadre conceptuel établissant des hypothèses et prédictions sur les contextes environnementaux et écologiques pouvant déterminer la magnitude de la contribution de la variation intraspécifique à l'association trait-environnement entre les communautés végétales, que je teste à l'aide de ce jeu de données.

Je rapporte que l'importance relative de la variation intraspécifique au renouvellement fonctionnel entre les communautés est dépendante de l'axe environnemental considéré, étant la plus forte le long d'axes non-climatiques, soit l'ouverture de la canopée et l'acidité du sol. Cette contribution est également déterminée de façon importante par la structure des réponses des espèces au gradient, en particulier par la direction et la magnitude de la variation

intraspécifique dans l'espèce la plus abondante, la cohérence dans la direction de la réponse fonctionnelle des espèces à la variation environnementale et les patrons d'association trait-abondance à l'intérieur des espèces.

Mon étude souligne l'importance de considérer les patrons sous-jacents à la contribution de la variation intraspécifique dans l'évaluation des sources de l'association trait-environnement entre les communautés végétales et propose des bases empiriques fortes pour améliorer les prédictions des réponses phénologique et végétative des communautés au changement environnemental global.

MOTS-CLÉS: écologie des communautés, variation intraspécifique, renouvellement en espèces, traits fonctionnels végétaux, gradients environnementaux, relations trait-abondance-environnement, élévation

REMERCIEMENTS

Mes plus sincères remerciements s'adressent à Mark Vellend. Pour m'avoir encouragée à me développer non strictement en tant que scientifique, par toutes les opportunités académiques offertes, mais aussi en tant qu'intellectuelle, par ces échanges toujours stimulants sous-tendus du plaisir de remettre en question. Pour avoir représenté un tel modèle d'excellence vers lequel tendre et prêché par l'exemple qu'il n'est de meilleure voie à suivre que celle qui se poursuit avec passion et émerveillement. Merci surtout de la confiance accordée dans la poursuite de ce projet ambitieux aux multiples facettes et pour les moyens mis à disposition. Un immense merci à ces mentors post-doctoraux (puis professoraux) m'ayant apporté soutien, motivation et stimulation de par leur consécration inspirante à la recherche et à la connaissance de même que par leur accueil sincère et chaleureux: Carissa «Dr.» Brown et Cesc Múrria, ainsi qu'Eric Vander Wal et Jean-Philippe Lessard. Je tiens à remercier également Marcia Waterway pour m'avoir menée à l'écologie des communautés et donné une première chance généreuse dans le domaine. Merci supplémentaire aux membres de mon comité de conseillers, Bill Shipley et Dany Garant, et à Cédric Frenette-Dussault. Merci à tous les membres du laboratoire Vellend, en particulier Robin Beauséjour pour son accueil, son écoute, pour m'avoir enseigné la nécessité d'une balance vie-travail, et à Benjamin Marquis pour les discussions imaginatives et les commentaires scientifiques toujours avisés. Merci à tous mes assistants de terrain et de laboratoire: Anne-Sophie Goyette pour son exceptionnelle ardeur au travail, aussi Véronique «Bro» Demers, Rémi Veilleux et Francis Girard-Brisson.

Merci tout particulier à Lochin Brouillard pour cette amitié indéfectible, et pour qui je ne puis exprimer toute mon estime et ma reconnaissance de m'avoir tant écoutée et encouragée, pour s'être posée comme un modèle d'excellence intellectuelle qui soit profondément tournée vers l'Autre. Merci en vrac pour toutes ces rencontres de qualité qui m'auront élevée humainement

pendant ces études, notamment: Lou Lécuyer, Mohsen Ariana, Salut Camilleri Rumbau et Adriana Aguilar-Melo, puis Kertész, Barthes, Rachmaninov, et bien sûr Barbara.

Merci à ma famille pour leur soutien moral et financier, pour m'avoir laissé la liberté de suivre le chemin que je jugeai bon suivre, pour avoir toujours facilité et encouragé mon accès à la connaissance et m'avoir donné la chance de grandir dans une maison pleine de livres. Merci enfin au Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada et au Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies pour le financement.

TABLE DES MATIERES

SOMMAIRE.....	III
REMERCIEMENTS	V
TABLE DES MATIERES.....	VII
LISTE DES ABREVIATIONS	IX
LISTE DES TABLEAUX	X
LISTE DES FIGURES	XI
CHAPITRE 1	
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	14
1.1 <i>Principes de l'association trait-environnement</i>	15
1.2 <i>Tenir compte de la variation intra- et interspécifique dans l'explication du renouvellement en traits le long de gradients: un raisonnement</i>	16
1.3 <i>Partitionner le renouvellement en traits entre les communautés le long de gradients environnementaux</i>	19
1.4 <i>Remettre en cause les prédicats: la dépendance sur le contexte de l'importance relative de l'ITV au renouvellement en traits entre les communautés</i>	20
1.5 <i>Objectifs du projet de recherche et considérations pratiques sur leur réalisation</i>	22
CHAPITRE 2	
UNDERSTANDING CONTEXT DEPENDENCE IN THE CONTRIBUTION OF INTRASPECIFIC VARIATION TO COMMUNITY-LEVEL TRAIT-ENVIRONMENT MATCHING.....	24
2.1. Description de l'article et contribution des auteurs	24
2.2. Abstract	25
2.3. Introduction	26
<i>Hypotheses and predictions</i>	30
2.4. Methods.....	32
<i>Study site</i>	32
<i>Plot establishment and environmental monitoring</i>	33
<i>Trait selection and measurement</i>	34
<i>Statistical analyses</i>	35
2.5. Results.....	39
<i>Drivers of trait-environment matching</i>	39
<i>Relative importance of ITV along the gradient</i>	39
<i>Pathways to high or low relative importance of ITV</i>	40
2.6. Discussion	48
<i>Environmental drivers of trait variation along a mountainside</i>	48
<i>Relative importance of ITV along the gradient</i>	49

<i>Pathways to high or low relative importance of ITV</i>	50
2.7. Acknowledgements	52
2.8. References	52
CHAPITRE 3	
DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION	58
<i>De la remise en cause des prédicats sur les sources de l'association trait- environnement entre les communautés: pour une considération contextuelle de la contribution de l'ITV à l'assemblage des communautés végétales dans des environnements en changement</i>	59
<i>Autres considérations et orientations futures de recherche</i>	62
ANNEXES.	68
Appendix A	68
Appendix B	70
Appendix C	73
Appendix D	76
Appendix E	80
Appendix F	81
BIBLIOGRAPHIE	82

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Abréviation	Définition	Page
CWM	<i>Community weighted mean</i>	35
ITV	<i>Intraspecific trait variation</i>	15
SLA	<i>Specific leaf area</i>	23
SPT	<i>Species turnover</i>	15
SSR	<i>Regression sum of squares</i>	37
SST	<i>Total sum of squares</i>	37

LISTE DES TABLEAUX

TABLE 1. The relative importance of ITV to community trait turnover along a mountainslope in Mont-Mégantic (Qc). Metric calculated from simple regression models, for each trait and environmental axis combination, as $SSR_{ITV}/(SSR_{ITV} + SSR_{SPT})$	40
--	----

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1. Different pathways to detecting low or high relative contributions of intraspecific trait variation to trait-environment matching. Thick black lines represent trait-environment relationships among community weighted means including ITV (solid line), and excluding it (dotted lines). The difference in slopes illustrates the contribution of ITV to trait-environment matching. Pale grey lines represent trait variation within species, with the most abundant species represented by the thick line. The size of the dots in panel 3D are proportional to the relative abundance of the species within the community. Predictive scenarios are presented for each of the three main questions this paper addresses. For each question, panel A represents the baseline scenario (Cornwell and Ackerly 2009), while panels B-D represent alternative scenarios that would lead to important changes in the detected contribution of ITV to community trait turnover. 29

FIGURE 2. Partitioning intraspecific and interspecific sources of trait variation along environmental gradients. Explained variation of simple trait-environment relationships are presented for each of three traits, as predicted by five different environmental variables (see Appendix E for details on methods and statistical significance of relationships). Lines indicate the amount of variation explained by both interspecific and intraspecific (i.e. total) variation. Black portions of bars represent the variation of the total model explained by SPT only; pale grey portions represent the variation of the total model explained by ITV only. The space between the top of the bar and the black line represent covariation among the interspecific and intraspecific

components of trait change (covariation is positive if the black line is further to the right than the stacked bars, and vice versa). 42

FIGURE 3. Relationships between trait variation and elevation among communities and for the most abundant species. Panel A. Each pair of points sharing the same position along the elevation gradient (x-axis) represents a plot. Dark circles and solid lines represent the community weighted means (CWMs) calculated with plot-level trait values (i.e., including ITV), and open circles and dotted lines represent those calculated with species-level trait means (i.e., excluding ITV). Differences in the slopes of the two relationships illustrate the relative importance of ITV to trait-environment matching. Pale grey lines represent ITV for each individual species occurring in at least 4 plots. Panel B. Each point represents a population within one of three species, chosen from the six most abundant in each case to minimize overlap in points. Each species is represented by a different shape, the size of which is proportional to the species' relative abundance within a site. Species names are: *Carex intumescens* (CARINT), *Claytonia caroliniana* (CLACAR), *Oxalis montana* (OXAMON), *Clintonia borealis* (CLIBOR), *Dryopteris campyloptera* (DRYCAM), *Erythronium americanum* (ERYAME). The most abundant species differ between phenological (peak flowering date) and vegetative (SLA and height) traits, since the species flowering the most abundantly was not necessarily that with highest percent cover at a given site. 43

FIGURE 4. Relative contributions of five environmental factors to explaining total, interspecific and intraspecific trait variation. The relative contribution of each environmental factor to explaining variation in a multiple regression model including both first-order and second-order terms is illustrated for each component of trait variation, per trait. The R^2 of each multiple regression model is indicated on top of each column. 45

FIGURE 5. Relative importance of ITV to community trait turnover at different points along the elevational gradient. This metric (the *y*-axis) was calculated within sliding windows of 3 (peak flowering date) or 5 (SLA and height) plots, along the gradient. Each point represents one window of plots, its mid-point along the gradient being represented on the *x* axis. Statistical significance of permutation tests for linear relationship between the relative importance of ITV and elevation are indicated in upper right corner of each panel..... 46

FIGURE 6. Effect of most abundant species and the use of presence-absence data on variation in community weighted mean values explained by elevation. Variation in total, interspecific and intraspecific variation explained by elevation in simple linear (phenology) or second-order polynomial (SLA and height) regressions, using the most abundant species in the computation of the community weighted mean (first line), excluding it (second line), and by using presence-absence weighting rather than abundance-weighting (third line). Bars defined as in Figure 2. 47

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Voilà bien l'un des possibles visages du réel.

Normand de Bellefeuille, *Ce que disait Alice*

La persistance d'une espèce dans une localité dépend de la correspondance entre ses traits, médiant son utilisation des ressources, et l'environnement (Darwin 1859). Deux types de processus sont responsables du maintien de cette correspondance entre la variation des traits, soit à l'intérieur d'une espèce ou entre les espèces, et la variation environnementale le long de gradients environnementaux (Ackerly 2003). D'abord, la variation intraspécifique consiste en l'ajustement physiologique d'une plante à son environnement, soit par variation phénotypique produite par un même génotype en réponse aux variations environnementales (Bradshaw 1965) ou par sélection naturelle des génotypes d'une population (adaptation locale) (Cody et Mooney 1978). Ensuite, les espèces peuvent être réparties le long de gradients en fonction de différences entre leurs valeurs moyennes de traits (Grime 1979, voir aussi Weiher et Keddy 1995). Comme les plantes maintiennent l'association entre leurs traits et l'environnement de façon similaire dans l'espace et dans le temps (Davis et al. 2005), de documenter la nature et l'importance relative des processus sous-tendant cette association le long de gradients spatiaux devient particulièrement pertinent pour prédire la dynamique des communautés en face de changements environnementaux temporels tels que le réchauffement climatique (Jump and Peñuelas 2005, Parmesan 2006, Reed et al. 2010).

Je traiterai ici des relations entre traits, abondance et environnement chez les communautés végétales herbacées le long d'un flanc de montagne, en portant plus particulièrement attention

à l'importance relative du renouvellement en espèces (SPT) et de la variation intraspécifique (ITV) dans l'association trait-environnement entre les communautés de même qu'aux contextes environnementaux et écologiques déterminant la magnitude de la contribution de l'ITV.

1.1 Principes de l'association trait-environnement

La valeur adaptative des individus d'une espèce donnée dans une localité dépend de leur capacité à acquérir des ressources, croître, entrer en compétition avec des individus d'autres espèces et se reproduire dans un ensemble donné de conditions environnementales. Comme ces fonctions s'effectuent par l'intermédiaire de traits étroitement liés définissant des stratégies générales d'acquisition et de conservation de ressources (Craine 2009), l'abondance d'une espèce dans une communauté reflète généralement le degré auquel les traits des individus sont adaptés à leur environnement biotique et abiotique. Une quelconque variation dans les forces sélectives imposées par l'environnement sera conséquemment accompagnée de changements dans la stratégie d'utilisation de ressources favorisée, résultant en une association entre les valeurs de traits et les variables environnementales à travers le paysage. Il est donc supposé que la corrélation entre la variation dans les traits et la variation environnementale soit ainsi le résultat de la nature adaptative des traits (Ackerly 2003). La caractérisation de cette relation est un des objectifs principaux de l'analyse de gradients (Shipley 2010). Cette approche de recherche incorpore de l'information sur l'environnement, les populations et les communautés pour comprendre la nature de la structure et de la variation végétale le long de gradients environnementaux (Whittaker 1967). Je référerai ici au terme gradient environnemental comme à une série d'habitats différant de façon séquentielle de concert avec une ou plusieurs variables environnementales (mais voir Shipley 2010 pour une discussion du concept).

L'association entre trait et environnement le long de gradients est maintenue par des processus écologiques et évolutifs agissant à des niveaux intraspécifiques et interspécifiques, menant aux patrons de renouvellement en traits observés au niveau des communautés (Ackerly 2003). L'ITV le long de gradients peut être d'abord expliquée par la plasticité phénotypique, c'est-à-dire la variation phénotypique produite par un même génotype en réponse aux variations

environnementales (Bradshaw 1965). Ensuite, l'action de la sélection naturelle sur la variation héritable peut mener à des différences génétiques dans les traits entre les populations d'une même espèce, ce à quoi on réfère comme adaptation locale (Cody et Mooney 1978). Des clines intraspécifiques dans des traits phénotypiques tels que la hauteur et la forme de croissance le long de gradients élévationnels (ex: Clausen et al. 1940, Chapin et Chapin 1981, Byars et al. 2007) sont quelques unes des signatures les plus notables de ces deux processus, agissant de concert pour mener à l'association trait-environnement (Linhart et Grant 1996, Savolainen et al. 2007).

La variation interspécifique le long de gradients est observée comme le résultat d'une succession dans les centres distributionnels d'espèces possédant des valeurs de traits moyens différentes. En plus de la plasticité phénotypique et de l'adaptation locale, le SPT est le troisième processus par lequel l'association trait-environnement est maintenue (Weiher et Keddy 1995). L'étude de la distribution des espèces le long de gradients a une longue histoire en écologie et vise traditionnellement à corrélérer l'abondance relative des espèces entre les communautés avec des variables environnementales, avec ou sans référence aux traits des espèces (ex: Whittaker 1956, Kitayama 1992, Thuiller et al. 2004). Une approche basée sur les traits en écologie des communautés est cependant de plus en plus favorisée, étant donné que la nature adaptative des traits peut mener à une compréhension des dynamiques de communautés à la fois plus généralisables et mécanistique que la simple analyse d'occurrence d'espèces (McGill et al. 2006, Westoby et Wright 2006, Violle et al. 2007). Que d'étudier les relations entre espèces et environnement sur la base de traits fonctionnels peut, pour les mêmes raisons, améliorer les prédictions de réponse adaptative des espèces aux changements environnementaux (Sandel et Goldstein 2010).

1.2. Tenir compte de la variation intra- et interspécifique dans l'explication du renouvellement en traits le long de gradients: un raisonnement

Même si les contributions des processus intra- et interspécifiques à l'explication de l'association trait-gradient semblent intégrées théoriquement (Ackerly 2003), elles ont en

pratique souvent été considérées de façon indépendantes. D'une part, l'ITV a traditionnellement été étudiée dans un contexte d'écologie des populations. L'intérêt est donc de déterminer l'importance relative des gènes, de l'environnement et de leur interaction pour expliquer les différences phénotypiques entre les populations et à l'intérieur des populations d'une ou de quelques espèces, sans référence à la communauté dans laquelle elles se trouvent (ex: Emery et al. 1994, Byars et al. 2007, Scheepens et al. 2010). D'autre part, les études traitant de dynamiques de communautés mettent l'emphase sur le SPT dans leur considération de l'association trait-environnement puisqu'il est généralement supposé que les différences en traits fonctionnels sont plus grandes entre les espèces qu'à l'intérieur des espèces (Garnier et al. 2001, Weiher et al. 2011) – et ce, même si le rôle potentiellement important de la variation intraspécifique a depuis longtemps été reconnu (MacArthur and Levins 1967, voir revue récente par Violle et al. 2012). Les investissements importants en termes d'efforts et de ressources financières requises pour tenir compte de l'ITV dans des études au niveau de la communauté peuvent en outre avoir été perçues comme prohibitives par les écologistes des communautés. En conséquence, même si l'ITV est considérée, ce sera souvent pour une faible proportion des espèces constituant la communauté, généralement les plus dominantes (ex: Wardle et al. 2009, Sundqvist et al. 2011, Andersen et al. 2012).

Des études récentes de la variabilité intra- et interspécifique dans des assemblages végétaux ont investigué la structure de la variation en traits à travers les niveaux d'organisation biologiques et à travers les échelles spatiales (ex: Albert et al. 2010, Hulshof et Swenson 2009, Messier et al. 2010, Auger et Shipley 2013). Même si les résultats supportent l'idée que la variation fonctionnelle entre les espèces est plus grande qu'à l'intérieur des espèces, même à de petites échelles spatiales (Auger et Shipley 2013), la plupart des études ont reconnu que l'ITV jouait un rôle considérable dans l'explication de la variabilité fonctionnelle. Par exemple, Albert et al. (2010) ont rapporté que la variation intraspécifique rendait compte d'environ 30% de la variance en traits observée entre 13 espèces distribuées le long d'un bassin versant alpin. Même si les niveaux de variance expliqués étaient partiellement contingents sur les traits et les espèces étudiées (Albert et al. 2010, Auger et Shipley 2013), de tels résultats suggèrent une importance potentielle de l'ITV dans les dynamiques de communautés.

