



Master 2 ECOMONT Université Savoie - Mont Blanc UFR SCEM



Thomas Souyris

Stratégies écologiques et différences phénotypiques chez deux espèces utilisées dans la revégétalisation des pentes de montagne : effet de l'origine des semences.

Responsable Universitaire: Christiane GALLET
Tuteurs: Taïna LEMOINE

INRAE - SAINT-MARTIN-D'HÈRES 38400, SEPTEMBRE 2025



Mots clés

Écologie Fonctionnelle, Stratégies écologiques, Écologie Alpine, Écologie de la restauration, Origine des semences.

Résumé

La revégétalisation des pentes alpines constitue une solution fondée sur la nature essentielle pour stabiliser les sols et limiter l'érosion face aux changements climatiques et aux pressions anthropiques. Le choix de l'origine des semences conditionne fortement le succès de ces actions. Ce mémoire compare les stratégies écologiques et la plasticité phénotypique de l'anthyllide des Alpes (Anthyllis vulneraria subsp. alpestris) et du plantain lancéolé (Plantago lanceolata) selon trois provenances : sauvage, Végétal local® et commerciale. L'expérimentation, conduite en pots sur une pente de 45°, a permis de mesurer la phénologie (degrés-jours pour la germination), ainsi que des traits foliaires, racinaires et de biomasse. Les résultats mettent en évidence des différences marquées entre origines. Les semences commerciales et Végétal local® se distinguent par une biomasse élevée et des traits acquisitifs (croissance rapide, système racinaire explorateur), favorisant une installation initiale efficace. À l'inverse, les semences sauvages expriment des traits conservateurs (germination tardive, tissus denses, racines robustes), garants d'une meilleure tolérance au stress et d'une résilience accrue à long terme. Ces contrastes illustrent les compromis classiques du Leaf Economic Spectrum (LES) et du Root Economic Spectrum (RES). En pratique, aucun type d'origine ne s'avère universellement supérieur. L'étude recommande donc une combinaison d'origines, conciliant vitesse de couverture et stabilisation des pentes, afin d'optimiser la revégétalisation en contexte alpin.

Abstract

The revegetation of alpine slopes constitutes an essential nature-based solution for stabilizing soils and limiting erosion in the face of climate change and anthropogenic pressures. The choice of seed origin strongly determines the success of these actions. This thesis compares the ecological strategies and phenotypic plasticity of kidney vetch of the Alps (Anthyllis vulneraria subsp. alpestris) and ribwort plantain (Plantago lanceolata) from three sources: wild, Végétal local®, and commercial. The experiment, conducted in pots on a 45° slope, measured phenology (growing degree days for germination), as well as leaf, root, and biomass traits. The results highlight marked differences between origins. Commercial and Végétal local® seeds are characterized by high biomass and acquisitive traits (rapid growth, exploratory root system), favoring efficient initial establishment. Conversely, wild seeds express conservative traits (late germination, dense tissues, robust roots), ensuring better stress tolerance and greater long-term resilience. These contrasts illustrate the classic trade-offs of the Leaf Economic Spectrum (LES) and the Root Economic Spectrum (RES). In practice, no single seed origin proves universally superior. The study therefore recommends a combination of origins, balancing rapid ground cover with slope stabilization, in order to optimize revegetation in alpine contexts.

Nota Bene

Dans le présent rapport, Anthyllis vulneraria subsp. alpestris pourra être simplifiée en A. vulneraria, anthyllide alpestre ou A.v. De même, Plantago lanceolata pourra être simplifiée en plantain lancéolé, P.L. ou P. lanceolata.



Remerciements

Mes premiers remerciements vont évidemment à Taina Lemoine, mon encadrante de stage. Je te suis profondément reconnaissant pour ton soutien indéfectible et ton aide précieuse dans mes recherches de thèse. Tes conseils avisés, ton exigence scientifique et ton humanité ont été déterminants pour la réussite de ce travail. Tu as toujours su trouver les mots justes et pertinents, et ta rigueur académique m'impressionne. Tu es pour moi un véritable exemple à suivre dans la recherche. Je garderai toujours en mémoire nos souvenirs au laboratoire, bataillant contre le scanner, ou encore sur le talus du Lautaret, le dos courbé.