Des rapports récents du rôle significatif de l'ITV dans l'assemblage des communautés le long de gradients (ex: Cornwell et Ackerly 2009, Jung et al. 2010, Leps et al. 2011, Siefert 2012) mettent l'emphase sur la pertinence d'intégrer ce niveau de données dans l'étude de l'association trait-environnement. Jung et al. (2010) ont en effet rapporté une plus grande détection du filtrage environnemental (une restriction abiotique à la gamme de valeurs de traits acceptée par le milieu) et de la différenciation des niches (une sur-dispersion de ces valeurs de traits) quand des valeurs de trait pris au niveau de la parcelle plutôt que des moyennes de traits par espèce étaient utilisées dans le calcul des moyennes de traits de communautés. La plasticité et/ou l'adaptation locale permettent donc aux valeurs de trait de s'ajuster aux conditions environnementales abiotiques d'un site, permettant aux espèces de passer à travers le filtre environnemental local en même temps que de limiter la similarité fonctionnelle avec les autres espèces de la communauté (Jung et al. 2010, Siefert 2012).

De comprendre la nature du changement en traits le long de gradients spatiaux représente un point de départ pour prédire la réponse des espèces au changement temporel. En effet, dans les cas où la variation environnementale prend place le long du même axe environnemental, les processus d'association trait-environnement maintenant la fitness sont analogues dans l'espace et dans le temps (Davis et al. 2005). Cette analogie est alors particulièrement pertinente pour prédire le changement en traits attendu en réponse au réchauffement climatique à partir de l'étude de gradients climatiques spatiaux. Pour persister dans une localité où l'environnement s'est modifié, les espèces peuvent adapter leurs traits à leurs nouvelles conditions environnementales soit par plasticité phénotypique ou par adaptation locale (Jump et Peñuelas 2005, Reed et al. 2010). Si le potentiel d'une espèce pour les changements fonctionnels intraspécifiques est faible par rapport au rythme du changement environnemental, sa dernière option viable est de suivre spatialement les conditions environnementales originales auxquelles elle est adaptée (Parmesan 2006). Ainsi, si le SPT explique de façon prédominante le renouvellement en traits entre les communautés le long d'un gradient spatial, nous pouvons nous attendre à ce que la réponse dominante au changement environnemental temporel soit la dispersion et le remplacement des espèces. Les processus intraspécifiques ne seraient alors

probablement pas suffisants pour maintenir l'association trait-environnement (Cornwell and Ackerly 2009). La signature omniprésente d'une telle réponse est le patron largement documenté de décalage vers des altitudes plus élevées de la distribution des espèces le long de flancs de montagne avec le réchauffement climatique (Beckage et al. 2008, Kelly et Goulden 2008). À l'opposé, une forte importance des processus intraspécifiques de maintien de l'association trait-environnement dans l'espace serait indicative qu'au moins quelques espèces (Walther 2010) – celles démontrant une réponse fonctionnelle au gradient qui soit significative – devraient avoir un potentiel de réponse adaptative dans le temps (Davis et al. 2005, Franks et al. 2007).

1.3. Partitionner le renouvellement en traits entre les communautés le long de gradients environnementaux

Plusieurs études ayant investigué la nature du renouvellement en traits entre les communautés le long de gradients environnementaux en considérant à la fois l'ITV et le SPT l'ont fait dans un cadre comparatif, où l'association trait-environnement était caractérisée de façon indépendante entre les espèces et à l'intérieur des espèces (ex: Ackerly et al. 2002, Wardle et al. 2009, Long et al. 2011, Sundqvist et al. 2011). Généralement, dans ces études, la portion du renouvellement en traits entre les communautés qui soit due au SPT est évaluée soit en corrélant les moyennes de traits de communautés calculées à partir des valeurs de traits moyennes des espèces avec le gradient environnemental, ou en corrélant la valeur moyenne de chaque espèce avec sa position moyenne le long du gradient (ex: Wardle et al. 2009, Long et al. 2011), ou les deux (ex: Ackerly et al. 2002, Sundqvist et al. 2011). L'importance de l'ITV – sans égards aux processus la sous-tendant – est alors évaluée en régressant, pour chaque espèce indépendamment, ses valeurs de trait mesurées au niveau de la parcelle avec le gradient environnemental. Même si un tel cadre ne permet pas de comparer l'importance relative de chaque processus quantitativement, des pentes intraspécifiques significatives indiquent l'importance potentielle de l'ITV à la tendance entre les communautés. Des comparaisons interspécifiques de ces pentes peuvent à la fois aider à identifier les espèces les moins susceptibles de s'adapter au changement environnemental, de même que celles démontrant la

plus forte adaptation intraspécifique au gradient. Une investigation de la nature du changement fonctionnel (soit plastique ou génétique) chez ces dernières serait des plus pertinentes pour la prédiction des dynamiques de communautés.

Dans l'objectif de comparer plus précisément l'importance relative des processus intra- et interspécifiques à l'association trait-environnement, Cornwell et Ackerly (2009) ont proposé un cadre intégratif partitionnant la contribution de chacun au renouvellement en traits entre les communautés le long de gradients environnementaux continus (voir Leps et al. 2011, Kichenin et al. 2013 pour une adaptation de la méthode à un cadre de partitionnement de la variance). La méthode consiste à calculer dans quelle proportion la détection de la relation entre les moyennes de communautés et le gradient environnemental peut être améliorée en incluant des mesures de traits prises au niveau de la parcelle plutôt qu'en prenant des moyennes d'espèces. Cette méthode prend comme prédicat que la variation intra- et interspécifique covarient le long du gradient, prédicat tenant généralement dans les communautés végétales (Ackerly et Cornwell 2007, Cornwell et Ackerly 2009, Leps et al. 2011).

1.4. Remettre en cause les prédicats: la dépendance sur le contexte de l'importance relative de l'ITV au renouvellement en traits entre les communautés

Sans égards aux considérations méthodologiques, les quelques études ayant comparé les patrons de variation intra- et interspécifiques le long de gradients environnementaux rapportent des contributions très variables de l'importance relative de l'ITV à l'opposé du SPT dans l'association trait-environnement entre les communautés. Alors que la plupart des études rapportent une contribution prédominante du SPT, avec une plus petite, quoique significative, contribution de la variation intraspécifique (Cornwell et Ackerly 2009, Wardle et al. 2009, Sundqvist et al. 2011), quelques unes rapportent soit une importance prédominante (Leps et al. 2011), ou non-significative (Ackerly et al. 2002, Kröber et al. 2012) de l'ITV au renouvellement en traits entre les communautés. Ces disparités pourraient refléter des différences dans la longueur et le taux de variation de la pente environnementale du gradient étudié (see Burns 2004, Kröber et al. 2012), l'échelle à laquelle la variation a été évaluée

(Messier et al. 2010, Auger et Shipley 2012), le trait considéré pour un gradient donné, ou le gradient considéré pour un trait donné (Leps et al. 2011, Long et al. 2011), de même que les espèces sélectionnées pour l'étude et leur potentiel d'ITV (Ackerly et al. 2002, Andersen et al. 2012, Siefert 2012). De plus, la nature du renouvellement en traits le long d'un gradient peut varier selon les conditions environnementales. Andersen et al. (2012) ont effectivement rapporté un taux plus bas de SPT le long d'un gradient de précipitation dans des régions à haute précipitation que dans des régions à basse précipitation. Ces résultats suggèrent que l'importance relative des processus intra- et interspécifiques pour l'association trait-environnement entre les communautés ne serait pas nécessairement constante le long d'un gradient. Un cadre conceptuel permettant d'identifier les contextes environnementaux et écologiques dans lesquels une plus forte ou plus faible importance relative de l'ITV serait attendue constituerait un avancement certain dans l'intégration des connaissances actuelles sur l'ITV et pour améliorer les visées prédictives de telles études.

Une partie du travail de réflexion sous-tendant cette introduction générale a été publiée comme une section d'un article de revue scientifique traitant des inférences écologiques pouvant être tirées de la comparaison de patrons intraspécifiques et interspécifiques en écologie des communautés, article publié dans la revue *Molecular Ecology* (Vellend et al. 2014). À partir d'un thème de recherche général suggéré par Mark Vellend dans le cadre de cet article, j'y ai plus spécifiquement élaboré une revue des méthodes et conclusions résultant de l'utilisation de données populationnelles (intrasécifiques) dans la compréhension des mécanismes structurant l'assemblage des communautés végétales. J'y ai de plus posé des hypothèses spécifiques pouvant expliquer l'observation de covariation ou de contre-variation entre les tendances intraspécifiques et interspécifiques d'association entre variation fonctionnelle et environnementale, particulièrement considérant la cohérence entre les réponses des espèces à un même gradient environnemental (voir Appendice A).

1.5. Objectifs du projet de recherche et considérations pratiques sur leur réalisation

Dans le cadre du prochain chapitre, j'étudierai les relations entre variation fonctionnelle et environnementale chez les communautés herbacées de sous-bois le long d'un flanc de montagne situé dans le Parc National du Mont-Mégantic (Qc). Une communauté peut être définie de façon large comme tous les individus présents dans une aire donnée (Vellend 2010), ici, elles constitueront des parcelles homogènes de végétation de sous-bois de 104 m².

Les flancs de montagne peuvent être intuitivement définis par une variation en température moyenne, se refroidissant avec l'élévation. Cependant, des changements conjoints dans les propriétés du sol, les conditions de lumière et la microtopographie pourraient également être tenus pour responsables d'une part de la variation fonctionnelle exprimée par les communautés établies le long du gradient, de telle sorte que je définirai ce gradient de façon multivariée. Il est à noter que ces autres variables environnementales ne sont pas nécessairement corrélées avec le changement altitudinal, de telle sorte que leurs effets sur la variation en végétation peuvent être distingués statistiquement (voir Appendice D du chapitre 2).

Je considérerai conjointement la variation intraspécifique et interspécifique pour trois traits représentant trois axes majeurs de stratégies fonctionnelles chez les végétaux:

D'abord, la phénologie reproductive représente le synchronisme du développement reproductif d'un individu ou d'une population avec des conditions particulières de son environnement (Crimmins et al. 2009, Inouye 2008). Des changements dans la phénologie, souvent estimée comme date du pic de floraison, ont été largement documentés le long de gradients élévationnels (Bender et al. 2002, Ziello et al. 2009) et dans le temps comme une réponse au réchauffement climatique (Forrest et al. 2010, Cleland et al. 2012). Généralement, les individus tendent à fleurir plus tôt à basse élévation, où la fonte des neiges est initiée plus tôt et la chaleur s'accumule plus vite qu'à haute élévation où le froid est plus limitant.

Ensuite, la surface foliaire spécifique (SLA) se rapporte à l'aire d'un côté d'une feuille fraîche divisée par sa masse sèche. Elle tend à être positivement corrélée avec son taux photosynthétique, en étant à la fois négativement corrélée avec la durée de vie de la feuille, reflétant ainsi des compromis entre la capture de ressources et leur conservation chez les plantes (Poorter et Evans 1998, Wright et al. 2002). Il a été démontré que la SLA covariait de façon significative avec la température, à la fois entre les espèces et à l'intérieur des espèces, tel que démontré par des études de gradient (Long et al. 2011, Poorter et al. 2009) et des études de transplants expérimentaux (Etterson 2004, Scheepens et al. 2010).

Enfin, la hauteur maximale du feuillage, typiquement exprimée comme la distance entre le sol et le plus haut tissu photosynthétique d'une plante se rapporte à la fois aux stratégies d'acquisition de ressource et de compétition. La hauteur détermine la quantité de lumière que la plante pourra capter pour la photosynthèse, et la mesure dans laquelle d'autres plantes lui feront de l'ombre (Givnish 1982). En montant le long de flanc de montagne, la hauteur diminue entre les espèces (Messaoud et Chen 2011) et à l'intérieur des espèces (Clausen et al. 1940, Chapin et Chapin 1981).

Dans le cadre de ce mémoire, j'ai mesuré ces traits pour toutes les espèces de sous-bois présentes dans des parcelles distribuées le long de ce flanc de montagne, dans l'objectif de déterminer l'apport relatif de l'ITV au renouvellement fonctionnel entre les communautés, et d'investiguer les contextes écologiques et environnementaux définissant la magnitude de cet apport. Je porterai plus particulièrement attention à la nature de l'axe environnemental considéré, à la section du gradient concernée et aux patrons spécifiques d'ITV observés entre les espèces à l'étude. Les hypothèses et prédictions développées en regard de ces objectifs seront détaillées dans le prochain chapitre.

CHAPITRE 2

UNDERSTANDING CONTEXT DEPENDENCE IN THE CONTRIBUTION OF INTRASPECIFIC VARIATION TO COMMUNITY-LEVEL TRAIT-ENVIRONMENT MATCHING

par

Geneviève Lajoie et Mark Vellend

2.1. Description de l'article et contribution des auteurs

Dans cet article, nous élaborons un cadre conceptuel novateur dans lequel nous formulons des prédictions explicites de contextes dans lesquels de plus fortes ou plus faibles contributions de l'ITV au renouvellement en traits entre des communautés végétales puissent être attendues. Nous testons ensuite ces prédictions à l'aide d'un jeu de données substantiel et unique, quantifiant la variation fonctionnelle pour des traits à la fois phénologiques et végétatifs pour toutes les espèces herbacées de sous-bois présentes le long d'un flanc de montagne, et ce, le long d'un gradient environnemental défini de façon multivariée. Nous rapportons que l'étendue à laquelle l'ITV contribue à l'association trait-environnement entre les communautés dépend à la fois de l'axe environnemental considéré, étant maximale le long de gradients environnementaux non-climatiques, et de la cohérence dans les réponses des espèces au gradient, particulièrement celle des espèces les plus abondantes. Étant attendu que l'importance de l'ITV le long de gradients spatiaux permet d'anticiper la nature des changements adaptatifs à un changement environnemental temporel, nous nous attendons à ce que cette étude procure une base empirique forte pour améliorer les prédictions des réponses au niveau de la communauté au changement environnemental global.

Ma contribution à cet article est majeure. J'ai développé les bases du projet de recherche conjointement avec mon superviseur, Mark Vellend, puis élaboré le cadre conceptuel, les protocoles d'échantillonnage et la mise en place des expériences en milieu naturel. J'ai pris en charge l'organisation et l'accomplissement de la collecte de données, à laquelle des assistants de terrain et de laboratoire ont également participé. J'ai de plus effectué par moi-même les analyses statistiques, puis réalisé l'écriture de ce manuscrit. J'ai bénéficié, tout au long de ce processus, des conseils et commentaires avisés de mon superviseur. Cet article sera soumis à la revue *Ecology*.

2.2. Abstract

Recent studies provide evidence that intraspecific trait variation (ITV) plays a potentially important role in determining functional community composition across environmental gradients. However, the importance of ITV varies greatly among studies, and we lack a coherent understanding of the contexts under which to expect a high versus low contribution of ITV to trait-environment matching among communities. Here we elaborate a novel conceptual framework posing specific hypotheses and predictions about the environmental and ecological contexts underlying the contribution of ITV to community trait turnover, empirically investigating their occurrence in understory herbaceous plant communities in a montane environment, for 3 functional traits (flowering phenology, specific leaf area and height). We found that different components of trait variation mapped onto different environmental axes in this heterogeneous environment, specifically reporting a greater contribution of ITV along non-climatic axes (e.g., soil properties, light) than along the main climatic axis (i.e., elevation), as predicted by the hypothesis that phenotypic plasticity (a major source of ITV) is greatest in response to conditions varying at a small spatial scale. Based on a variant of the niche-variation hypothesis, we predicted that the importance of ITV would be greatest in the lowest-diversity portion of the elevational gradient (i.e., at high elevation), but this prediction was not supported. Finally, the nature of intraspecific relationships among traits, abundance, and environment had a major impact on the contribution of ITV to

community trait turnover. Specifically, generally strong intraspecific responses to the gradient observed across species did not necessarily give rise to a high contribution of ITV (or vice versa) given: (a) an especially weak or strong response of a dominant species driving the community-level trend, (b) differences among species in the direction of trait-environment response cancelling out, or (c) relatively narrow portions of the gradient where individual species abundances were high enough to have an important impact on community-level trait means. Our research identifies contexts in which we can predict that local adaptation and phenotypic plasticity will play a relatively large role in mediating community-level trait responses to environmental change.

2.3. Introduction

Consideration of functional traits in community ecology has improved our understanding of the selective pressures constraining community assembly across environmental gradients (see Keddy 1992, and more recently Weiher et al. 2011 for discussion and review). As a given set of environmental conditions favours some functional strategies over others, individuals are filtered in a community on the basis of their physiological, morphological and phenological traits. The functional composition of communities may therefore be expected to change with environmental conditions as the mean and range of trait values admitted by the filter varies across the gradient (Diaz et al. 1998, Cornwell and Ackerly 2009). Understanding the processes underlying trait-environment “matching” is key to predicting the nature and magnitude of changes in ecosystem function under environmental change (Suding et al. 2008, Sandel et al. 2010), a major challenge currently facing community ecologists.

Trait-environment matching can be maintained by adaptive trait variation occurring at two levels: among and within species (Ackerly 2003). First, local environmental conditions will select among all individuals at a site such that those belonging to a species with mean trait values close to the site optimum will be favoured (Grime 1979). Consequently, differences in mean species traits contribute to trait-environment matching along the environmental gradient in the form of species turnover (Weiher and Keddy 1995). Second, individuals within species

might express different trait values in different environments, either due to phenotypic plasticity or genetically-based local adaptation (Bradshaw 1965, Cody and Mooney 1978). This trait-environment matching process is referred to altogether as intraspecific variation.

If we assume that species turnover and intraspecific variation contribute to trait-environment matching in space (among communities) similarly as they do in time (within any given community), partitioning the relative importance of these processes to generating community-level trait turnover along any spatial gradient of interest can constitute a basis for predicting the rate and mechanisms underpinning functional community responses to temporal environmental change (Davis et al. 2005). A large relative importance of SPT to community-level trait turnover indicates an important role of dispersal in permitting species to track suitable environmental conditions and maintain trait-environment matching (Parmesan 2006). In contrast, a large contribution of ITV indicates a greater importance of in situ adaptive responses of resident species to environmental change, which may occur very rapidly (plasticity) or over the course of multiple generations (adaptive evolution) (Jump and Peñuelas 2005, Reed et al. 2010).

Recent studies provide evidence that ITV plays a potentially important role in determining functional community composition across gradients. For example, Jung et al. (2010) detected statistical signatures of environmental filtering and niche partitioning more strongly when taking into account ITV. Similar support for a significant role of ITV in mediating community assembly across gradients comes from studies using population-level trait data (rather than species-level means) for detecting trait-environment relationships among communities (Cornwell and Ackerly 2009, Leps et al. 2011, Long et al. 2011, Sundqvist et al. 2011). Despite the recent surge of interest in ITV, the contexts in which one would expect a high versus low contribution of ITV to trait turnover among communities remain nebulous, partly due to the paucity of studies having reported such results. For example, Cornwell and Ackerly (2009) reported that 14% of community-level variation in SLA could be attributed to ITV along a moisture gradient in chaparral communities, while Jung et al. (2010) reported a

contribution reaching 44% for the same trait and type of gradient in herbaceous wetland communities.

Here we develop a novel conceptual framework (Fig. 1) to investigate the sources of plant community trait turnover along environmental gradients. In a montane environment, we test how the contribution of ITV varies according to (a) the different environmental axes under consideration, (b) the portion of the environmental axis considered and (c) the structure of species functional responses to the gradient. For question (c), we specifically examine (i) the role of dominant species, (ii) the nature of trait-abundance relationships within species along the gradient and (iii) covariation among species in the direction of their trait response to the environment. The conceptual framework in Fig. 1 presents predictions of the scenarios in which one would expect either a low or a high contribution of ITV.