Je souhaite également remercier chaleureusement toutes celles et ceux qui nous ont aidés techniquement lors du montage du talus au LESSEM et pendant l'extraction des racines au Lautaret. Nathan D., merci de nous avoir aidés à planter nos piquets de bois dans du béton et d'avoir partagé ta passion pour la faune : on a quand même bien rigolé! Merci aussi à Mathias, pour ton aide précieuse au montage du talus et pour m'avoir embarqué une fois en sortie botanique afin de tester un protocole. Nathan B., ta motivation sans faille au laboratoire comme au col nous a été d'un grand soutien, surtout face au fameux scanner. Leny, j'espère que tu as apprécié (au moins un peu!) le lavage des racines dans l'eau glacée du Lautaret : merci encore pour ton aide et ton « chill » légendaire. Merci aussi à Rachel pour ta réactivité dans nos besoins de matériel de dernière minute. Et bien sûr, merci à tous les doctorants, post-doctorants et permanents qui sont passés sur le talus pour visser une planche ou partager un moment de rigolade. Je remercie évidemment mon laboratoire d'accueil, le LESSEM, et toutes les personnes qui le font vivre. André, j'ai pris beaucoup de plaisir dans nos discussions, qu'elles soient professionnelles ou plus personnelles; ta vision fine des composantes de la vie m'a beaucoup enrichi. Merci également à l'« armée de stagiaires » qui compose le LESSEM, pour les pauses café, les repas partagés et les discussions toujours stimulantes. Une pensée toute particulière à l'équipe VIVALP: Camille, Nicolas E., Nicolas F., Zoé, Leny, Nathan B., Morgane, Fanny, Sandra, Isabelle, André. J'ai adoré nos réunions et journal clubs, nos aventures en Vanoise et au Lautaret. Mon petit péché mignon restera d'insérer une pièce pour Nicolas en réunion!

Merci aussi aux stagiaires du bureau RTL3 : Romane, Léa, Louise et Louna. Vous m'avez supporté alors que j'envoyais des signes obscènes à mon ordinateur pour lui manifester mon mécontentement. Merci pour la bonne ambiance : je vous adore, ces six mois sont passés bien trop vite! Un grand merci également à la team du midi, du soir et de la nuit (dont je tairai le surnom, évidemment) : Ambre, Julie, Camille, Warren et Émilie. Le temps passé avec vous a été extrêmement précieux. Vos remarques pertinentes, dures parfois mais toujours drôles, m'ont fait énormément progresser.

À toutes les personnes de la Goett qui m'ont demandé : « Mais ça sert à quoi? », merci aussi, car ces discussions m'ont permis de prendre du recul sur mon travail.

Enfin, j'aimerais remercier l'ensemble du corps enseignant de l'USMB depuis le début de ma licence. Vous m'avez fait aimer, adopter et même adorer l'écologie. J'ai toujours pris beaucoup de plaisir à échanger et apprendre à vos côtés. Vous êtes pour moi des exemples académiques et j'espère un jour avoir l'honneur de faire partie des vôtres.

Ce travail s'inscrit dans le projet Living Labs du programme national de recherche sur les Solutions fondées sur la Nature et a bénéficié d'une aide de l'État gérée par l'Agence Nationale de la Recherche au titre de France 2030 (réf. ANR-22-EXSO-0002).



Table des matières

Resui	me	2
Intro	duction	1
Maté	riel et Méthode	3
Ma	atériel végétal	3
	spositif expérimental	4
Me	esures	5
	Phénologie	5
	Traits aériens	5
	Traits racinaires	6
	Mesure de la biomasse	6
An	nalyses statistiques	7
Résul	ltats	8
Discu	ussion	16
Dif	fférences phénotypiques chez l'anthyllide des alpes et le plantain lancéolé selon l'origine des semences	16
Im	plications pour la revégétalisation et la stabilisation des pentes	17
Per	rspectives futures	17
Concl	lusion	18
Tab	le des figures	
1	Conditions écologiques naturelles des deux espèces étudiées, inspiré de Huc et al. (2018)	3
2	Dispositif expérimental. Des pots de 2 L remplis d'un substrat (1/2 sol argilo-limono-sableux, 1/4	
	sable, 1/4 terreau) ont été ensemencés avec Anthyllis vulneraria subsp. alpestris et Plantago lanceolata	
	provenant de quatre origines de semences. Deux traitements ont été appliqués : contrôle à plat et pente	
	à 45° orientée sud	5
3	$ Effet de l'origine des semences sur les traits de biomasse d'Anthyllis vulneraria subsp.\ alpestris.\ Biomasse$	
	aérienne, biomasse racinaire, biomasse totale et ratio racine/tige selon les différentes origines de semences	
	(Commerciale, Végétal local, Sauvage 1, Sauvage 2). Les boîtes représentent la médiane, les quartiles et	
	les valeurs extrêmes, les lettres indiquant les différences significatives issues des comparaisons post-hoc.	8
4	Effet de l'origine des semences la structuration fonctionnelle d'Anthyllis vulneraria subsp. alpestris.	
	Ordination NMDS (stress = 0,19) basée sur un sous-échantillon des traits fonctionnels mesurés. Les	
	ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chaque origine. Les flèches correspondent	0
۲	aux vecteurs de corrélation des traits.	9
5	Effet de l'origine des semences sur les traits de biomasse de <i>Plantago lanceolata</i> . Biomasse aérienne,	
	biomasse racinaire, biomasse totale et ratio racine/tige selon les différentes origines de semences (Commerciale, Végétal local, Sauvage 1, Sauvage 2). Les boîtes représentent la médiane, les quartiles et les	
	valeurs extrêmes, les lettres indiquant les différences significatives issues des comparaisons post-hoc.	12
	rate and officerios, too revites inarquant too antereness significant vos issues des comparaisons post-noc.	14



Stratégies écologiques et différences phénotypiques chez deux espèces utilisées dans la revégétalisation des pentes de montagne : effet de l'origine des semences.