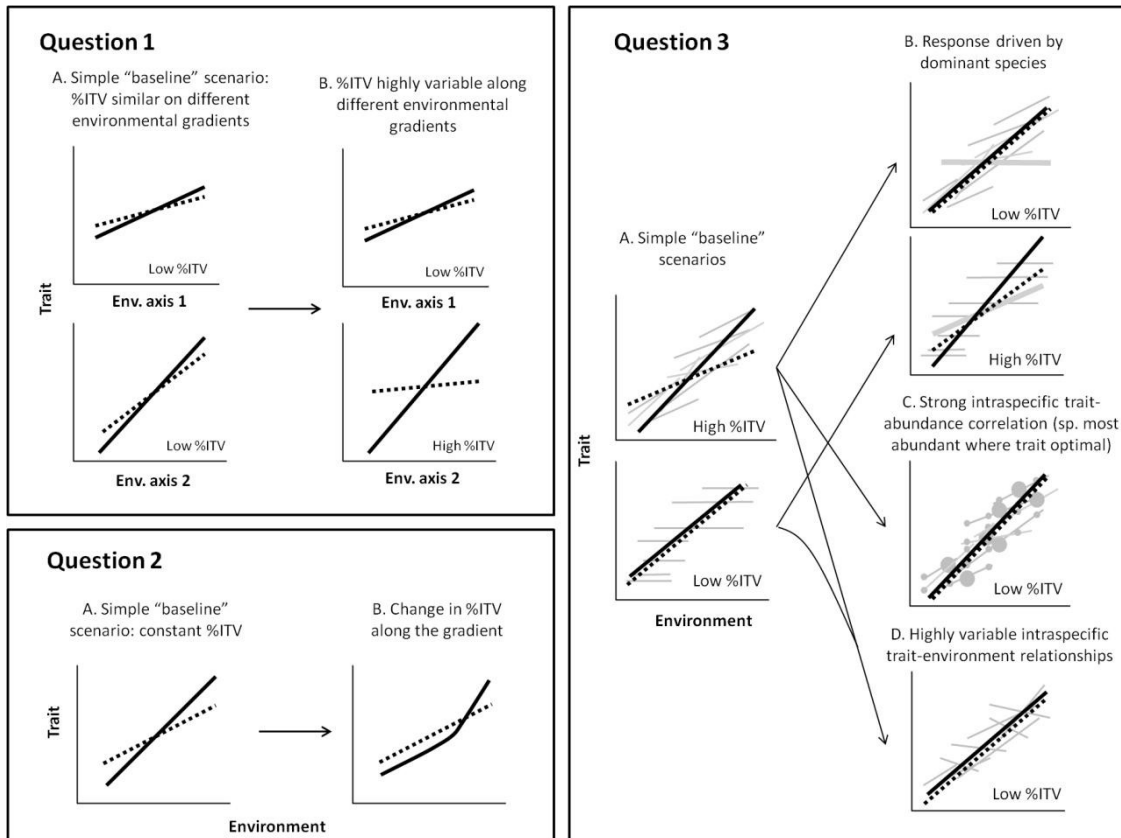


FIGURE 1. Different pathways to detecting low or high relative contributions of intraspecific trait variation to trait-environment matching. Thick black lines represent trait-environment relationships among community weighted means including ITV (solid line), and excluding it (dotted lines). The difference in slopes illustrates the contribution of ITV to trait-environment matching. Pale grey lines represent trait variation within species, with the most abundant species represented by the thick line. The size of the dots in panel 3D are proportional to the relative abundance of the species within the community. Predictive scenarios are presented for each of the three main questions this paper addresses. For each question, panel A represents the baseline scenario (Cornwell and Ackerly 2009), while panels B-D represent alternative scenarios that would lead to important changes in the detected contribution of ITV to community trait turnover.

Hypotheses and predictions

Most studies reporting both community-level and species-level functional responses to environmental variation have focused on a single environmental axis, such as aridity (Cornwell and Ackerly 2009, Jung et al. 2010) or productivity (Richardson et al. 2005, Sundqvist et al. 2011), or reported trait-environment correlations independently for both levels of trait change along each environmental axis considered (Andersen et al. 2012, Kröber et al. 2012; but see Leps et al. 2011). However, it is not at all clear whether we should expect the relative importance of ITV to trait-environment matching to be the same along different axes of environmental variation, even within the same system (Fig. 1, Question 1). The answer to this question has important implications for predicting community trait turnover in response to multivariate changes in environmental conditions.

We hypothesize that discrepancies between the environmental drivers of SPT and ITV result from differences in the spatial scales at which the different environmental axes vary. Small-scale heterogeneity in a given environmental factor is expected to select for plasticity within species (Levins 1969, Baythavong 2011), such that ITV might play an especially large role in trait-environment matching along such a gradient, even at larger scales. For an environmental factor varying predominantly across large spatial scales, long-term and consistent barriers to gene flow or a high cost of plasticity might restrain the adaptive capacity of species and prevent ITV from making an important contribution to trait-environment matching (Sultan and Spencer 2002). We therefore expect lineage diversification to historically have occurred along such a niche axis, leading to an important role for species turnover in maintaining trait-environment matching along that gradient in present-day communities.

In our region of eastern North America, climate varies predominantly over large scales (i.e., thousands of km), while non-climatic factors in the forest understory (our study system), such as soil properties and light, show tremendous variation at the scale of meters or even centimeters (Canham et al. 1990, Bell et al. 1993). As such, we predict that the relative

importance of species turnover to trait-environment matching should be maximised along our elevational gradient (very strongly correlated with temperature), while the role of ITV should be greatest along axes such as light and nitrogen availability in this montane environment.

Other authors have addressed scale-dependency in the contribution of ITV to trait variation among communities, that is how it is expected to vary with geographical scale (Albert et al. 2011) and with the length of the environmental gradient considered (Auger and Shipley 2013). Here, we instead investigate the types of environmental axes along which ITV is expected to be maximal, and make predictions based on their general scale of variation across the landscape.

Similarly, differences across study systems in the contribution of ITV to community-level trait-environment matching along a given gradient (e.g. Cornwell and Ackerly 2009, Jung et al. 2010) suggest that the biome, or community context itself may influence the contribution of intraspecific processes to trait-environment matching (Fig. 1, Question 2). Changes in the relative importance of ITV along an environmental axis, that is in different sections of a given environmental gradient within a single study system, have however not been investigated. We here hypothesize that ITV should play a more important role in harsh environments – high elevation in our case, following the niche variation hypothesis posited by Van Valen (1965) and further examined by Bolnick et al. (2011). These authors indeed suggested that a release from interspecific competition should lead to a greater potential for species to occupy niche space and express intraspecific variation in species-poor environment, such that we expect the relative importance of ITV to community trait turnover to be higher at high elevation, where a stronger filter operating on community assembly should lead to more expressed intraspecific variation in those fewer species able to pass the filter (see Emery and Ackerly 2014).

Variation in the direction and strength of species' trait and abundance responses to a gradient and its impact on the contribution of ITV to community trait turnover has seldom been examined. A commonly-used conceptual framework (Fig. 1, Question 3-A; Cornwell and Ackerly 2009) suggests that the functional response of the most abundant species is

representative of most other species and that abundance-environment relationships are negligible in determining the contribution of ITV. However, very different results can be obtained when using abundance-weighted vs. unweighted local trait means (Kichenin et al. 2013), suggesting these assumptions may not hold (Fig. 1, Question 3-B,C). Furthermore, an increasing number of studies report differences in trait-environment slopes among species along a same gradient (Albert et al. 2010, Kichenin et al. 2013, Mayor et al. 2014), suggesting different species may make different contributions to community-level turnover. In this case the role of ITV will appear minimal, despite strong species-specific trait-environment responses (Fig. 1, Question 3-D).

Here we address these questions by assessing trait-environment associations in herbaceous plant communities across a mountainside located in southern Québec (Canada). Our environmental gradient spanned deciduous (low-elevation) to coniferous (high-elevation) forest, with individual plots varying substantially along multiple environmental axes such as climate, light and soil conditions. In order to comprehensively examine the structure of ITV across the gradient, we sampled traits at the population level in every species present in our communities (i.e., species-specific measurements in each plot), considering three major axes of functional strategies: peak flowering date, specific leaf area and vegetative height.

2.4. Methods

Study site

Mont-Mégantic National Park (45°27'21" N, 71°09'08" O) is a 55 km² protected area located in southern Québec, Canada, on the northern edge of the Appalachian mountain range. Its topography consists of a massif reaching 1105 m elevation a.s.l., formed from plutonic intrusions composing a central mountain peak, surrounded by a circular crest. The climate is humid continental at low elevation (~500 m a.s.l.) shifting to a boreal-subarctic climate at high elevation. Mean annual temperature decreases at a rate of 0.64°C per 100 m of elevation, shifting from 3.6°C to 0.4°C along the mountainside, consequently reducing the length of the

growing season from ~100 days to ~80 days across the gradient (Parc National du Mont-Mégantic 2012). Tree vegetation in the park is characterized by an altitudinal gradient from maple-yellow birch stands at low elevation, transitioning into mixed forest of balsam fir and white or yellow birch, and ultimately to balsam fir-red spruce stands at the highest elevations (Parc National du Mont-Mégantic 2012). Our study site consists of the east-facing slope of Mont-St-Joseph (~3 km²), one of the crest mountains along which this vegetation gradient is especially evident across a 500-m rise in elevation (see Brown and Vellend, *in press*).

Plot establishment and environmental monitoring

Along each of three elevational transects, we established ten 4 m x 26 m plots, perpendicular to the elevational gradient, at intervals of ~40 m elevation change, totalling 30 rectangular plots of 104 m² across the study area (Appendix B). We selected only upland sites located underneath tree cover to limit the influence of wet areas, particularly large gaps and secondary succession on vegetation patterns. During the growing seasons of 2012 and 2013, we recorded the composition of the plant community by visually estimating percent cover of each herbaceous species at each plot as a measure of their local abundance. Our species pool therefore included both ephemeral and summer-flowering species of herbaceous angiosperms and shrubs reaching no more than 1 m at maturity, as well as pteridophytes.

At each plot, we measured a set of environmental variables thought to influence plant trait variation. Elevation was determined using a digital elevation model. Daily air temperature 0.5 m above ground was recorded with Thermocron IButtons (Maxim Integrated) along two of the transects from June 2012 to October 2013. We estimated slope using a clinometer, by averaging measurements taken 4 m upslope and 4 m downslope at each end of the rectangular plot. We characterized percent canopy openness by taking canopy photos (with Nikon Coolpix 5000 camera mounted by a Nikon Fisheye Converter FC-E8 lens) above the herbaceous cover every 4 m across the length of the plot at full canopy closure, which we then analyzed using Gap Light Analyzer (Frazer et al. 1999). Soil depth was measured and averaged from 14 sampling points on the periphery of each plot using a soil probe. At each of these points, we

also took 15 cm-deep soil cores, which were pooled per site for further characterization of nine soil physico-chemical characteristics (details in Appendix C).

Trait selection and measurement

Three functional traits were selected to represent major axes of plant strategies along which adaptive differentiation has been detected within and among species. Specific leaf area (SLA) is the one-sided area of a fresh leaf divided by its oven-dry mass and tends to be positively correlated with photosynthetic rate and negatively correlated with leaf life-span, reflecting a trade-off between resource capture and conservation in plants (Reich et al. 1994, Poorter and Evans 1998). Maximum foliage height is expressed as the distance between the ground and the highest photosynthetic tissue of a plant and determines its vertical access to light (Givnish 1982). Reproductive phenology represents the timing of reproductive development of an individual or population (Crimmins et al. 2009, Inouye 2008). We measured phenology of all angiosperms as peak flowering date, the date at which most flowers are open in a given population across the growing season.

For sampling both SLA and maximum vegetative height, we haphazardly selected within a 5-m margin of each plot five non-reproductive individuals of every species recorded within the plot (details in Appendix C). For estimating SLA, one healthy leaf of each selected individual was collected without petiole, digitally scanned, and its area determined using ImageJ (Rasband 2012). Leaves were then dried at 60°C for 72 h before weighing. Height of every individual was measured in the field to the nearest centimeter using a measuring tape.

We assessed flowering phenology during the growing season of 2013. This was done in a subset of plots given the labour-intensive nature of phenological observations. On each of two transects, we selected six plots spanning evenly the mountainside where we monitored the number of open flowers of each flowering species every 3-5 days from the end of April to the end of September. The peak flowering date was estimated by optimizing a Gaussian function over the flowering density curves of each species at every site, and extracting the mean of the

distribution. The composition of the flowering community at each flowering census was recorded by noting the total number of flowering stems per species as an estimate of local flowering abundance comparable across species.

Statistical analyses

Drivers of trait-environment matching among communities

In order to reduce multicollinearity among the environmental variables, we calculated variance inflation factors for each variable and eliminated those with the highest scores until none was higher than 4. To further simplify the environmental dataset, we then performed a PCA of plots based on the remaining environmental characteristics, and we extracted site scores along the axis that was the most strongly correlated with variables characterizing site acidity (pH, phosphorus concentration and percent organic matter). Environmental variables included in the final analyses were elevation, slope, canopy openness, total inorganic nitrogen concentration (extractable $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) and the acidity axis. Descriptive statistics for each of these variables are presented in Appendix D, along with an ordination of sites based on these environmental variables and pairwise scatterplots illustrating relationships among them.

We quantified the relative importance of ITV and SPT in determining the total trait variation along an environmental axis with the variation partitioning method presented by Leps et al. (2011) and further adapted by Kichenin et al. (2013) for application to continuous gradients. This method consists of three steps.

First, for each plot j , we computed three types of community weighted means ($\text{CWM}_{\text{SPT+ITV}}$, CWM_{SPT} , CWM_{ITV}). $\text{CWM}_{\text{SPT+ITV}}$ was calculated from the trait values measured locally for each population of each species occurring in that plot as:

$$CWM_{SPT+ITV_j} = \sum_{i=1}^S a_{ij} \cdot t_{ij}$$

where a_{ij} is the relative abundance of species i in plot j and t_{ij} is the population mean trait value of species i in plot j .

CWM_{SPT} was calculated from the mean trait values of each species occurring in that plot as:

$$CWM_{SPT_j} = \sum_{i=1}^S a_{ij} \cdot t_i$$

where a_{ij} is the relative abundance of species i in plot j and t_i is the mean trait value of species i estimated across all plots where it occurred.

CWM_{ITV} is the difference between the two, expressed as follows:

$$CWM_{ITV} = CWM_{SPT+ITV} - CWM_{SPT}$$

While functional variation among $CWM_{SPT+ITV}$ across an environmental gradient includes both SPT and ITV sources of variation, variation among CWM_{SPT} only account for SPT and that among CWM_{ITV} for ITV. As a weighting factor, we used plot-scale relative abundances as a weighting factor: vegetative percent cover for SLA and height, and relative number of flowering stems at peak flowering date for phenology, a measure estimated to better represent the adaptiveness of a given flowering date value at a site than vegetative cover.

Second, we performed separate regressions of each of the three types of CWMs with each environmental variable (characterized at each plot), and obtained the total and the regression sums of squares for each. For each given combination of trait and environmental axis, three separate models of trait-environment associations were then obtained; the first accounting for both interspecific and intraspecific sources of variation among sites ($CWM_{SPT+ITV} \sim E_1$), the second accounting only for SPT ($CWM_{SPT} \sim E_1$) and the third accounting only for ITV ($CWM_{ITV} \sim E_1$). Regressions were performed using both linear models and polynomial models

of second order for all trait-environment combinations following visual inspection of raw relationships. If adding the polynomial term for a given variable resulted in a significantly better model fit for any one of the three models (using anova model comparisons in R), we used the polynomial term for that variable in all three models. This decision was made independently for each trait-environment combination.

Third, the variance in CWM attributable to SPT and to ITV (absolute explanatory power) was assessed as the ratio between the regression sum of squares of the SPT model (SSR_{SPT}) or the ITV model (SSR_{ITV}), respectively, and the total sum of squares of the model including both components of total trait variation ($SST_{SPT+ITV}$). The relative importance of ITV as opposed to SPT in explaining community-level trait turnover (relative explanatory power), was calculated as $SSR_{ITV}/(SSR_{SPT} + SSR_{ITV})$. It represents the ratio of the explanatory power of ITV relative to all variation explained by the two components of trait change in total explained variation.

In order to assess whether SPT and ITV were best explained by the same gradients, we then calculated the contributions of each environmental variable to explaining functional variation underlain by each of them. For each of the three CWMs, for each trait (nine combinations), we first conducted a multiple regression that included all environmental variables (both linear and quadratic terms), which we orthogonalized to minimize collinearity using the function `poly` in the `{stats}` package. We then performed stepwise procedures for each model to reduce the number of explanatory variables to be included in the analyses. For any given trait, all variables that remained in any of the three models were kept in the final set. For each component of trait variation (i.e. total, SPT and ITV), the contribution of a given environmental variable was calculated as the standardized regression coefficient in the reduced model, multiplied by the simple correlation coefficient of that variable with the CWM, following Borcard (2002). Individual contributions of each variable then sum up to the explained variation (R^2) of the total model (Borcard 2002).

Relative importance of ITV along the gradient

Given that elevation was the best predictor of total turnover for all traits, we focused subsequent analyses on the trait-elevation relationships. To test whether the relative importance of ITV changed along the elevational gradient, we repeated the same variation partitioning analysis described above within sliding windows of plots along each transect to estimate the slope of the linear relationship between the relative importance of ITV and the mean position of the window along the gradient. Provided data points were not independent, we tested for significance by permutation, by randomly swapping the CWM with and without ITV at every site and recalculating trait-environment relationships and the contribution of ITV within each window 999 times.

Contexts influencing the relative importance of ITV detected

We assessed the impact of the most abundant species and of local species abundance distribution along the gradient on driving community trait turnover by evaluating the impact of using modified trait or abundance matrices on the relative importance of ITV detected using the variation partitioning method presented above. To assess the impact of the most abundant species on the detected contribution of ITV to community trait turnover, we removed it from the data set prior to recalculating CWM. To evaluate the influence of local abundance more generally (along with any potential for trait-abundance correlations within species), we performed the same analyses using presence-absence data. We evaluated variation in slopes among species by compiling and comparing their ITV slope signs. All analyses were performed in R v. 2.15.2 (R Core Team 2013).

2.5. Results

Drivers of trait-environment matching

Across the 30 sites, we recorded 51 herbaceous species, 30 of which were flowering in at least one of the 12 sites where phenology was recorded. For all three traits, variation among plots in CWM (all sources of variation combined) was best explained by elevation (Fig. 2). The mean date of peak flowering of communities was positively associated with elevation, while variation in SLA and height followed unimodal relationships, being respectively lowest and highest at mid-elevation (Fig. 3A, statistics summary in Appendix E). Canopy openness and acidity also explained considerable variation in all traits; soil nitrogen and slope did not (Fig. 2).