6	Effet de l'origine des semences la structuration fonctionnelle de $Plantago\ lanceolata$. Ordination NMDS (stress = 0,17) basée sur un sous-échantillon des traits fonctionnels mesurés. Les ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chaque origine. Les flèches correspondent aux vecteurs de corrélation	
	des traits	13
Liste	des tableaux	
1	Origine des semences utilisées pour <i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>alpestris</i> et <i>Plantago lanceolata</i> . Les informations incluent l'origine (sauvage, végétal local [®] , type simple, commerciale), la date et le lieu de récolte avec altitude, les coordonnées géographiques (lorsqu'elles sont disponibles), ainsi que le fournis-	
	seur et le numéro de lot	4
2	Caractéristiques physico-chimiques du sol de l'expérience.	4
3	Résumé des traits mesurés, leurs abréviations et unités. Les traits sont regroupés en quatre catégories : phénologie, aériens, racinaires et biomasse	7
4	Moyenne, variance, coefficient de variation (CV, %) et lettres de comparaison issues des tests post-hoc (Games–Howell) pour les différents traits fonctionnels mesurés chez <i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>alpestris</i> , selon l'origine des semences (Commerciale, Sauvage 1, Sauvage 2, Végétal local)	11
5	Moyenne, variance, coefficient de variation (CV, %) et lettres de comparaison issues des tests post-hoc (Games–Howell) pour les différents traits fonctionnels mesurés chez <i>Plantago lanceolata</i> , selon l'origine	11
1	des semences (Commerciale, Sauvage 1, Sauvage 2, Végétal local)	15
	mesurés chez <i>Anthyllis vulneraria</i> . Sont indiqués l'effectif total, la statistique de Welch, les degrés de liberté, ainsi que la valeur de <i>p</i> , pour comparer les origines de semences (végétal local, Commercial,	
	Sauvage 1 et Sauvage 2)	21
2	Résultats de l'analyse de variance de Welch (ANOVA de Welch) appliquée aux traits fonctionnels mesurés chez $Plantago\ lanceolata$. Sont indiqués l'effectif total, la statistique de Welch, les degrés de liberté, ainsi que la valeur de p , pour comparer les origines de semences (Végétal local, Commercial,	
	Sauvage 1 et Sauvage 2)	21
3	Résultats du test post-hoc de Games–Howell pour les traits fonctionnels de <i>Anthyllis vulneraria</i> . Le tableau présente les comparaisons par paire entre les origines de semences (Végétal local, Commercial,	
	Sauvage 1 et Sauvage 2), avec les effectifs, les différences de moyennes, les intervalles de confiance à 95 $\%$, la statistique de test, les degrés de liberté, la valeur de p ajustée et son niveau de signification	22
4	Résultats du test post-hoc de Games–Howell pour les traits fonctionnels de <i>Plantago lanceolata</i> . Le	
	tableau présente les comparaisons par paire entre les origines de semences (Végétal local, Commercial, Sauvage 1 et Sauvage 2), avec les effectifs, les différences de moyennes, les intervalles de confiance à 95 $\%$, la statistique de test, les degrés de liberté, la valeur de p ajustée et son niveau de signification	23
5	Matrices de corrélation des angles de vecteurs (traits fonctionnels) issus de l'ordination NMDS. A : Anthyllide alpestre ; B : Plantain lancéolé. Les coefficients de corrélation (r) varient de -1 (bleu, corrélation	G .
	négative) à $+1$ (rouge, corrélation positive)	24



Introduction

Les milieux alpins concentrent une biodiversité remarquable (Körner, 2004) et fournissent des services écosystémiques essentiels aux sociétés humaines d'amont comme d'aval, notamment des services d'approvisionnement (p. ex. ressources en bois) et de régulation (stockage de carbone, cycle de l'eau), ainsi que des fonctions récréatives (Grêt-Regamey and Weibel, 2020). Cependant, les Alpes subissent actuellement une élévation des températures moyennes, une variabilité accrue des précipitations et une augmentation de la fréquence des sécheresses estivales (Gobiet et al., 2014). Ces changements ont déjà des répercussions visibles sur les écosystèmes de montagne telles que la réduction de la durée d'enneigement, des fontes plus précoces et un allongement de la saison de végétation, modifiant par exemple, la phénologie et les interactions entre espèces (Ernakovich et al., 2014; Matiu et al., 2021). Les changements climatiques conjugués aux activités anthropiques locales telles que le tourisme hivernal, le pastoralisme, les aménagements routiers aggravent les processus d'érosion et augmentent l'instabilité des versants, engendrant des problèmes majeurs de sécurité et paysager. Dans les Trois Vallées, la stabilisation des pentes de montagne a été identifiée comme un enjeu prioritaire par les acteurs du territoire, lors des réunions de concertations menées dans le cadre du living lab Vivalp. L'objectif de ce projet est de co-construire et d'expérimenter des actions de préservation de la biodiversité, apportant des bénéfices environnementaux, sociaux et économiques, et pouvant favoriser l'adaptation au changement climatique et la gestion des risques naturels en montagne.

La revégétalisation des talus (pente de terrain d'origine anthropique), entendue comme l'implantation volontaire d'une couverture végétale par semis ou plantation, s'inscrit dans le cadre des solutions fondées sur la nature et vise à répondre simultanément à ces enjeux paysagers et de sécurité (verdurisation de secteurs transformés par le tourisme d'hiver, limitation des processus d'érosion et des risques associés) tout en restaurant les fonctions écologiques (Cohen-Shacham et al., 2016; Wortley et al., 2013). En contexte alpin, la fenêtre de croissance courte, l'hétérogénéité microclimatique et édaphique, la compétition interspécifique et la multiplicité des objectifs de gestion (stabilité mécanique, rapidité de couverture, biodiversité, valorisation pastorale) rendent le choix du matériel végétal particulièrement stratégique (Pontes et al., 2007). En effet, des systèmes racinaires longs et fortement ramifiés favorisent la cohésion du sol et la résistance à l'arrachement (Burylo et al., 2009, 2012; Stokes et al., 2009). La taille de la plante contribue également à l'ancrage, ce qui renforce la tenue des versants (Burylo et al., 2009). Ce choix est d'abord un choix d'origine de semences, car l'expression des traits fonctionnels caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques mesurables, étroitement liées à la croissance, la survie et la reproduction influe sur l'installation, la production et la persistance des couverts (Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016). Deux axes complémentaires structurent classiquement les stratégies écologiques des plantes, qui désigne la manière dont une plante utilise ses ressources pour assurer sa croissance, sa survie et sa reproduction dans un environnement donné. Le Leaf Economic Spectrum (LES) oppose une stratégie acquisitive, caractérisée par une surface foliaire spécifique élevée (SLA) et une faible teneur en matière sèche (LDMC), traduisant des feuilles minces, flexibles et peu denses, riches en azote, associées à un métabolisme intense, une croissance rapide mais une durée de vie courte, à une stratégie conservative, marquée par des feuilles plus épaisses et denses, à croissance plus lente mais à longévité élevée (Wright et al., 2004; Poorter et al., 2009; Reich, 2014). Des travaux récents soulignent que les racines présentent une stratégie multidimensionnelle. Une approche intégrée, tenant compte de plusieurs organes, distingue ainsi un axe transversal d'acquisition-conservation et un axe spécifique d'exploration du sol (Weigelt et al., 2021; Kramer-Walter et al., 2016).le Root Economic Spectrum (RES) décrit un continuum allant de systèmes explorateurs du sol, avec une longueur spécifique élevée des racines (SRL), diamètres fins et forte ramification, à des architectures plus robustes associant densité tissulaire racinaire et diamètres plus élevés (Roumet et al., 2016; Ryser, 1996). Un axe d'exploration du sol décrit la capacité des racines à occuper l'espace, allant de systèmes à forte longueur et profondeur racinaire, favorisant un accès étendu aux ressources, à des systèmes plus compacts et denses, privilégiant une exploitation localisée du sol. L'origine géographique (notamment l'environnement de croissance d'origine) et la diversité génétique du matériel influent sur l'établissement et la capacité d'adaptation des espèces introduites à leur nouveau milieu (Buckley and Catford, 2016). L'utilisation de semences issues des mi-

Thomas Souyris Page 1/18



Stratégies écologiques et différences phénotypiques chez deux espèces utilisées dans la revégétalisation des pentes de montagne : effet de l'origine des semences.

lieux environnants est donc régulièrement encouragée, aussi pour limiter les risques d'introduction de génotypes très compétitifs ou d'hybridation avec les populations locales (Montalvo et al., 1997; Broadhurst et al., 2008; Bischoff et al., 2010). Des différences notables de traits fonctionnels peuvent en effet exister entre des semences locales et des semences non locales, parfois issues de lignées cultivées depuis plusieurs décennies (Jones, 2013). Par ailleurs, l'environnement de croissance influe directement sur l'expression des traits et conditionne le phénotype (Valladares et al., 2007; Sultan, 2000), ce qui justifie le recours à des provenances multiples afin d'évaluer les compromis fonctionnels mobilisables en contexte de gestion et de restauration.