The relative importance of ITV to trait turnover among communities differed among traits, being highest for SLA and lowest for phenology along any environmental gradient (Table 1). For example, ITV accounted for 80.0% of the SLA-elevation relationship, but only 22.2% of the height-elevation relationship and 1.8% for peak flowering date vs. elevation (Table 1, Fig. 2). Still, the contribution of ITV to total variation in any trait varied considerably depending on the environmental axis in question (Table 1), as different environmental variables emerged as the best predictors of ITV and SPT (Fig. 4). ITV was consistently better predicted by non-climatic environmental variables such as canopy openness and acidity, while SPT (regardless of trait) was almost exclusively explained by elevation.

Relative importance of ITV along the gradient

There were no significant trends in the relative importance of ITV along the elevation gradient for peak flowering date and height (Fig. 5). A weak negative trend between the relative magnitude of intraspecific effects and elevation was observed for SLA, although it resulted from an increase in the interspecific component of trait change rather than a change in the magnitude of explained variation of ITV (Appendix F).

TABLE 1. The relative importance of ITV to community trait turnover along a mountainslope in Mont-Mégantic (Qc). Metric calculated from simple regression models for each trait and environmental axis combination as $SSR_{ITV}/(SSR_{ITV} + SSR_{SPT})$.

Trait	Elevation	Slope	Canopy openness	Nitrogen	Acidity
Peak flowering date	0.018	0.536	0.024	0.000	0.040
SLA	0.801	0.909	0.998	0.986	0.982
Height	0.222	0.755	0.713	0.659	0.185

Pathways to high or low relative importance of ITV

The impact of the most abundant species on the detected contribution of ITV to the community-level trait-environment relationships differed among traits. The composition of the flowering community (used for weighing peak flowering date CWMs) was dominated by *Oxalis montana*, reaching 28.0% of all flowering stems recorded across plots. The composition of the vegetative community (used for weighing SLA and height CWMs), was otherwise dominated by *Dryopteris campyloptera*, reaching 66.0% of all vegetative cover across plots. As *O. montana* displayed a shallower slope between peak flowering date and elevation than the species average, removing it from abundance-weighted assessments of trait-environment associations resulted in a modest increase in the relative importance of ITV detected (Fig. 6). In contrast, *D. campyloptera* was one of the most variable species for both SLA and height (steep slopes with elevation), such that removing it from analyses resulted in a substantial decrease in the detected contribution of ITV to community trait turnover.

Intraspecific trait-abundance-environment relationships had a strong effect on the detection of the relative importance of ITV in peak flowering date (Fig. 4). Weighting community means using presence-absence data rather than using relative abundance data indeed increased the contribution of ITV, which we expect if populations of a given species are generally more

abundant in a subset of sites where their trait values most closely match the site optimum, while being much less abundant elsewhere (as illustrated in Fig. 3B). No such impact of weighting by presence-absence was detected for SLA and height.

The direction of intraspecific trait responses to the elevation gradient was consistent among species for peak flowering date, with all species flowering later at higher elevations (Fig. 3A). However, for both SLA and height, many species showed responses in the opposite direction as that of the community-level trend across the elevation gradient, irrespective of their mean position along the gradient (Fig. 3A). Nine out of 34 species increased their SLA along elevation as opposed to decreasing it, while 16 out of 34 did so for height, effectively attenuating the average intraspecific trait-environment association across sites.

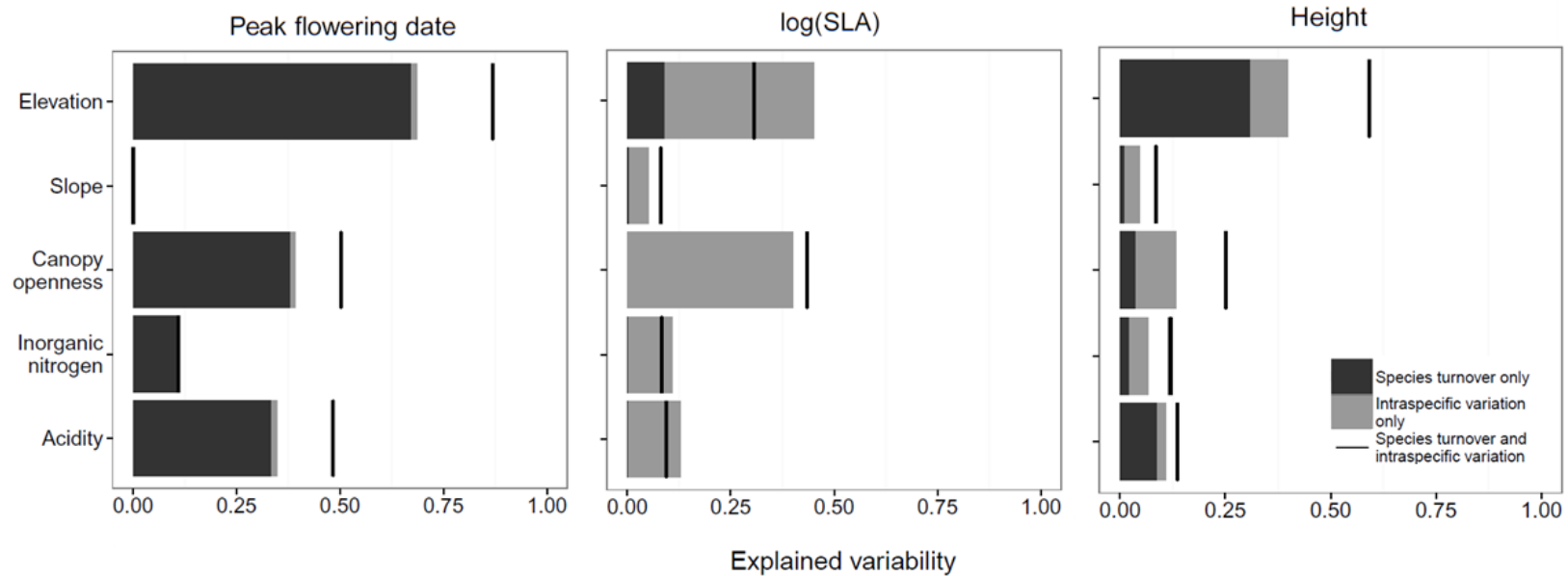


FIGURE 2. Partitioning intraspecific and interspecific sources of trait variation along environmental gradients. Explained variation of simple trait-environment relationships are presented for each of three traits, as predicted by five different environmental variables (see Appendix E for details on methods and statistical significance of relationships). Lines indicate the amount of variation explained by both interspecific and intraspecific (i.e. total) variation. Black portions of bars represent the variation of the total model explained by SPT only; pale grey portions represent the variation of the total model explained by ITV only. The space between the top of the bar and the black line represent covariation among the interspecific and intraspecific components of trait change (covariation is positive if the black line is further to the right than the stacked bars, and vice versa).

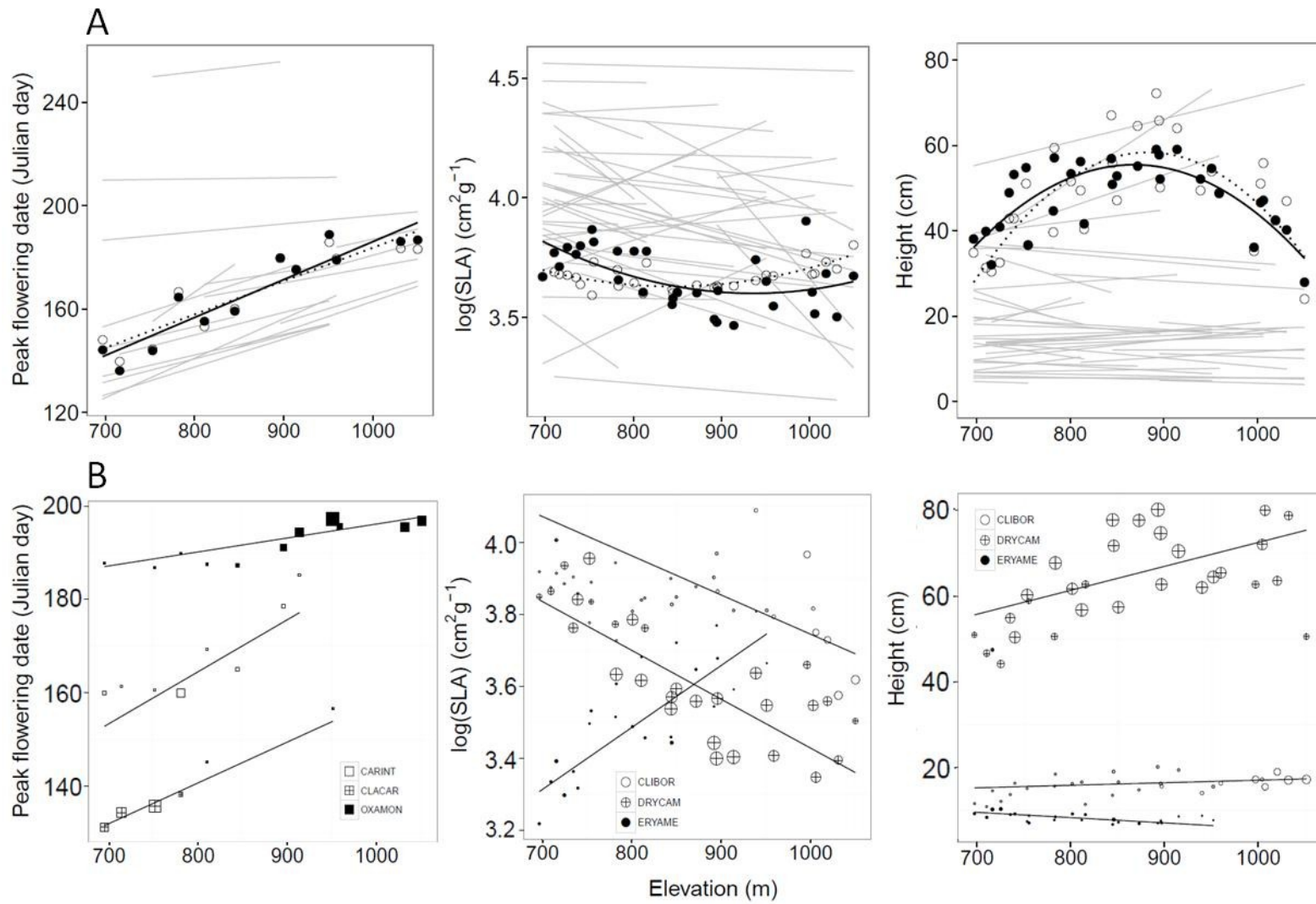


FIGURE 3. Relationships between trait variation and elevation among communities and for the most abundant species. *Panel A.* Each pair of points sharing the same position along the elevation gradient (x-axis) represents a plot. Dark circles and solid lines represent the community weighted means (CWMs) calculated with plot-level trait values (i.e., including ITV), and open circles and dotted lines represent those calculated with species-level trait means (i.e., excluding ITV). Differences in the slopes of the two relationships illustrate the relative importance of ITV to trait-environment matching. Pale grey lines represent ITV for each individual species occurring in at least 4 plots. *Panel B.* Each point represents a population within one of three species, chosen from the six most abundant in each case to minimize overlap in points. Each species is represented by a different shape, the size of which is proportional to the species' relative abundance within a site. Species names are: *Carex intumescens* (CARINT), *Claytonia caroliniana* (CLACAR), *Oxalis montana* (OXAMON), *Clintonia borealis* (CLIBOR), *Dryopteris campyloptera* (DRYCAM), *Erythronium americanum* (ERYAME). The most abundant species differ between phenological (peak flowering date) and vegetative (SLA and height) traits, since the species flowering the most abundantly was not necessarily that with highest percent cover at a given site.

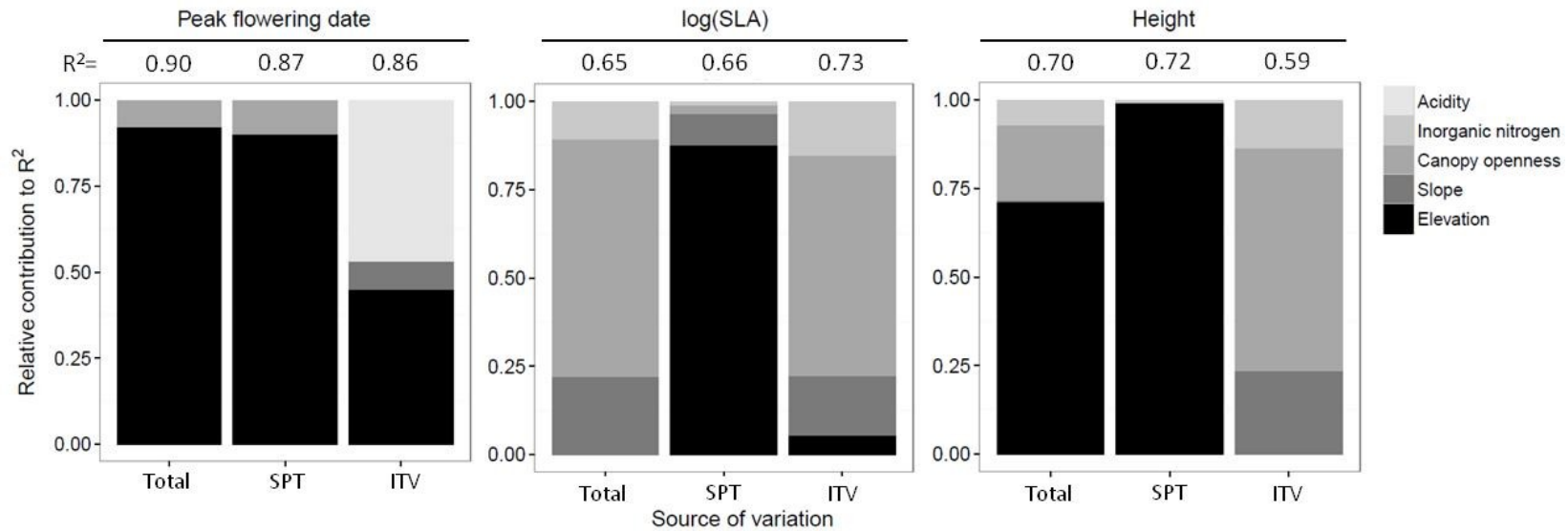


FIGURE 4. Relative contributions of five environmental factors to explaining total, interspecific and intraspecific trait variation. The relative contribution of each environmental factor to explaining variation in a multiple regression model including both first-order and second-order terms is illustrated for each component of trait variation, per trait. The R² of each multiple regression model is indicated on top of each column.

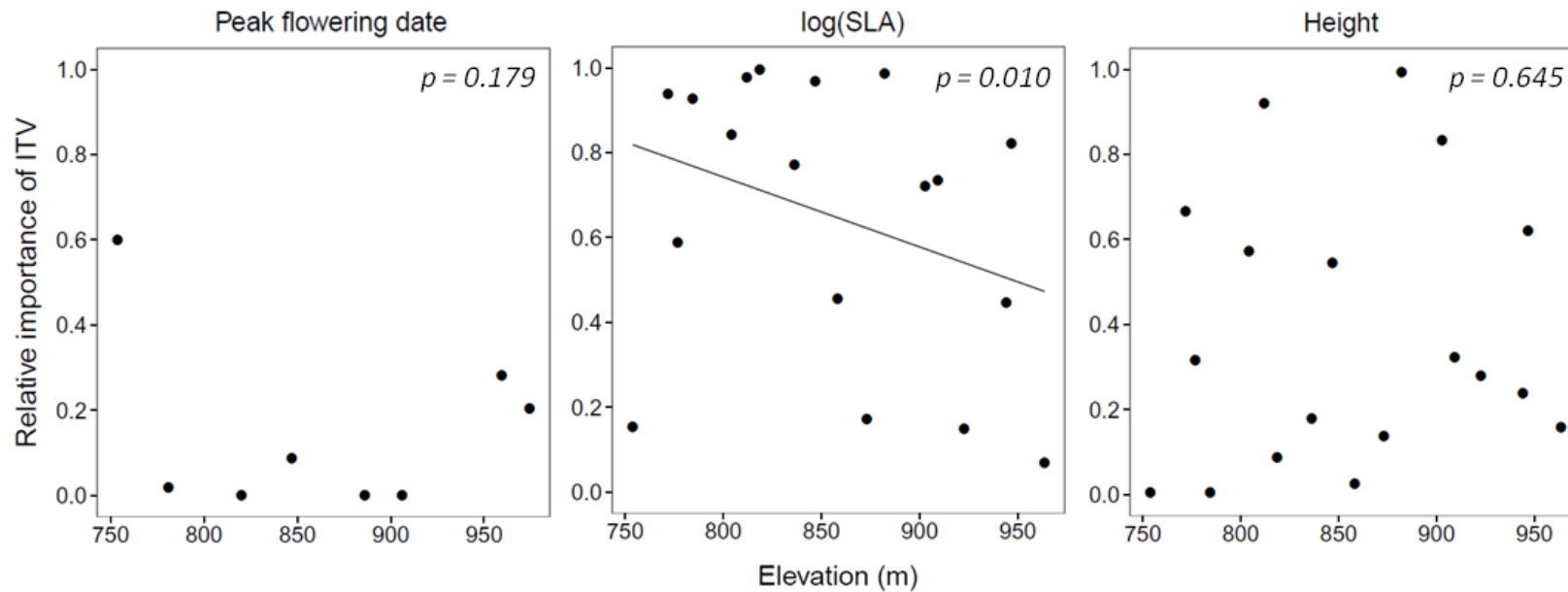


FIGURE 5. Relative importance of ITV to community trait turnover at different points along the elevational gradient. This metric (the y -axis) was calculated within sliding windows of 3 (peak flowering date) or 5 (SLA and height) plots, along the gradient. Each point represents one window of plots, its mid-point along the gradient being represented on the x axis. Statistical significance of permutation tests for linear relationship between the relative importance of ITV and elevation are indicated in upper right corner of each panel.