Dans le contexte des Trois Vallées, trois types de semences reflétant des origines différentes sont utilisées pour revégétaliser les pentes de montagne : des semences dites sauvages, issues de collectes locales au plus près des conditions écologiques du site (bonne adéquation potentielle mais disponibilités et coûts variables(Malaval et al., 2015)), la marque Végétal local, qui garantit une traçabilité géographique et génétique selon un cahier des charges spécifique, et des semences commerciales provenant de filières horticoles ou agricoles. Dans cette étude, nous proposons d'utiliser deux espèces herbacées pérennes couramment utilisées pour la revégétalisation dans les Trois Vallées, l'anthyllide des Alpes (Anthyllis vulneraria subsp. alpestris (Fabaceae)), et le plantain lancéolé (Plantago lanceolata (Plantaginaceae)), toutes deux disponibles selon les trois origines utilisées sur le territoire. Ces espèces de différentes origines ont été placées en pot sur une pente artificielle, afin de comparer les stratégies écologiques exprimées par des semences d'origines différentes et analyser leurs implications pratiques pour la restauration des pentes dans les Trois Vallées. Nous faisons l'hypothèse que, du fait de leurs origines écologiques et génétiques diverses, l'origine des semences module de façon significative les traits aériens et racinaires au sein de chaque espèce, et donc les stratégies LES/RES exprimées en phase d'installation.

Thomas Souyris Page 2/18



Matériel et Méthode

Matériel végétal

Deux espèces herbacées présentes dans le mélange « Beaufourrage » utilisé pour la revégétalisation des talus des bords de piste ou de route dans les domaines skiables des Trois Vallées ont été étudiées : l'anthyllide des Alpes (Anthyllis vulneraria subsp. alpestris, Fabaceae) et le plantain lancéolé (Plantago lanceolata, Plantaginaceae) (Huc et al., 2018, 2022). Le choix de ces deux espèces reposait à la fois sur leur usage courant dans les opérations de revégétalisation en montagne et sur leur disponibilité dans la gamme de semences certifiées « Végétal local » au moment de l'étude. Les Poaceae, bien que couramment utilisées pour la revégétalisation, n'étaient pas disponibles dans cette gamme, ce qui a conduit à leur exclusion. Anthyllis vulneraria subsp. alpestris est une espèce cryophile, inféodée aux milieux basophiles et caractérisée par une large répartition altitudinale. Elle colonise préférentiellement les substrats pauvres en matière organique, fréquents à partir de l'étage alpin supérieur((Huc et al., 2018); Figure 1a). Plantago lanceolata, présente une forte amplitude écologique, et tolère une grande variété de conditions édaphiques et hydriques, ainsi qu'une large gamme altitudinale. Elle est adaptée à la fois aux sols riches en azote et aux substrats pauvres, et son système racinaire robuste représente un atout majeur pour la stabilisation des sols dégradés ((Huc et al., 2018); Figure 1b).

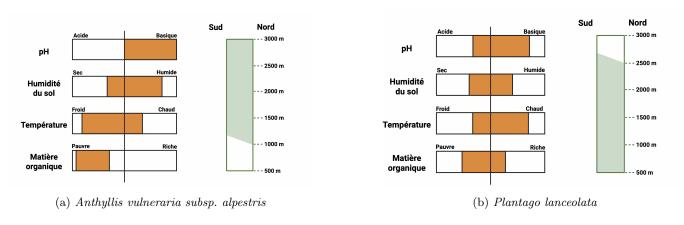


FIGURE 1 – Conditions écologiques naturelles des deux espèces étudiées, inspiré de Huc et al. (2018)

Afin de répondre aux objectifs de l'étude, nous avons utilisé, pour chaque espèce, trois types de semences : des semences commerciales certifiées, des semences issues de la marque « Végétal local » et des semences sauvages issues des prairies de Savoie. Les semences commerciales de *Plantago lanceolata* provenaient de la variété « TONIC », produite en 2023 par le semencier Semental (origine Nouvelle-Zélande), tandis que celles de *Anthyllis vulneraria* subsp. *alpestris* ont été produites la même année par le semencier Phytosem. Les semences « Végétal local », également produites en 2023 dans les Hautes-Alpes par Phytosem, étaient issues de populations prélevées en prairies alpines puis multipliées en plaine pendant trois générations. Les semences sauvages, fournies par le Conservatoire botanique national alpin, comprenaient deux populations distinctes par espèce, récoltées entre 2016 et 2024 sur divers sites de moyenne à haute altitude dans les Alpes. Au total, huit modalités ont ainsi été définies dans le dispositif expérimental : quatre par espèce, correspondant à deux populations sauvages, une origine « Végétal local » et une origine commerciale. Les informations détaillées sur l'origine, l'altitude et l'année de récolte sont disponibles dans le tableau 1.

Thomas Souyris Page 3/18



Espèces	Origine	Date et lieu de récolte	Coordonnée	Fournisseur	Lot
Anthyllis vulneraria subsp. alpestris	Sauvage 1	2024 Ancelle; 1360m	44.62193, 6.21910	CBNA	NA
Anthyllis vulneraria subsp. alpestris	Sauvage 2	2016 Massif de Céuse; 1690 m Albiez-Montrond; 2070 m Col du Glandon; 1930m	X	CBNA	NA
Anthyllis vulneraria subsp. alpestris	Végétal Local®	2023 Plan de Vitriolles 550m	44.402164, 5.958733	Phytosem®	XANTALP01A1CHA
Anthyllis vulneraria subsp. alpestris	Type simple	2023 Redortiers 929m	44.057509 , 5.604433	Phytosem®	XANTVULA1PFBON
Plantago lanceolata	Sauvage 1	2024 La Salette-Fallavaux; $1750 \mathrm{m}$	X	CBNA	NA
Plantago lanceolata	Sauvage 2	2016 Le Monêtier les bains; $1520 \mathrm{m}$	X	CBNA	NA
Plantago lanceolata	Végétal Local®	2023 Reilhanette 526m	44.18689, 5.392276	Phytosem®	XPLALAN01A1BON
Plantago lanceolata	Commerciale	2023 Nouvelle Zélande	X	Semental®	XNZ2023515181

TABLE 1 – Origine des semences utilisées pour Anthyllis vulneraria subsp. alpestris et Plantago lanceolata. Les informations incluent l'origine (sauvage, végétal local[®], type simple, commerciale), la date et le lieu de récolte avec altitude, les coordonnées géographiques (lorsqu'elles sont disponibles), ainsi que le fournisseur et le numéro de lot.

Dispositif expérimental

Une expérience en extérieur a été conduite au LESSEM (INRAE, 45.16528 °N, 5.76337 °E) du 2 avril au 22 juillet 2025. Deux traitements ont été appliqués : un témoin à plat et une pente à 45 ° orientée plein sud (Figure 2). La pente artificielle a été réalisée à la mi-mars 2025 à l'aide d'une structure en bois composée de 10 planches de sapin, représentant 10 réplicas, inclinées à 45° et fixées sur des poteaux en châtaignier. Chaque planche accueillait huit pots de $2 L (\varnothing 14,8 \ cm; H 17,4 \ cm)$, soit 80 pots au total pour la pente. Le témoin à plat comportait également 80 pots, disposés horizontalement par groupes de huit. Les pots ont été espacés régulièrement (10 cm) pour limiter la compétition entre plantes pour la lumière. Les pots ont été remplis d'un substrat identique pour le témoin et le traitement en pente (50 % sol local de type brunisol, 25 % sable, 25 % terreau). Les principales caractéristiques physico-chimiques du substrat sont présentées dans le tableau 2. Dans chaque planche (pente) et dans chaque groupe de 8 pots (témoin), les deux espèces et leurs quatre origines ont été réparties aléatoirement dans chacun des 10 réplicas. Afin d'optimiser la germination, 3 graines ont été semées par pot pour le lot commercial et « Végétal local® », et 5 graines pour les lots sauvages. Les semis ont été réalisés le 2 avril 2025. Les plantules ont été éclaircies au stade une feuille pour ne conserver qu'un individu par pot ; des godets de secours semés en parallèle ont permis un remplacement rapide des échecs de levée ou liés à des dommages précoces. L'arrosage a été assuré une à deux fois par jour (le matin et en fin de journée en période chaude), sauf en cas de pluie.

Table 2 – Caractéristiques physico-chimiques du sol de l'expérience.

Type de sol	pН	CEC	C (%)	N (%)	MO (%)	P_2O_5
Sable argilo-limoneux	8,4	7,1	1,98	0,17	3,41	1,98

$\mathbf{K}_2\mathbf{O}$	MgO	CaO	Sat. (%)	MgO/K_2O	C/N	Na ₂ O
0,305	0,155	8,08	427,0	0,51	11,7	0,022

Thomas Souyris Page 4/18



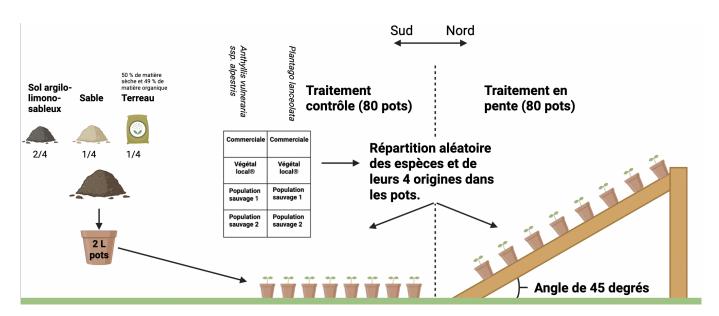


FIGURE 2 – Dispositif expérimental. Des pots de 2 L remplis d'un substrat (1/2 sol argilo-limono-sableux, 1/4 sable, 1/4 terreau) ont été ensemencés avec *Anthyllis vulneraria* subsp. *alpestris* et *Plantago lanceolata* provenant de quatre origines de semences. Deux traitements ont été appliqués : contrôle à plat et pente à 45° orientée sud.