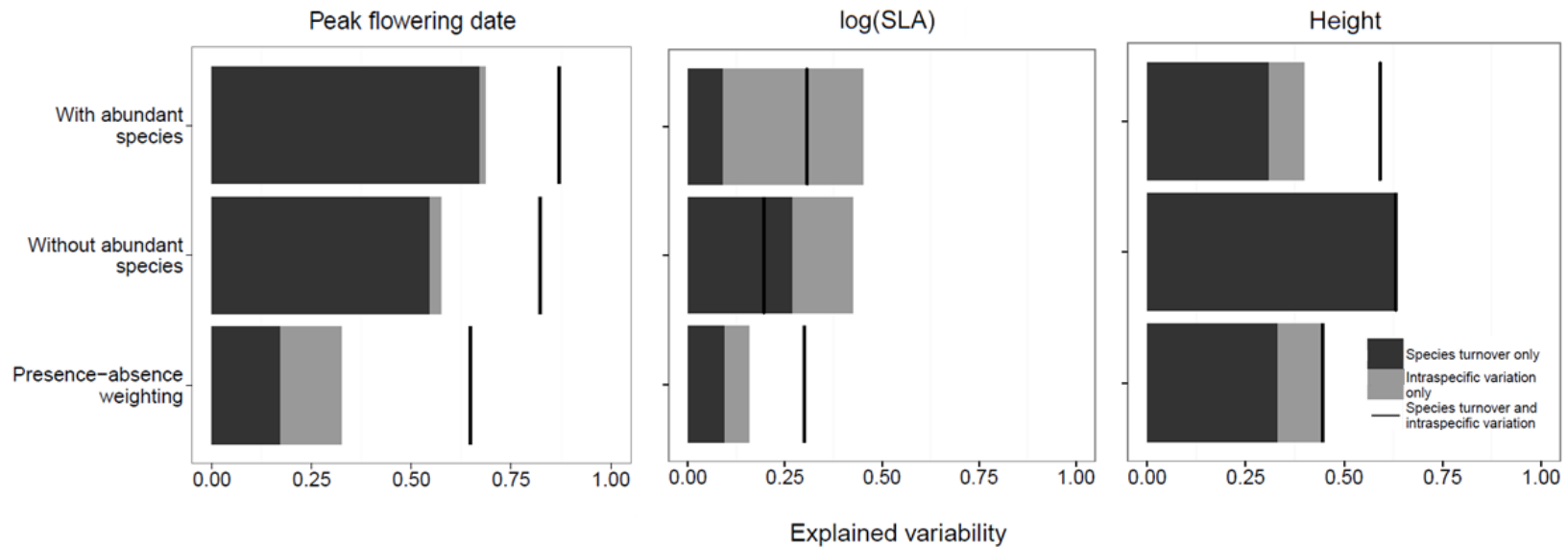


FIGURE 6. Effect of removing the most abundant species and the use of presence-absence data on variation in community weighted mean values explained by elevation. Variation in total, interspecific and intraspecific variation explained by elevation in simple linear (phenology) or second-order polynomial (SLA and height) regressions, using the most abundant species in the computation of the community weighted mean (first line), excluding it (second line), and by using presence-absence weighting rather than abundance-weighting (third line). Bars defined as in Figure 2.

2.6. Discussion

This is one of the first studies to take a multivariate environmental approach to partitioning the interspecific and intraspecific components of community-level trait change. We showed that different components of trait variation mapped onto different environmental axes in this heterogeneous environment. We also presented one of the first analyses partitioning community-level trait change in moving windows along an environmental gradient, although we found little evidence for a change in the relative importance of ITV along the elevational gradient. Finally, we elaborated a conceptual framework (Fig. 1) and presented empirical evidence demonstrating the multiple pathways by which a low or high contribution of intraspecific variation to community-level trait turnover can be detected. Specifically, strong trait-environment relationships within species did not necessarily lead to a high relative importance of ITV (or vice versa) because: (a) the atypical behavior of a dominant species may alter community-level trait-environment associations drastically, (b) opposing intraspecific trait-environment slopes may cancel out, or (c) species are sufficiently rare in sub-optimal environmental conditions that intraspecific trait-environment relationships contribute very little to abundance-weighted community-level trait variation.

Environmental drivers of trait variation along a mountainside

The contribution of ITV to community trait-environment matching differed among traits, as has been previously demonstrated (Jung et al. 2010, Leps et al. 2011, Kichenin et al. 2013), but also among environmental axes for each trait (Fig. 2). This result was notably a consequence of discrepancies in the environmental drivers of SPT and ITV. As predicted, SPT was greatest mostly along the elevation gradient, while functional variation within species was best predicted by non-climatic environmental factors, particularly canopy openness (Fig. 4). Among the few studies that have examined the relative importance of ITV across different environmental axes, Dwyer et al. (2014) also found differences among environmental gradients best predicting SPT and ITV in SLA: the contribution of ITV was greatest along axes of woody plant cover, nitrogen and pH, and least along axes of soil phosphorus and

productivity. Similarly, Leps et al. (2011) reported more variation in community mean SLA explained by ITV along a fertilization gradient than a mowing one. Consistent with our hypothesis, these results suggest that the eco-evolutionary drivers of trait variation may be different within and among species, with some evidence for environmental variables varying over potentially larger scales (climate and productivity) to determine SPT more than ITV. Field studies integrating comprehensive sampling of environmental conditions at multiple spatial scales will help assess the general applicability of this hypothesis.

Global environmental change is fundamentally multivariate, with climate, nutrient availability and disturbance regimes (among other factors) typically all changing in concert (Dale et al. 2000, Lewis et al. 2004). Thus, evaluating the drivers of community trait change along multiple environmental axes is important for predicting the conditions under which local adaptation or plasticity (i.e. ITV) may contribute to mediating community functional responses. Our results suggest a greater role of ITV in underlying community responses to canopy gaps, while responses to changes in climate, at least over the long term, should be dominated by species turnover.

Relative importance of ITV along the gradient

We detected no major change in the relative importance of ITV along the elevation gradient for either peak flowering date or height (Fig. 5). For SLA, contrary to expectations, we detected a decrease in the contribution of ITV to community trait turnover with increasing elevation (and therefore decreasing local species richness), although the trend was rather weak (Fig. 5). However, this pattern resulted largely from an increase in the magnitude of interspecific effects along the gradient, rather than from a decrease in raw intraspecific effects (Appendix F). Therefore, instead of lower levels of competition enhancing the expression of ITV at high elevation (Van Valen 1965, Bolnick et al. 2011), we can speculate that stronger environmental filtering at harsher high-elevation sites might lead to more species replacement than observed at low elevation. An increase in species turnover in herbaceous plant communities has also been observed by Itow (1991) along an elevational gradient.

Future studies evaluating context dependence in the relative importance of ITV to community-level trait-environment matching would benefit from increasing gradient length and sampling density, so as to increase the power to detect trait-environment associations across environmental gradients. In particular, our sampling protocol emphasized the elevation gradient, which simultaneously captured considerable variation in other environmental variables, such that our results may be contingent on the portion of these other gradients that we captured, in particular if the relative importance of ITV is not constant along particular axes, as was observed for SLA vs. elevation (Fig. 5).

Pathways to high or low relative importance of ITV

The nature of trait-abundance relationships within and among species along the elevational gradient determined the extent to which ITV played a role in maintaining trait-environment matching across communities, as depicted in our conceptual framework (Fig. 1).

First, species varied not only according to the strength of trait-environment relationships, but also in the direction of their responses to the elevational gradient (Fig. 3A). For both SLA and height, this is suggestive of interspecific variability in the functional strategies apt to maintain fitness along the elevational gradient. Idiosyncrasies in species responses to gradients have been reported elsewhere (e.g. Albert et al. 2010, Sundqvist et al. 2011, Mayor et al. 2014), though their influence on the contribution of ITV to community trait turnover had not been discussed (Vellend et al. 2014). The presence of marked contrasts between species in the direction of intraspecific SLA and height responses to the elevational gradient (Fig. 3B) suggest that species may either respond to different environmental variables covarying with elevation (e.g. Janousek and Folger 2013), or that they experience different micro-environmental conditions than those captured by plot-level averages (e.g. Roscher et al. 2011). To the extent that intraspecific trait responses to the environment are adaptive, the importance of ITV in maintaining trait-environment matching (e.g., from the point of view of ecosystem

function maintenance) might therefore be underestimated in the face of contrasting trait-environment responses among species.

In addition, the strength of the trait-environment relationship in the most abundant species had a major impact on the detection of the contribution of ITV to community trait turnover for SLA and height, but a small one for peak flowering date (Fig. 4). For the vegetative traits SLA and height, the trait-environment relationship was especially strong in the most abundant species (*D. campyloptera*), which thereby enhanced an already large contribution of ITV to community trait turnover (Fig. 2). We can therefore expect the dominant species *D. campyloptera* to play a major role in maintaining community-level trait-environment matching for these traits in the future if (1) the costs of plasticity or local adaptation are low and (2) the strength of trait-environment relationships across space is also indicative of the capacity of species to functionally respond to environmental change across time (Almeida et al. 2012).

In contrast to the vegetative traits, the low contribution of ITV to the peak flowering date-elevation relationship was underlain by low intraspecific variation in the most prolific flower-producing species, *O. montana* (Fig. 3B). Still, even in the absence of this species, ITV contributed little to this relationship (Fig. 6) given the strong tendency for species to make important contributions to the local flowering community only in a narrow portion of their distributions (Fig. 3B). As such, we can predict that future responses of community-level flowering time to climate warming will be dominated by species turnover, at least over the long term.

These results overall indicate that we cannot assume that the direction and strength of trait-environment relationships of dominant species are representative of the broader set of species in a community. As such, the use of subsets of the most abundant species in assessing trait-environment relationships (e.g. Sundqvist et al. 2011, Andersen et al. 2012; but see Cornwell and Ackerly 2009, Kröber et al. 2012) might be misleading in predicting the behavior of whole communities, despite potentially strong influence of abundant species on community-level ecological properties (Weiher and Keddy 1999, de Bello et al. 2007, Schöb et al. 2012).

In sum, we have provided a valuable framework by which to apprehend context-dependency in the contribution of ITV to community trait turnover. We particularly demonstrated that a high or low detected contribution of ITV depended on the environmental axis considered, on the magnitude and direction of ITV in the most abundant species and more generally the coherence among species functional responses to a given axis, and the presence or absence of strong peaks in species abundance along that gradient. Careful examination of species functional responses underlying community-level patterns of variation in a multivariate environmental framework appears essential to assessing the role of ITV in community assembly, and to predicting community-level trait responses to environmental change.

2.7. Acknowledgements

We thank assistants (A.-S. Goyette, V. Demers, R. Veilleux, F. Girard-Brisson) who contributed valuable help in collecting data and Parc National du Mont-Mégantic for access to sampling sites. This research was funded through graduate fellowships and research grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies. We are grateful to reviewers for constructive comments on earlier versions of this manuscript.

2.8. References

- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* **164**:S165-S184.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone, and S. Lavorel. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* **98**:604-613.
- Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **13**:217-225.

- Almeida, J. P., R. Montúfar, and F. Anthelme. 2012. Patterns and origin of intraspecific functional variability in a tropical alpine species along an altitudinal gradient. *Plant Ecology & Diversity* **6**:423-433.
- Andersen, K. M., M. J. Endara, B. L. Turner, and J. W. Dalling. 2012. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia* **168**:519-531.
- Baythavong, B. S. 2011. Linking the spatial scale of environmental variation and the evolution of phenotypic plasticity: selection favors adaptive plasticity in fine-grained environments. *The American Naturalist* **178**:75-87.
- Bell, G., M. Lechowicz, A. Appenzeller, M. Chandler, E. DeBlois, L. Jackson, B. Mackenzie, R. Preziosi, M. Schallenberg, and N. Tinker. 1993. The spatial structure of the physical environment. *Oecologia* **96**:114-121.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **26**:183-192.
- Borcard, D. 2002. Multiple and partial regression and correlation. Université de Montréal.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**:115-155.
- Brown, C. D. and M. Vellend. 2014. Non-climatic constraints on species' elevational range expansion under climate change. *Proceedings of the Royal Society of London B* *In press*.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies, and P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:620-631.
- Cody, M. and H. A. Mooney. 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**:265-321.
- Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* **79**:109-126.
- Crimmins, T. M., M. A. Crimmins, and C. D. Bertelsen. 2009. Flowering range changes across an elevation gradient in response to warming summer temperatures. *Global Change Biology* **15**:1141-1152.

- Dale, V. H., L. A. Joyce, S. McNulty, and R. P. Neilson. 2000. The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Science of the Total Environment* **262**:201-204.
- Davis, M. B., R. G. Shaw, and J. R. Etterson. 2005. Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* **86**:1704-1714.
- de Bello, F., J. Lepš, S. Lavorel, and M. Moretti. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* **8**:163-170.
- Díaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**:113-122.
- Dwyer, J. M., R. Hobbs, and M. M. Mayfield. 2014. Specific leaf area responses to environmental gradients through space and time. *Ecology* **95**:399-410.
- Emery, N. C. and D. D. Ackerly. 2014. Ecological release exposes genetically based niche variation. *Ecology Letters* **17**:1149-1157.
- Frazer, G. W., C. D. Canham, and K. P. Lertzman. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia.
- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist* **120**:353-381.
- Inouye, D. W. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* **89**:353-362.
- Itow, S. 1991. Species turnover and diversity patterns along an evergreen broad-leaved forest coenocline. *Journal of Vegetation Science* **2**:477-484.
- Janousek, C. N. and C. L. Folger. 2013. Variation in tidal wetland plant diversity and composition within and among coastal estuaries: assessing the relative importance of environmental gradients. *Journal of Vegetation Science* **25**:534-545.
- Jump, A. S. and J. Peñuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**:1010-1020.
- Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann, and S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* **98**:1134-1140.

- Kichenin, E., D. A. Wardle, D. A. Peltzer, C. W. Morse, and G. T. Freschet. 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology* **27**:1254-1261.
- Kröber, W., M. Bohnke, E. Welk, C. Wirth, and H. Bruelheide. 2012. Leaf trait-environment relationships in a subtropical broadleaved forest in South-East China. *Plos One* **7**:e35742.
- Legendre, P. and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leps, J., F. de Bello, P. Smilauer, and J. Dolezal. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* **34**:856-863.
- Lewis, S. L., Y. Malhi, and O. L. Phillips. 2004. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **359**:437-462.
- MacArthur, R. H. and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* **101**:377-385.
- Mayor, J. R., S. J. Wright, and B. L. Turner. 2014. Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* **102**:36-44.
- Parc National du Mont-Mégantic. 2012. *Synthèse de connaissances*.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**:637-669.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. Bret-Harte, W. Cornwell, J. Craine, and D. Gurvich. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Poorter, H. and J. R. Evans. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* **116**:26-37.
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rasband, W. S. 1997-2012. *ImageJ*. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.

- Reed, T. E., D. E. Schindler, and R. S. Waples. 2010. Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conservation Biology* **25**:56-63.
- Reich, P. B.; M. B. Walters, D. S. Ellsworth and C. Uhl. 1994. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. I. Patterns among species and communities. *Oecologia* **97**:62-72.
- Richardson, S. J., D. A. Peltzer, R. B. Allen, and M. S. McGlone. 2005. Resorption proficiency along a chronosequence: responses among communities and within species. *Ecology* **86**:20-25.
- Roscher, C., B. Schmid, N. Buchmann, A. Weigelt, and E. D. Schulze. 2011. Legume species differ in the responses of their functional traits to plant diversity. *Oecologia* **165**:437-452.
- Sandel, B., L. J. Goldstein, N. J. Kraft, J. G. Okie, M. I. Shuldman, D. D. Ackerly, E. E. Cleland, and K. N. Suding. 2010. Contrasting trait responses in plant communities to experimental and geographic variation in precipitation. *New Phytologist* **188**:565-575.
- Schöb, C., B. J. Butterfield, and F. I. Pugnaire. 2012. Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* **196**:824-834.
- Suding, K. N., S. Lavorel, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, S. Diaz, E. Garnier, D. Goldberg, D. U. Hooper, S. T. Jackson, and M. L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology* **14**:1125-1140.
- Sultan, S. E. and H. G. Spencer. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist* **160**:271-283.
- Sundqvist, M. K., R. Giesler, and D. A. Wardle. 2011. Within- and across-species responses of plant traits and litter decomposition to elevation across contrasting vegetation types in subarctic tundra. *Plos One* **6**:e27056.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* **99**:377-390.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* **85**:183-206.
- Vellend, M., G. Lajoie, A. Bourret, C. Múrria, S. W. Kembel, and D. Garant. 2014. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Molecular Ecology* **23**:2890-2901.

Weiher, E. and P. A. Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* **73**:323-335.

Weiher, E. and P. A. Keddy. 1999. Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* **87**:355-361.

Weiher, E., D. Freund, T. Bunton, A. Stefanski, T. Lee, and S. Bentivenga. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **366**:2403-2413.

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

La capacité d'un individu à survivre dans un environnement donné étant déterminée par la qualité de la correspondance entre ses caractéristiques physiologiques et phénologiques (traits) et les propriétés de son environnement (Darwin 1859), la composition fonctionnelle d'une communauté, en particulier sa valeur moyenne de trait, est généralement associée à une certaine valeur environnementale le long d'un axe donné (Ackerly 2003). Il est donc attendu qu'en face d'un changement environnemental, les traits exprimés par la communauté changent pour maintenir cette association, menant à une association trait-environnement entre les communautés le long de gradients environnementaux (Shipley 2010). Ce changement fonctionnel au niveau de la communauté peut être assuré soit par une adaptation des plantes déjà présentes dans la communauté aux nouvelles conditions environnementales (i.e. par variation intraspécifique), ou par colonisation d'espèces pré-adaptées à ces nouvelles conditions (i.e. par renouvellement en espèces) (Ackerly 2003). En assimilant les dynamiques de changement temporelles et spatiales (Davis et al. 2005), une différenciation spatiale de l'apport de ces deux sources de renouvellement fonctionnel entre les communautés peut donc mener à une meilleure compréhension et prédiction de la capacité de médiation des communautés au changement environnemental temporel (Jump and Peñuelas 2005, Parmesan 2006, Reed et al. 2010). Cet objectif demeure en effet des plus pressants dans le cadre des changements environnementaux globaux contemporains (Walther 2010, Davey et al. 2013).

Nous avons ici évalué, au-delà de la contribution de l'ITV dans l'association entre les traits moyens des communautés végétales et leur environnement, un cadre conceptuel novateur posant des hypothèses et prédictions sur les contextes écologiques et environnementaux déterminant l'ampleur de cette contribution. La pertinence de ce cadre s'établit en deux volets. D'abord, il permet une meilleure intégration des connaissances sur l'ITV et de son rôle dans

l'assemblage des communautés en proposant des bases théoriques à la comparaison des études disparates ayant calculé l'importance de l'ITV globalement le long de différents gradients environnementaux et pour différents types de traits (voir Appendice A). Ensuite, il propose des prédictions nous ayant permis, à partir d'un jeu de données extensif, d'évaluer empiriquement les sources du renouvellement fonctionnel entre les communautés végétales le long d'un flanc de montagne. Nous avons par le fait même démontré clairement que différents processus sous-tendent la contribution de l'ITV au renouvellement fonctionnel entre les communautés pour différents traits.

De la remise en cause des prédicats sur les sources de l'association trait-environnement entre les communautés: pour une considération contextuelle de la contribution de l'ITV à l'assemblage des communautés végétales dans des environnements en changement

Notre approche nous permet plus particulièrement de remettre en question trois prédicats de la recherche actuelle visant à déterminer l'apport relatif de l'ITV à l'association trait-environnement entre les communautés. En premier lieu que l'ITV et le SPT sont déterminés proportionnellement par les mêmes gradients environnementaux, en second lieu que la direction et la magnitude de l'ITV sont similaires entre les espèces, plus particulièrement, entre les dominantes et les subordonnées, et en dernier lieu que l'aptitude à la variation intraspécifique se traduit au niveau des communautés par le maintien de l'abondance relative de cette espèce entre les communautés (voir Cornwell et Ackerly 2009, Sundqvist et al. 2011, Andersen et al. 2012). Ces considérations nous permettent de préciser le cadre prédictif de la réponse fonctionnelle des communautés végétales aux changements environnementaux.