Mesures

Phénologie

La date de germination d'un individu a été collectée quotidiennement en semaine (hors week-ends) au LESSEM, à partir du moment où au moins une des semences semées émergeait du substrat. La date de germination a été estimée en degré-jours de croissance (Growing Degree Days, GDD), à partir des températures journalières maximales et minimales. Ces données climatiques ont été obtenues via la station météorologique de Saint-Martin-d'Hères (Isère, France; 45.17°N, 5.77°E). Le calcul des GDD a été réalisé selon les équations suivantes :

$$ext{GDD}_{Plantago\ lanceolata} = rac{T_{ ext{max}} + T_{ ext{min}}}{2} - 5$$
 $ext{GDD}_{Anthyllis\ vulneraria\ subsp.\ alpestris} = rac{T_{ ext{max}} + T_{ ext{min}}}{2} - 10$

La température de base de *Plantago lanceolata* est de 5 °C (Merino et al., 2024), tandis que celle de *Anthyllis vulneraria* subsp. *alpestris* est classiquement estimée à 10 °C en l'absence d'information précise. La somme des GDD journaliers a ensuite été réalisée depuis le semis jusqu'au stade de germination de chaque espèce.

Somme GDD =
$$\sum_{d=1}^{D_{\text{germ}}} \text{GDD}_d$$

Traits aériens

La hauteur végétative a été mesurée à l'aide d'une règle graduée, comme la distance verticale entre la surface du sol et l'apex de la plante, en respectant le port naturel de l'individu (Perez-Harguindeguy et al., 2013).

La surface foliaire a été mesurée sur des feuilles matures et non endommagées. Avant toute mesure, les feuilles ont été placées pendant 24 h au réfrigérateur à 4 °C dans de l'eau déminéralisée afin de permettre leur réhydratation. La surface de chaque feuille fraîche a ensuite été déterminée par analyse d'images à l'aide du logiciel Fiji (ImageJ 1.54p)

Thomas Souyris Page 5/18



(Schindelin et al., 2012), à partir de photographies. Elles ont ensuite été séchées à l'étuve à 60 °C pendant 48 h, puis pesées avec une balance de précision (Mettler Toledo AT261, d=0,1 mg). Ces mesures ont permis de calculer la surface foliaire spécifique (SLA m^2/kg) comme le rapport entre la surface foliaire et la masse sèche correspondante, ainsi que la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC mg/g) comme le rapport entre la masse sèche et la masse fraîche (Perez-Harguindeguy et al., 2013).

Traits racinaires

La morphologie racinaire a été caractérisée en fin d'expérimentation. Les racines ont été extraites avec précaution des pots, lavées à l'eau claire pour éliminer le substrat, puis congelées à -18 °C. Les racines lavées ont ensuite été disposées en évitant au maximum les chevauchements dans un bac transparent contenant de l'eau, puis scannées à 1200 dpi à l'aide d'un scanner à plat (Epson Expression 10000XL). Les images ont été analysées avec WinRHIZO (Regent Instruments Inc.) afin d'extraire la longueur racinaire totale (LRT, cm), le diamètre moyen (moyenne pondérée par la longueur selon la distribution de classes de diamètre), le volume total racinaire et le nombre de branchements. Pour l'anthyllide des Alpes, les nodules ont été dénombrés à partir des images en utilisant le logiciel Fiji (ImageJ 1.54p) (Schindelin et al., 2012). Les échantillons racinaires ont ensuite été séchés à 60 °C pendant 72 h et pesés sur une balance de précision (Sartorius CP64, d = 0,1 mg). La longueur spécifique des racines (SRL, m/g) a été calculée en divisant la longueur racinaire totale par la masse sèche de l'échantillon scanné (Perez-Harguindeguy et al., 2013). La densité de tissu racinaire (RTD, g/cm3) a été calculée comme le rapport de la masse sèche de l'échantillon scanné sur le volume racinaire total(Perez-Harguindeguy et al., 2013). L'intensité de branchements racinaires (RBI) a été calculée comme le rapport entre le nombre d'extrémités de racines du sous-échantillon et sa longueur.

Mesure de la biomasse

La biomasse aérienne (BA) a été quantifiée en récoltant l'ensemble de la partie aérienne de chaque individu. Cette dernière a été séchée à l'étuve à 60 °C pendant 72 h, puis pesée sur une balance de précision (Sartorius CP64, d = 0,1 mg)(Perez-Harguindeguy et al., 2013). Afin d'obtenir la biomasse racinaire (BR) du plant, les systèmes racinaires collectés, lavés et scannés ont ensuite été séchés à l'étuve à 60 °C pendant 72 h, puis pesés sur une balance de précision(Sartorius CP64, d = 0,1 mg)(Perez-Harguindeguy et al., 2013). La biomasse totale (BT) a ensuite été calculée comme la somme de la biomasse aérienne et de la biomasse racinaire. Enfin, le rapport racine/tige (Root:Shoot Ratio, RSR) a été calculé comme le rapport de la la biomasse sèche racinaire sur la biomasse sèche aérienne(Perez-Harguindeguy et al., 2013):

Thomas Souyris Page 6/18



Table 3 – Résumé des traits mesurés, leurs abréviations et unités. Les traits sont regroupés en quatre catégories : phénologie, aériens, racinaires et biomasse.