Nous rapportons en effet que l'ITV et le SPT varient de façon prédominante le long de différents gradients environnementaux, climatique pour le SPT et non-climatiques pour l'ITV. Ces résultats suggèrent qu'une considération simple de facteurs climatiques dans la prédiction des réponses des communautés végétales au changement global, tel que généralement considéré dans les modèles de distribution d'espèces développés à cette fin (García-López et Allué 2011, Garzón et al. 2011), pourrait sous-estimer le potentiel d'adaptation des espèces en

même temps que les possibilités d'interactions entre les facteurs environnementaux dans la direction que prendrait le changement de composition de la communauté.

Nous examinons ensuite si l'importance relative de l'ITV varie elle-même le long du gradient, afin de déterminer si la réponse attendue des communautés au changement environnemental diffère entre les biomes, ici le long d'une transition de la forêt de feuillus à la forêt boréale. Cette question de recherche s'inscrit dans une tradition de recherche sur les patrons de renouvellement en espèces le long de gradients environnementaux (Whittaker 1960, 1967; Shipley and Keddy 1987, Leibold and Mikkelsen 2002), suggérant que les processus responsables de l'assemblage des communautés diffèrent dépendant du contexte environnemental et biologique du système d'étude (mais voir Kraft et al. 2011).

Ainsi, Whittaker (1960) rapporte une diminution dans la différenciation des communautés végétales le long d'un gradient altitudinal, de telle sorte que de plus grands taux de renouvellement en espèces sont observés à basse élévation qu'à haute élévation, ce qu'il attribue à des plus grandes amplitudes des distributions d'espèces composant les communautés à haute élévation. En termes fonctionnels, ces patrons pourraient être traduits comme conférant une plus grande importance à la variation intraspécifique dans l'association trait-environnement dans ces communautés. L'hypothèse de la variation en niche présentée par Van Valen (1965) a les mêmes implications à cette échelle, suggérant qu'un relâchement de la compétition dans des communautés à faible diversité (ici de haute élévation) devrait laisser place à plus de variation intraspécifique dans les espèces résidentes (voir aussi Bolnick et al. 2011).

Nous avons ici considéré plus particulièrement si ces changements relatifs dans l'ITV et le SPT pouvaient mener à une variation dans l'importance relative de l'ITV le long d'un gradient altitudinal, avec la prédiction d'une augmentation dans l'importance de la variation intraspécifique le long du gradient. Nous n'avons cependant observé de variation dans cette métrique que pour la SLA, et ce à faible magnitude. Dans ce cas, une diminution plutôt qu'une augmentation dans l'importance de l'ITV a été détectée avec une augmentation en élévation.

Cette tendance est le résultat d'une augmentation plus grande dans la magnitude des effets interspécifiques que des effets intraspécifiques avec l'élévation. Une telle augmentation dans le SPT le long d'un gradient altitudinal a aussi été observée par Itow (1991) le long d'un gradient altitudinal, suggérant qu'un environnement plus contraignant à haute élévation pourrait générer plus de renouvellement en espèces, sous formes d'emboîtement, que d'opportunités à la variation intraspécifique.

Nous rapportons ensuite l'importance de l'espèce la plus abondante et de la covariation dans les réponses fonctionnelles des espèces au gradient dans la détection de la réponse intraspécifique au niveau de la communauté. La forte influence des espèces abondantes sur les propriétés écologiques estimées au niveau de la communauté est bien reconnue (Weiher et Keddy 1999, de Bello et al. 2007, Schöb et al. 2012) et à encouragé l'utilisation de sous-groupes des espèces les plus abondantes pour tenir compte des relations entre traits et environnement (ex: e.g. Sundqvist et al. 2011, Anderson et al. 2012; but see Cornwell and Ackerly 2009, Kröber et al. 2012). Alors que les espèces dominantes peuvent en effet contribuer de façon importante à certaines réponses d'intérêt, telle que le fonctionnement des écosystèmes (Garnier et al. 2004), nos résultats indiquent cependant que nous ne pouvons assumer que la direction et la magnitude des relations trait-environnement pour les espèces dominantes sont représentatives de l'ensemble des espèces de la communauté.

Enfin, nous avons rapporté que la présence de variation intraspécifique entre les espèces ne se traduisait pas nécessairement en contribution de la variation intraspécifique au niveau de la communauté. La distribution leptocurtique de l'abondance des espèces et la forte ségrégation de leurs centres de distribution le long du gradient, ici observées pour le pic de floraison, contribuaient plutôt à maximiser l'apport du SPT. Dans un contexte de réchauffement climatique où l'adaptabilité de la date de floraison peut représenter un facteur important de la possibilité reproductive de l'espèce (Inouye 2008), nos résultats rapportant une forte contribution de la variation intraspécifique au niveau de l'espèce suggèrent un potentiel adaptatif fort dans notre site d'étude, malgré une faible contribution totale de l'ITV au maintien de la correspondance trait-environnement entre les communautés. La possibilité de

reproduction dépendant de l'abondance de floraison, la survie d'une population serait peut-être davantage sous-tendue par le potentiel énergétique de l'espèce ou à la stratégie d'acquisition de ressources permettant aux individus d'atteindre un seuil de reproduction donné, au-delà de sa capacité à ajuster la date de floraison (Obeso 2002). Le potentiel de variation intraspécifique dans des ensembles de traits reliés à l'acquisition de ressources et aux capacités compétitives de l'espèce pourraient alors être plus informatifs sur le potentiel de survie de l'espèce en face de changements environnementaux.

La différence démontrée par notre étude dans les processus sous-tendant l'importance relative de l'ITV à l'association trait-environnement entre les communautés entre les traits à l'étude fortifie l'importance de considérer la dépendance sur le contexte dans l'évaluation de cette métrique. Ainsi, malgré une forte variation en date de pic de floraison à l'intérieur des espèces le long du gradient en élévation, la contribution de l'ITV à l'association trait-environnement demeure très faible (1.8%) pour ce trait étant donné la dominance de chacune des espèces dans des portions différentes du gradient, maximisant le SPT. L'espèce la plus dominante, tous sites confondus, n'avait que peu d'impact sur la tendance observée entre les communautés. En revanche, la contribution de l'ITV était très forte pour la SLA (80.0%) et relativement faible (22.1%) pour la hauteur, mais la métrique obtenue pour ces deux traits était sous-tendue par les mêmes patrons observés à l'espèce: une forte variation intraspécifique dans l'espèce la plus abondante, tempérée par de la contrevariation observée dans la direction des réponses intraspécifiques entre les autres espèces.

Autres considérations et orientations futures de recherche

Bases prédictives

Dans le cadre de ce projet, nous avons mis l'emphase sur les deux sources générales du renouvellement en traits entre communautés, soit l'ITV et le SPT. Une compréhension plus détaillée des processus sous-tendant l'association trait-environnement dans notre système pourrait cependant être obtenue en partitionnant plus avant les deux sources de la variation

intraspécifique, soit l'adaptation locale et la plasticité phénotypique. La nature du changement intraspécifique est en effet informative du potentiel d'adaptation et de l'horizon temporel dans lequel des changements fonctionnels pourraient répondre aux changements environnementaux à l'intérieur des espèces (Hulme and Barrett, *Early view*). Si la majorité du changement intraspécifique dans une espèce est sous-tendue par la plasticité phénotypique, nous pouvons nous attendre à une réponse rapide à un changement environnemental (Williams et al. 2008). En revanche, si elle est sous-tendue principalement par l'adaptation locale, une adaptation des plants à leur site peut être attendue si le changement n'est pas trop rapide (Bradshaw 1991, mais voir Franks et al. 2007) sans quoi la survie de l'espèce dans le paysage dépendra de ses capacités de dispersion.

À cette fin, nous conduisons présentement une expérience de transplant réciproque dans laquelle des plants d'*O. montana* originaires du haut, du milieu et du bas du gradient altitudinal ont été échangées et retransplantées, de façon à comparer à la fois les capacités de survie des plants et la capacité d'ajustement de leurs traits fonctionnels en regard de leur origine géographique et de leur appartenance génétique (Etterson 2004, Scheepens et al. 2010). Les expériences de transplant sont particulièrement utiles pour examiner la réponse des espèces au changement environnemental, comme elles simulent la dispersion des plantes sur le terrain de deux façons: d'une fin à l'autre du gradient et vice versa, permettant ainsi de différencier la nature des réponses attendues entre les populations (Emery 1994, Byars et al. 2007).

Les bases prédictives si séduisantes d'une approche spatiale se fondent cependant sur un prédicat de substitution espace-temps, postulant que les processus écologiques sous-tendant le changement fonctionnel spatial sont les mêmes que ceux prenant place temporellement (Currie 2001, Elith et Leathwick 2009). Une remise en doute de l'équivalence de ces processus peut cependant être posée (voir Blois et al. 2013). Que de continuer l'échantillonnage des parcelles permanentes établies dans le cadre de ce projet dans un horizon temporel de moyen à long terme permettrait le test de cette hypothèse dans notre système d'étude (voir Jung et al. 2014).

Échelle spatiale

Les impacts de l'échelle spatiale de notre étude sur les résultats obtenus sont également à considérer en plus de détails. Des hypothèses et projets de recherche sur la détection d'effets intraspécifiques à diverses échelles spatiales postulent que l'importance relative de la variation intraspécifique dans la variation fonctionnelle totale observée entre les communautés serait maximale à petite échelle spatiale (Albert et al. 2011), ou en considérant de petites tailles de gradients environnementaux (Auger et Shipley 2013). Ces auteurs suggèrent que cet effet serait dû à une hausse dans l'apport relatif de la SPT en augmentant l'échelle spatiale, comme résultant de différences de plus en plus marquées dans les traits des différentes espèces ajoutées aux communautés en incluant de nouveaux types d'habitat. À grande échelle, l'inclusion des zones géographiques entières de distribution des espèces limiterait à la fois la contribution de l'ITV au renouvellement en traits entre les communautés. Notre étude s'établissant à petite échelle (gradient en élévation d'environ 350 m) pourrait donc montrer une réponse intraspécifique plus grande par rapport à ce qui est observé dans la littérature pour un même type de gradient (ex: gradient en élévation de 900 m dans Kichenin et al. 2013).

Il est cependant attendu que l'échelle de notre étude ne biaise pas l'évaluation des sources de la variation fonctionnelle dans notre système. Cette échelle est en effet compréhensive de toutes les communautés végétales de sous-bois observées au Mont-Mégantic (i.e. nous avons échantillonné ces communautés du plus bas au plus haut de la montagne). De plus, notre petite échelle environnementale est probablement plus représentative de la magnitude des changements environnementaux auxquelles les communautés végétales seront soumises dans un horizon temporel à court terme. La variation en température le long de notre gradient est d'environ 2.2°C (données non montrées) alors que les prédictions de l'IPCC (Flato et al. 2013) sur un horizon temporel de cent ans s'établissent entre 1.8°C et 3.4°C. Cette correspondance améliore l'applicabilité de nos résultats à des projets prédictifs de distribution d'espèces visant à la conservation, semblablement plus pertinents sur court à moyen terme.

Une autre limite associée à l'échelle dans la définition des relations trait-environnement consiste en l'inadéquation possible des échelles utilisées pour mesurer la variation fonctionnelle et la variation environnementale, susceptible de résulter en une diminution du pouvoir de détection des relations trait-environnement entre les sites (voir Dullinger et al. 2007). Plus particulièrement, il est attendu que plus les différences environnementales sont réduites entre les parcelles, plus l'hétérogénéité environnementale à l'intérieur des parcelles est susceptible de jouer un grand rôle dans la variation fonctionnelle observée entre les individus. De ce fait, les moyennes de trait des communautés ne sembleront pas étroitement liées aux variables environnementales moyennes prises au site, alors que l'échantillonnage des micro-conditions environnementales pour chaque individu (ou plus généralement population) dont une valeur de trait a été prise pourrait rendre cette relation détectable. En d'autres mots, la position des individus (ou populations) le long de l'axe environnemental pourrait ne pas être représentative des conditions dont ils font l'expérience à micro-échelle, de telle sorte que des variations dans leurs valeurs de traits ne sembleront pas adaptatives. Dans de tels cas, le potentiel d'adaptation des espèces au changement environnemental pourrait être sous-estimé.

Cet effet pourrait influencer nos résultats de deux façons dans notre étude, d'abord en affectant la détection d'une variation dans l'importance relative de l'ITV le long du gradient, où la taille des fenêtres dans lesquelles les relations trait-environnement étaient mesurées était considérablement réduite. L'analyse par fenêtres mobiles, en réduisant le nombre de points de données à partir desquels évaluer cette variation, diminue de surcroît le pouvoir de détection de sa relation avec la variation environnementale, phénomène qui pourrait mener à l'impossibilité de détection générale d'une telle tendance dans notre étude.

Ensuite, une diminution du pouvoir de détection de relations trait-environnement à petites échelles spatiales pourrait faire en sorte que les potentiels de détection de ces relations soient différents entre les axes environnementaux, une contingence de notre échantillonnage étant de ne pas obtenir la même longueur de gradient pour tous les axes. Si l'on pose comme hypothèse que l'ITV prend place principalement le long de gradients variant à petite échelle, il est donc possible que son importance dans la médiation du changement environnemental au niveau de

la communauté ait été sous-estimée dans notre étude. Il serait donc pertinent de considérer de plus grandes magnitudes de gradients pour ces différents axes de variation environnementales afin de déterminer si ces résultats résultent d'une dépendance de la détection de la variation intraspécifique à l'échelle (Albert et al. 2011) et au gradient (Auger et Shipley 2013) considérés.

Mesures d'abondance

Une autre considération notable sur la méthode utilisée dans le cadre de ce projet concerne l'utilisation de l'abondance relative au site comme outil de pondération des moyennes de trait de communauté (voir Garnier et al. 2004). En effet, l'abondance relative d'une espèce à un site est calculée en regard de la richesse d'espèces et de leur abondance respective, de telle sorte qu'une augmentation brute dans le pourcentage de recouvrement d'une espèce entre les sites peut être détectée comme une diminution en abondance relative si cette augmentation est conférée par une variation en traits moindre que pour d'autres espèces ou que le renouvellement en espèces lui-même. Ainsi, que ce soit à l'intérieur ou entre les espèces, un mode de pondération relatif peut biaiser l'évaluation de la valeur adaptative de la variation fonctionnelle chez une espèce et ainsi la réponse des communautés au changement environnemental. De comparer l'utilisation de matrices d'abondances brutes (calculées comme un ratio de l'abondance brute au site vis-à-vis de l'abondance totale entre les sites) à celle d'abondances relatives pourrait permettre d'explorer la nature des relations entre variation fonctionnelle, variation d'abondance et variation environnementale de plus précise façon.

Notre étude fournit d'une part un cadre conceptuel utile à l'intégration des connaissances sur la contribution de la variation intraspécifique à l'association trait-environnement entre les communautés. D'autre part, elle constitue une base empirique sur la nature de ces associations le long d'un flanc de montagne qui soit particulièrement précieuse dans le cadre de la recherche sur les changements environnementaux, parce qu'intégrant des données sur de multiples gradients environnementaux, pour toutes les espèces herbacées rencontrées, et pour des traits à la fois phénologiques et reproductifs. En somme, cette étude procure des bases

fortes pour améliorer le paramétrage des modèles de distribution d'espèces dans les communautés des forêts tempérées et boréales en réponse aux changements environnementaux, en particulier au changement climatique.

ANNEXES

APPENDIX A

Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity (Vellend et al. 2014): particular contributions to the paper.

Table A1. Selected examples of different combinations of community-level and intraspecific trait-environment relationships in plants. See next figure for a graphical illustration of each scenario a-d. (Taken from Vellend et al. 2014)

Scenario	Example	Other examples	Possible interpretations (not comprehensive list)
(a) Consistent community-level and intraspecific relationships	<ul style="list-style-type: none"> • Moisture gradient (wet to dry), California chaparral (Cornwell & Ackerly 2009) • Community-level: SLA ↑ • Intraspecific: SLA ↑ 	<ul style="list-style-type: none"> • Kembel & Cahill (2011) – several traits on a moisture gradient • Jung et al. (2010) – several traits on a flooding gradient 	<ul style="list-style-type: none"> • Selection in the same direction within and among species along a given gradient
(b) No tendency for intraspecific relationships	<ul style="list-style-type: none"> • Successional gradient, Chinese forests (Krober et al. 2012) • Community-level: SLA ↓, leaf C:N ↑, leaf Ca ↓, leaf K ↑ • Intraspecific: no relationships 	<ul style="list-style-type: none"> • Andersen et al. (2012) – several traits, nutrient gradient 	<ul style="list-style-type: none"> • Minimal intraspecific trait variation, little scope for covariation • Local selection opposed by gene flow within species • Selection (within species) in opposite directions, possibly via different aspects of environmental gradient

(c) Opposite directions of community-level and intraspecific relationships	<ul style="list-style-type: none"> • Elevational gradient, New Zealand (Kichenin et al. 2013) • Community-level: leaf nutrient content ↑ • Intraspecific: leaf nutrient content ↓ 	<ul style="list-style-type: none"> • Leps et al. (2011) – stem dry matter content, mowing gradient; leaf N, fertilization gradient • Perez-Ramos et al. (2012) – leaf N and thickness, soil depth gradient 	<ul style="list-style-type: none"> • General intraspecific response to a different aspect of the gradient than the community-level response • Environmental influences (which dominate intraspecific variation) and genetic influences (which dominate interspecific differences) oppose each other
(d) Idiosyncratic intraspecific relationships	<ul style="list-style-type: none"> • Elevational gradient, Sweden (Sundqvist et al. 2011) • Community-level: Leaf dry matter content ↑ • Intraspecific: ↑, ↓, no change, unimodal 	<ul style="list-style-type: none"> • Wardle et al. (2009) – Leaf litter N:P, soil chronosequence 	<ul style="list-style-type: none"> • Different species respond to different aspects of the gradient

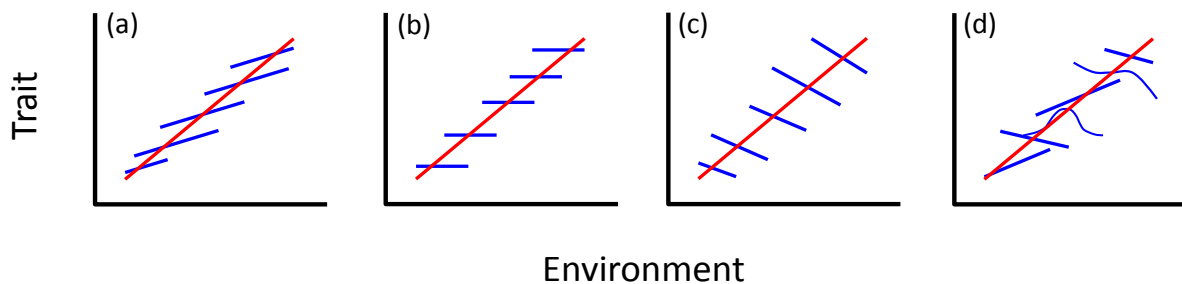
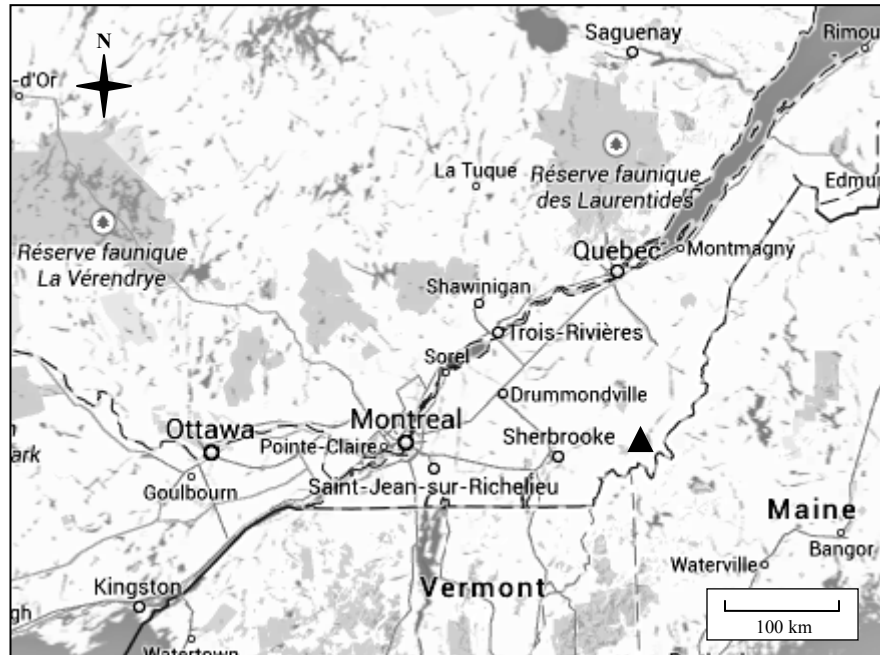


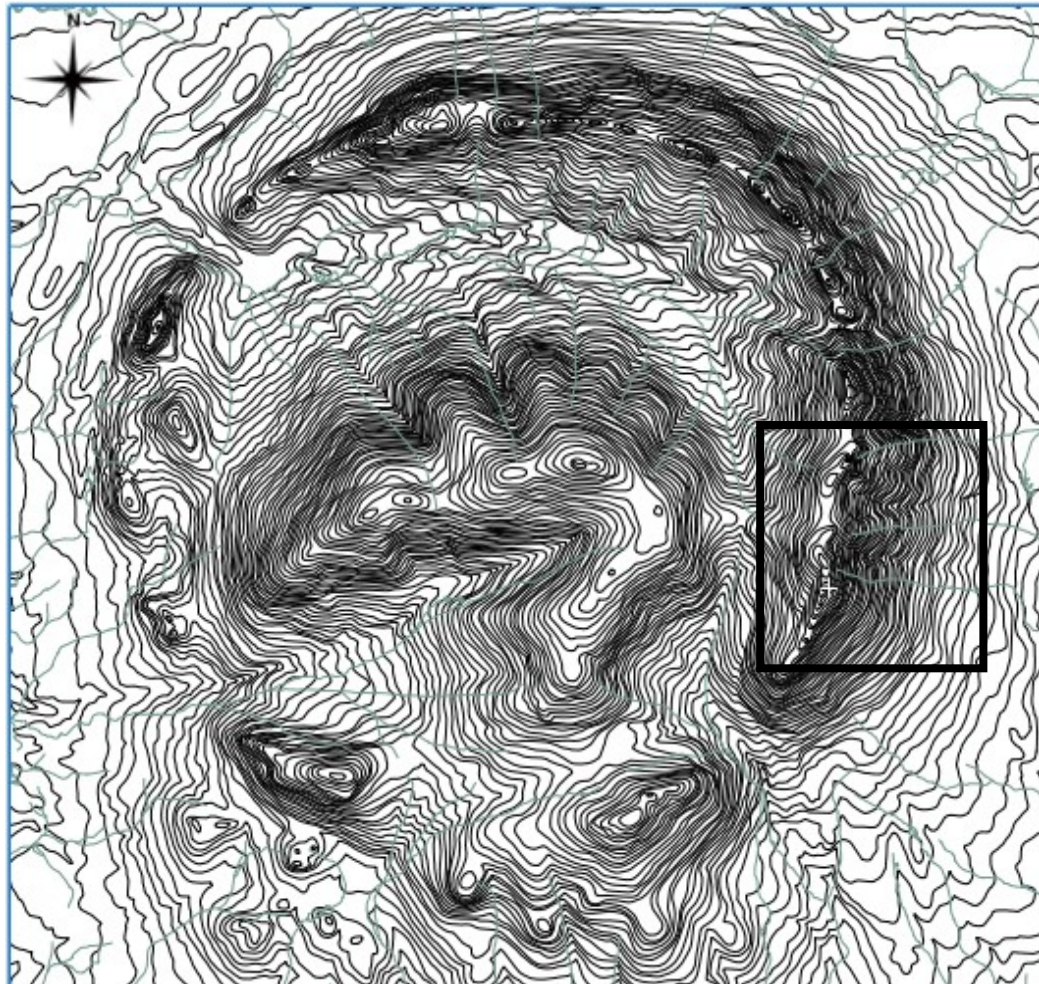
Figure A1. Hypothetical relationships between a trait and an environmental gradient, with traits measured as an average across species (red line, “community level”) or within each species separately (blue lines, one per species, “intraspecific”). Adapted from Cornwell and Ackerly (2009). For simplicity, we do not show cases in which the trait-environment relationship at the community level is either flat (absent) or non-linear, both of which are theoretically possible. (Taken from Vellend et al. 2014)

APPENDIX B

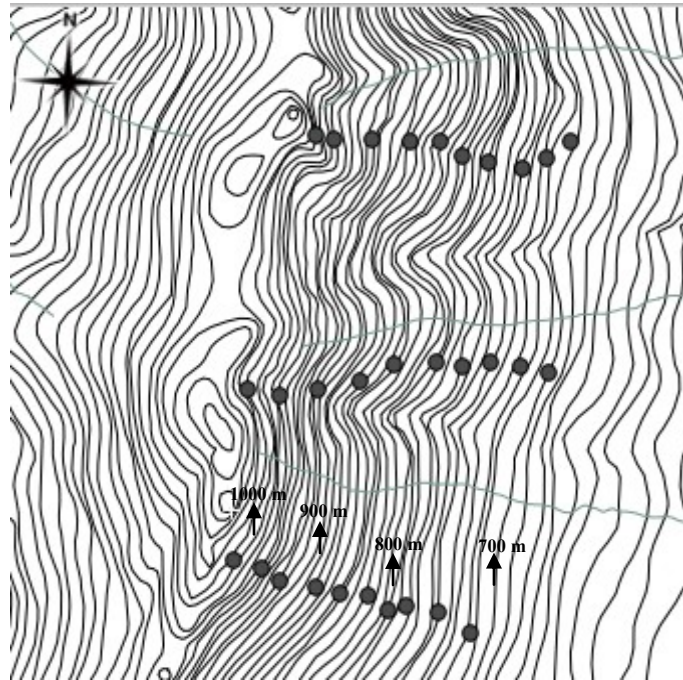
1. Map of Southeastern Québec. Location of Parc National du Mont-Mégantic indicated by a black triangle. (Adapted from Google Maps.)



2. Topographic map of Parc National du Mont-Mégantic (scale 1:75000). The area covers approximately 10 km by 10 km, with topographic lines being separated by 10 m. The study area is surrounded by a black square, in which the highest elevation approximates 1065 m and the lowest 600 m.



3. Topographic map of Mont-St-Joseph in Parc National du Mont-Mégantic (scale 1:25000) showing plot locations (dark circles). The area covers approximately 2.1 km by 2.1 km, with topographic lines being separated by 10 m. Elevation increases towards the summit peaks, which are in the left-central portion of the map.



APPENDIX C

Additional methodological details on data collection

1. Soil data collection

We measured seven soil physico-chemical variables (plus two derived from the first seven) from the soil samples collected at each of the 30 plots: extractable NH_4^+ -N concentration, extractable NO_3^- -N concentration, extractable phosphate-P concentration, percent organic matter, pH, total soil carbon and total soil nitrogen. Analyses were performed in the Université de Sherbrooke Soils Analysis Laboratory.

Upon collection, aliquots of fresh soil were extracted in 50 mL 1 N aqueous KCl on a reciprocating shaker for one hour. The suspension was then gravity-filtered through Whatman no.5 filter papers. Extractable NH_4^+ -N and NO_3^- -N concentrations of the resulting extracts were determined via colorimetry with a Technicon Autoanalyser II system, using the indophenol blue (alkaline salicylate-nitroprusside-hypochlorite) and Griess-Ilosvay (Cd reduction-NED-sulphanilamide) reactions, respectively. Sample absorbances were compared against those of standard curves that had been prepared for NH_4SO_4 and KNO_3 . Extractable inorganic-N concentrations (mg/L) were then corrected to an oven-dry soil mass-basis (60 °C for 48 h).

Remaining soil was then air-dried and sieved with a 5 mm sieve. Aliquots were extracted in 30 mL Mehlich 3 reagent, after which the suspensions were agitated on a reciprocating shaker for 5 minutes and filtered through Whatman no.5 filter paper. The phosphate-P concentrations of the extracts were then determined by manual colorimetry using Murphy-Riley reagent. Sample absorbances (882 nm) were read after 10 minutes of colour development and compared against those of standard solutions (0, 2, 4, 6, 8, 10 ppm phosphorus as KH_2PO_4). Organic matter content of air-dried soil was estimated via loss on ignition at 400°C for 12 h. Samples were weighed before and after combustion, and organic matter mass determined by difference

of the two weights, standardised by dividing by original pre-combustion mass. Soil subsamples were then sieved with a 2-mm sieve and pH determined using a ThermoScientific Orion Star A211 pH meter. For estimating total soil carbon and nitrogen, aliquots of 100-150 mg of dry soil were grounded and weighed to the nearest 0.1 mg. These samples were then flash-combusted at 960°C in a Vario Macro multi-element analyser (Elementar analysensysteme GmbH, Haan, Germany), after which the dried and reduced (830 °C) combustion gases were passed through a thermoconductivity detector for sequential determination of total N (mg N/g) and total C (mg C/g).

Two additional variables were computed from the above-described data: C:N ratio, calculated as the ratio between total soil carbon and nitrogen; and total inorganic nitrogen concentration, calculated as the sum of extractable NH_4^+N and NO_3^-N concentrations.

2. Trait measurement

In sampling SLA and height, reproductive individuals were excluded to limit differences in physiological status of the sampled individuals across species and across sites within species, since for many species reproductive individuals were often not present at a given site. To reduce the impact of ontological variation due to differences in the timing of vegetative development across elevations, individuals were sampled at each site shortly after the peak flowering date of the species at that site. Non-reproductive fronds or shoots were selected from spore-bearing pteridophytes, entirely non-reproductive individuals being rare. Individuals of summer-flowering species and pteridophytes were sampled in 2012 while ephemerals were sampled in 2013.

For a small proportion of species-plot combinations, we could not estimate trait values either due to the small size of the population or to the poor condition of the individuals present. In those instances, we interpolated missing data via multiple regressions using the environmental variables as predictors (Legendre and Legendre 2012). For SLA and height, this was done for

9/567 and 14/567 species-plot combinations, respectively. There was no missing value in the peak flowering date dataset.

For each species missing data for a given trait, and for which we had plot-level trait values for at least 5 other plots, we built a multiple regression model with the trait as the dependent variable, and a reduced set of environmental variables as predictors. The reduced set of variables was selected upon visual examination of individual trait-environment scatterplots, such that only those variables that were most related with trait variation would be included in the starting model. We thereby ensured that the number of predictors did not exceed the number of plots available for estimating the trait-environment relationship. We did not use the reduced set of non-collinear variables presented in the methods above because our objective was to maximise model fit, not to assess independent relationships with different variables (Legendre and Legendre 2012). From this starting model, we then performed a stepwise selection procedure using function *step* in {stats} package in R to further reduce the number of predictors. We used the final model parameter estimates to predict missing trait values, using the environmental characteristics measured at each plot for which the data was missing. If the predicted value was far outside the range of the observed data, we used the species trait mean as the trait value for this plot. We discarded two rare species from the dataset because observations were missing for more than 20% of the sites where they occurred.

APPENDIX D

Relationships among environmental variables

Table D1. Descriptive statistics for the final set of five environmental variables.

Variable	Mean	Variance	Minimum	Maximum	Unit of observation
Elevation	860	11 822	697	1050	m
Slope	33.71	99.14	10.75	48.75	%
Canopy openness	12.09	58.27	3.64	35.10	%
Nitrogen	34.44	245.57	14.59	72.15	ug (NH ₄ ⁺ + NO ₃ ⁻)/g
Acidity	0.00	0.0345	-0.339	0.385	PCA axis score

Figure D1. Principal component analysis of plots based on final set of five environmental variables. Relationships among environmental variables (elevation, slope, canopy openness, inorganic nitrogen and acidity) are preserved in the ordination space of principal components (PC) 1 and 2 in panel A and PC 1 and 3 in panel B (referred to as scaling type 2 (Legendre and Legendre 2012)). PC 1 explains 44.9% of the variance, PC 2 explains 33.9% and PC3 13.2%.

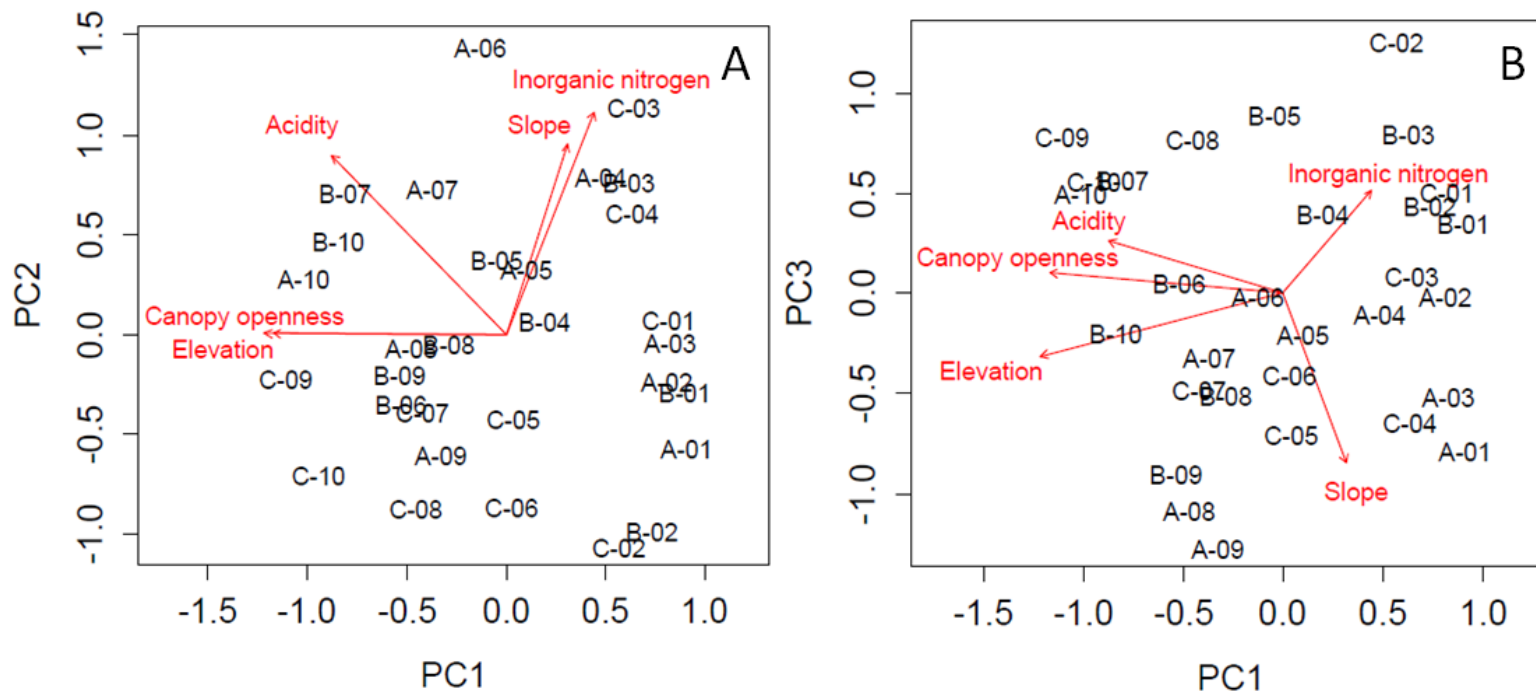


Figure D2. Pairwise relationships among final set of five environmental variables. Transformations on raw data (when performed to respect normality) and units are written in parentheses under the name of the environmental variable.

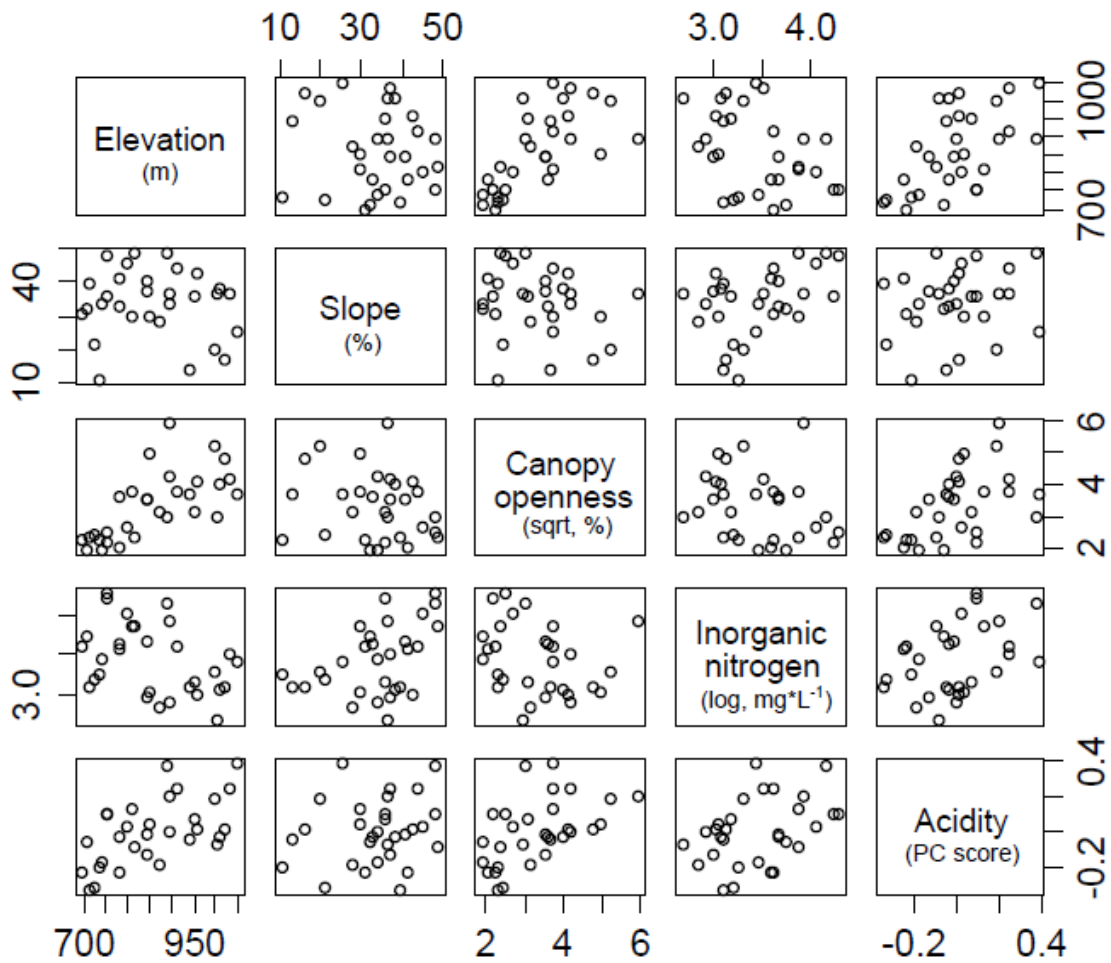


Table D2. Scores of each environmental variable on the three first axes (totalling 92.0% of explained variance) of the PCA presented in Figure D1.

Variable	PC1	PC2	PC3
Elevation	-1.431	0.002	-0.369
Slope	0.369	1.119	-0.992
Canopy openness	1.375	0.006	0.118
Nitrogen	0.522	1.311	0.602
Acidity	-1.030	1.054	0.304

Table D3. Simple correlation coefficients between each pair of the final set of five environmental variables (relationships illustrated in Figure D2).

	Elevation	Slope	Canopy openness	Nitrogen	Acidity
Elevation	1.00	---	---	---	---
Slope	-0.10	1.00	---	---	---
Canopy openness	0.68	-0.20	1.00	---	---
Nitrogen	-0.39	0.44	-0.24	1.00	---
Acidity	0.59	0.19	0.52	0.39	1.00

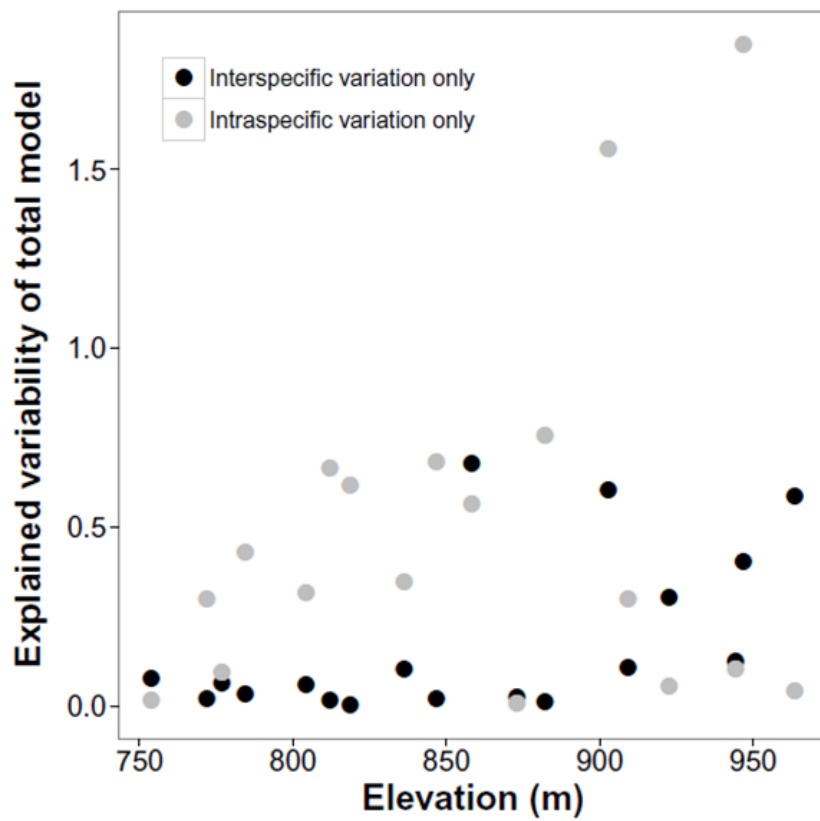
APPENDIX E

Summary statistics of simple regression models between traits and environmental variables. Polynomial models were used when they were better fits than linear models for any one type model for a given trait-environment combination. Results from polynomial models are presented with pale grey backgrounds. A (+) or (-) sign next to the R^2 value indicates the direction of the relationship, respectively positive or negative for linear models, and hump-shaped or U-shaped for polynomial models.

Trait	Model	Statistic	Elevation	Slope	Canopy openness	Nitrogen	Acidity
Phenology	Total	R^2	0.870 (+)	0.000 (-)	0.502 (+)	0.110 (-)	0.484 (+)
		p value	<0.001	0.991	0.043	0.292	0.012
	SPT	R^2	0.829 (+)	0.003 (+)	0.470 (+)	0.134 (-)	0.412 (+)
		p value	<0.001	0.866	0.057	0.242	0.024
	ITV	R^2	0.689 (+)	0.152 (-)	0.507 (+)	0.000 (-)	0.750 (+)
		p value	0.001	0.210	0.042	0.961	<0.001
SLA	Total	R^2	0.307 (-)	0.080 (-)	0.434 (-)	0.083 (+)	0.094 (-)
		p value	0.007	0.130	<0.001	0.122	0.100
	SPT	R^2	0.514 (-)	0.005 (-)	0.005 (-)	0.002 (-)	0.002 (+)
		p value	<0.001	0.391	0.928	0.626	0.541
	ITV	R^2	0.411 (-)	0.046 (-)	0.455 (-)	0.107 (+)	0.126 (-)
		p value	0.001	0.223	<0.001	0.058	0.039
Height	Total	R^2	0.591 (+)	0.085 (+)	0.252 (+)	0.120 (-)	0.136 (+)
		p value	<0.001	0.117	0.020	0.179	0.138
	SPT	R^2	0.614 (+)	0.011 (+)	0.075 (+)	0.045 (-)	0.174 (+)
		p value	<0.001	0.431	0.347	0.536	0.076
	ITV	R^2	0.346 (+)	0.035 (+)	0.369 (+)	0.172 (-)	0.078 (+)
		p value	0.003	0.045	0.002	0.078	0.335

APPENDIX F

Variation in total model variation explained by SPT and ITV components of trait change for SLA along elevation. Explained variation for each model calculated as $SSR_{SPT}/SST_{SPT+ITV}$ and $SSR_{ITV}/SST_{SPT+ITV}$ respectively, within each window of length of 5 plots. Proportions greater than 1 indicate countervariation among SPT and ITV drivers of total trait change.



BIBLIOGRAPHIE

- Ackerly, D. D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton, and K. P. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* **130**:449-457.
- Ackerly, D. D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* **164**:S165-S184.
- Ackerly, D. D. and W. Cornwell. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters* **10**:135-145.
- Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **13**:217-225.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone, and S. Lavorel. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* **98**:604-613.
- Almeida, J. P., R. Montúfar, and F. Anthelme. 2012. Patterns and origin of intraspecific functional variability in a tropical alpine species along an altitudinal gradient. *Plant Ecology & Diversity* **6**:423-433.
- Andersen, K. M., M. J. Endara, B. L. Turner, and J. W. Dalling. 2012. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest. *Oecologia* **168**:519-531.
- Auger, S. and B. Shipley. 2013. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science* **24**:419-428.
- Baythavong, B. S. 2011. Linking the spatial scale of environmental variation and the evolution of phenotypic plasticity: selection favors adaptive plasticity in fine-grained environments. *The American Naturalist* **178**:75-87.

- Beckage, B., B. Osborne, D. G. Gavin, C. Pucko, T. Siccama, and T. Perkins. 2008. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:4197-4202.
- Bell, G., M. Lechowicz, A. Appenzeller, M. Chandler, E. DeBlois, L. Jackson, B. Mackenzie, R. Preziosi, M. Schallenberg, and N. Tinker. 1993. The spatial structure of the physical environment. *Oecologia* **96**:114-121.
- Bender, M. H., J. M. Baskin, and C. C. Baskin. 2002. Phenology and common garden and reciprocal transplant studies of *Polymnia canadensis* (Asteraceae), a monocarpic species of the North American Temperate Deciduous Forest. *Plant Ecology* **161**:15-39.
- Blois, J. L., J. W. Williams, M. C. Fitzpatrick, S. T. Jackson, and S. Ferrier. 2013. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**:9374-9379.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **26**:183-192.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**:115-155.
- Bradshaw, A. D. 1991. Genostasis and the limits to evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **333**:289-305.
- Burns, K. C. 2004. Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions* **10**:105-112.
- Byars, S. G., W. Papst, and A. A. Hoffmann. 2007. Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution* **61**:2925-2941.
- Canham, C. D., J. S. Denslow, W. J. Platt, J. R. Runkle, T. A. Spies, and P. S. White. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* **20**:620-631.
- Chapin, F. S. and M. C. Chapin. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* **62**:1000-1009.
- Clausen, J., D. D. Keck, and W. M. Hiesey. 1940. Experimental Studies on the Nature of Species I. Effect of varied environments on Western North American plants. Carnegie Institution of Washington, Washington.

- Cleland, E. E., J. M. Allen, T. M. Crimmins, J. A. Dunne, S. Pau, S. E. Travers, E. S. Zavaleta, and E. M. Wolkovich. 2012. Phenological tracking enables positive species responses to climate change. *Ecology* **93**:1765-1771.
- Cody, M. and H. A. Mooney. 1978. Convergence versus nonconvergence in Mediterranean-climate ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **9**:265-321.
- Cornwell, W. K. and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* **79**:109-126.
- Craine, J. M. 2009. *Resource Strategies of Wild Plants*. Princeton University Press, Princeton.
- Crimmins, T. M., M. A. Crimmins, and C. D. Bertelsen. 2009. Flowering range changes across an elevation gradient in response to warming summer temperatures. *Global Change Biology* **15**:1141-1152.
- Currie, D. J. 2001. Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States. *Ecosystems* **4**:216-225.
- Davey, C. M., V. Devictor, N. Jonzén, Å. Lindström, and H. G. Smith. 2013. Impact of climate change on communities: revealing species' contribution. *Journal of Animal Ecology* **82**:551-561.
- Davis, M. B., R. G. Shaw, and J. R. Etterson. 2005. Evolutionary responses to changing climate. *Ecology* **86**:1704-1714.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. John Murray, London.
- de Bello, F., J. Lepš, S. Lavorel, and M. Moretti. 2007. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* **8**:163-170.
- Dullinger, S., I. Kleinbauer, H. Pauli, M. Gottfried, R. Brooker, L. Nagy, J.-P. Theurillat, J. I. Holten, O. Abdaladze, J.-L. Benito, J.-L. Borel, G. Coldea, D. Ghosn, R. Kanka, A. Merzouki, C. Klettner, P. Moiseev, U. Molau, K. Reiter, G. Rossi, A. Stanisci, M. Tomaselli, P. Unterlugauer, P. Vittoz and G. Grabherr. 2007. Weak and variable relationships between environmental severity and small-scale co-occurrence in alpine plant communities. *Journal of Ecology* **95**: 1284-1295.
- Elith, J. and J. R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**:677-697.

- Emery, N. C. and D. D. Ackerly. Early view. Ecological release exposes genetically based niche variation. *Ecology Letters*.
- Emery, R. J. N., C. C. Chinnappa, and J. G. Chmielewski. 1994. Specialization, plant strategies, and phenotypic plasticity in populations of *Stellaria longipes* along an elevational gradient. *International Journal of Plant Sciences* **155**:203-219.
- Etterson, J. R. 2004. Evolutionary potential of *Chamaecrista fasciculata* in relation to climate change. 1. Clinal patterns of selection along an environmental gradient in the great plains. *Evolution* **58**:1446-1458.
- Flato, G., J. Marotzke, B. Abiodun, P. Braconnot, S.C. Chou, W. Collins, P. Cox, F. Driouech, S. Emori, V. Eyring, C. Forest, P. Gleckler, E. Guilyardi, C. Jakob, V. Kattsov, C. Reason and M. Rummukainen. 2013. Evaluation of Climate Models. *In*: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge and New York, pp. 741–866.
- Forrest, J., D. W. Inouye, and J. D. Thomson. 2010. Flowering phenology in subalpine meadows: Does climate variation influence community co-flowering patterns? *Ecology* **91**:431-440.
- Franks, S. J., S. Sim, and A. E. Weis. 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**:1278-1282.
- García-López, J. M. and C. Allué. 2011. Modelling phytoclimatic versatility as a large scale indicator of adaptive capacity to climate change in forest ecosystems. *Ecological Modelling* **222**:1436-1447.
- Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelie, B. Ducout, C. Roumet, and M. L. Navas. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* **152**:69-83.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, and A. Bellmann. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**:2630-2637.
- Garzón, M. B., R. Alia, T. M. Robson, and M. A. Zavala. 2011. Intra-specific variability and plasticity influence potential tree species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **20**:766-778.

- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist* **120**:353-381.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester.
- Hulme, P. E. and S. C. H. Barrett. Early view. Integrating trait- and niche-based approaches to assess contemporary evolution in alien plant species. *Journal of Ecology*.
- Hulshof, C. M. and N. G. Swenson. 2009. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* **24**:217-223.
- Inouye, D. W. 2008. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* **89**:353-362.
- Itow, S. 1991. Species turnover and diversity patterns along an evergreen broad-leaved forest coenocline. *Journal of Vegetation Science* **2**:477-484.
- Jump, A. S. and J. Peñuelas. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* **8**:1010-1020.
- Jung, V., C. H. Albert, C. Violle, G. Kunstler, G. Loucougaray, and T. Spiegelberger. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* **102**:45-53.
- Jung, V., C. Violle, C. Mondy, L. Hoffmann, and S. Muller. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* **98**:1134-1140.
- Kelly, A. E. and M. L. Goulden. 2008. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**:11823-11826.
- Kembel, S. W. and J. F. Cahill. 2011. Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *Plos One* **6**:e19992.
- Kichenin, E., D. A. Wardle, D. A. Peltzer, C. W. Morse, and G. T. Freschet. 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology* **27**:1254-1261.
- Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant Ecology* **102**:149-171.
- Kraft, N. J. B., L. S. Comita, J. M. Chase, N. J. Sanders, N. G. Swenson, T. O. Crist, J. C. Stegen, M. Vellend, B. Boyle, M. J. Anderson, H. V. Cornell, K. F. Davies, A. L. Freestone, B. D. Inouye, S. P. Harrison, and J. A. Myers. 2011. Disentangling the

- drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science* **333**:1755-1758.
- Kröber, W., M. Bohnke, E. Welk, C. Wirth, and H. Bruehlheide. 2012. Leaf trait-environment relationships in a subtropical broadleaved forest in South-East China. *Plos One* **7**:e35742.
- Leibold, M. A. and G. M. Mikkelsen. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* **97**:237-250.
- Legendre, P. and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leps, J., F. de Bello, P. Smilauer, and J. Dolezal. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* **34**:856-863.
- Levins, R. 1969. Thermal acclimation and heat resistance in *Drosophila* species. *American Naturalist* **103**:483-499.
- Linhart, Y. B. and M. C. Grant. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**:237-277.
- Long, W., R. Zang, B. S. Schamp, and Y. Ding. 2011. Within- and among-species variation in specific leaf area drive community assembly in a tropical cloud forest. *Oecologia* **167**:1103-1113.
- Mayor, J. R., S. J. Wright, and B. L. Turner. 2014. Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology* **102**:36-44.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:178-185.
- Messaoud, Y. and H. Y. H. Chen. 2011. The influence of recent climate change on tree height growth differs with species and spatial environment. *Plos One* **6**:e14691.
- Messier, J., B. J. McGill, and M. J. Lechowicz. 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* **13**:838-848.
- Obeso, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**:321-348.
- Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **37**:637-669.

- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. Bret-Harte, W. Cornwell, J. Craine, and D. Gurvich. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**:167-234.
- Pérez-Ramos, I. M., C. Roumet, P. Cruz, A. Blanchard, P. Autran, and E. Garnier. 2012. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology* **100**:1315-1327.
- Poorter, H. and J. R. Evans. 1998. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* **116**:26-37.
- Poorter, H., Ü. Niinemets, L. Poorter, I. J. Wright, and R. Villar. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* **182**:565-588.
- Reed, T. E., D. E. Schindler, and R. S. Waples. 2010. Interacting effects of phenotypic plasticity and evolution on population persistence in a changing climate. *Conservation Biology* **25**:56-63.
- Richardson, S. J., D. A. Peltzer, R. B. Allen, and M. S. McGlone. 2005. Resorption proficiency along a chronosequence: responses among communities and within species. *Ecology* **86**:20-25.
- Sandel, B., L. J. Goldstein, N. J. Kraft, J. G. Okie, M. I. Shuldman, D. D. Ackerly, E. E. Cleland, and K. N. Suding. 2010. Contrasting trait responses in plant communities to experimental and geographic variation in precipitation. *New Phytologist* **188**:565-575.
- Savolainen, O., T. Pyhajarvi, and T. Knurr. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. Pages 595-619 *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews, Palo Alto.
- Scheepens, J. F., E. S. Frei, and J. Stocklin. 2010. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia* **164**:141-150.
- Schöb, C., B. J. Butterfield, and F. I. Pugnaire. 2012. Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist* **196**:824-834.
- Shipley, B. and P. A. Keddy. 1987. The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypotheses. *Vegetatio* **69**:47-55.

- Shipley, B. 2010. From plant traits to vegetation structure: chance and selection in the assembly of ecological communities. University Press Cambridge, Cambridge.
- Siefert, A. 2012. Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia* **170**:1-9.
- Sultan, S. E. and H. G. Spencer. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *The American Naturalist* **160**:271-283.
- Sundqvist, M. K., R. Giesler, and D. A. Wardle. 2011. Within- and across-species responses of plant traits and litter decomposition to elevation across contrasting vegetation types in subarctic tundra. *Plos One* **6**:e27056.
- Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, and T. Rebelo. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* **85**:1688-1699.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *American Naturalist* **99**:377-390.
- Vellend, M., G. Lajoie, A. Bourret, C. Múrria, S. W. Kembel, and D. Garant. 2014. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Molecular Ecology* **23**:2890-2901.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **27**:244-252.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**:882-892.
- Walther, G.-R. 2010. Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**:2019-2024.
- Wardle, D. A., R. D. Bardgett, L. R. Walker, and K. I. Bonner. 2009. Among- and within-species variation in plant litter decomposition in contrasting long-term chronosequences. *Functional Ecology* **23**:442-453.
- Weiher, E. and P. A. Keddy. 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* **73**:323-335.
- Weiher, E. and P. A. Keddy. 1999. Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos* **87**:355-361.

- Weiher, E., D. Freund, T. Bunton, A. Stefanski, T. Lee, and S. Bentivenga. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **366**:2403-2413.
- Westoby, M. and I. J. Wright. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:261-268.
- Whittaker, R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecological Monographs* **26**:2-80.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* **30**:279-338.
- Whittaker, R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* **42**:207-264.
- Williams, S. E., L. P. Shoo, J. L. Isaac, A. A. Hoffmann, and G. Langham. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLOS Biology* **6**:e325.
- Wright, I. J., M. Westoby, and P. B. Reich. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology* **90**:534-543.
- Ziello, C., N. Estrella, M. Kostova, E. Koch, and A. Menzel. 2009. Influence of altitude on phenology of selected plant species in the Alpine region (1971–2000). *Climate Research* **39**:227-234.