Trait	Abréviation	Unité
Degrés-jours cumulés au moment de la germination	GDD	°C·jour
Hauteur végétative	Н	m
Surface foliaire spécifique	SLA	$\rm m^2/kg$
Teneur en matière sèche foliaire	LDMC	mg/g
Longueur racinaire totale	LRT	cm
Longueur spécifique des racines	SRL	m/g
Diamètre moyen racinaire	RMD	mm
Nombre de branchements racinaires	_	_
Intensité de branchements racinaires	RBI	${\it extrêmités/cm}$
Densité de tissu racinaire	RTD	$\rm g/cm^3$
Biomasse aérienne	BA	g
Biomasse racinaire	BR	g
Biomasse totale	BT	g
Ratio racine/tige	RSR	_

Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées sous R (version 4.4.2) (R Core Team, 2024) via RStudio (version 2023.09.1+494) (RStudio Team, 2023). Les différences de moyennes des traits aériens et racinaires, des traits de biomasse et de phénologie entre les origines de semences ont été évaluées à l'aide d'une ANOVA de Welch, mieux adaptée à des données présentant des variances inégales. Lorsque l'ANOVA indiquait un effet statistiquement significatif, une comparaison post-hoc des moyennes a été réalisée à l'aide du test de Games-Howell (package rstatix) (Kassambara, 2023). Le coefficient de variation (CV) a également été calculé pour chaque trait, dans le but d'évaluer l'hétérogénéité relative des valeurs au sein des groupes d'origine. Le CV, exprimé en pourcentage, est défini comme le rapport entre l'écart-type (σ) et la moyenne (µ) du trait. Des analyses NMDS (Non-metric Multidimensional Scaling) (Cox and Cox, 2008) ont également été effectuées pour explorer la structuration multivariée des traits en fonction de l'origine des semences d'une même espèce. Elles ont été conduites à partir d'une matrice de distance euclidienne, en utilisant la fonction metaMDS() du package vegan (Oksanen et al., 2022). La qualité de l'ordination a été évaluée à partir de la valeur du stress, qui mesure l'écart entre les distances observées dans l'espace original et celles représentées dans l'espace réduit : une valeur faible (proche de 0) indique une bonne représentation, tandis qu'une valeur élevée reflète une ordination de moindre qualité (Cox and Cox, 2008). L'analyse NMDS a été réalisée à partir des traits fonctionnels suivants : l'intensité de branchements racinaires (RBI), le diamètre moyen des racines (RMD), la longueur spécifique des racines (SRL), la densité de tissu racinaire (RTD), la surface foliaire spécifique (SLA), la teneur en matière sèche foliaire (LDMC), la hauteur végétative (H), la date de germination exprimée en degrés-jours (GDD), ainsi que le nombre total de nodules racinaires (seulement pour Anthyllis vulneraria subsp. alpestris). Les traits ont été centrés et réduits avant l'analyse afin de neutraliser les effets liés aux différences d'échelle.

Enfin, afin de tester formellement si les différences observées dans l'ordination NMDS étaient significatives, une analyse de variance permutée multivariée (PERMANOVA, fonction adonis2() du package vegan) (Oksanen et al., 2022) a été réalisée. Cette approche permet d'évaluer la part de variance expliquée par l'origine des semences dans la distribution multivariée des traits fonctionnels et d'en estimer la significativité statistique par permutations (Anderson, 2001).

Thomas Souyris Page 7/18



Résultats

Au cours du suivi (avril–juillet 2025), une forte pression d'herbivorie par des escargots puis par des lapins a entraı̂né une destruction importante des plants, touchant uniquement le traitement témoin à plat. Malgré quelques remplacements précoces, le nombre de pots témoins arrivés à un stade mesurable est resté insuffisant pour une comparaison robuste avec le traitement « en pente ». En conséquence, le traitement témoin n'a pas été analysé et les analyses ont été conduites uniquement sur les traits des plantes mesurées en « pente ».

Stratégies écologiques chez l'anthyllide alpestre selon l'origine des semences

Les traits de biomasse varient significativement selon l'origine des semences (Figure 3). En effet, la biomasse aérienne diffère entre origines (p < 0,005; Figure 3.1), les plantes issues de la marque végétal local produisant en moyenne 1,14 g soit +97 % par rapport aux individus sauvages 1 ($\mu=0,58$ g) et +85 % par rapport aux individus sauvages 2 ($\mu=0,62$ g). La biomasse racinaire est significativement plus importante (p < 0,001; Figure 3.2) chez les individus végétal local ($\mu=0,23$ g) et commerciales ($\mu=0,19$ g) par rapport aux plants d'origines sauvages ($\mu=0,11-0,13$ g). La biomasse totale suit la même tendance que la biomasse aérienne (p < 0,001; Figure 3.3), alors que le ratio racine/tige ne varie pas (p = 0,437; Figure 3.4) avec des moyennes proches entre origines ($\mu=0,19-0,24$).

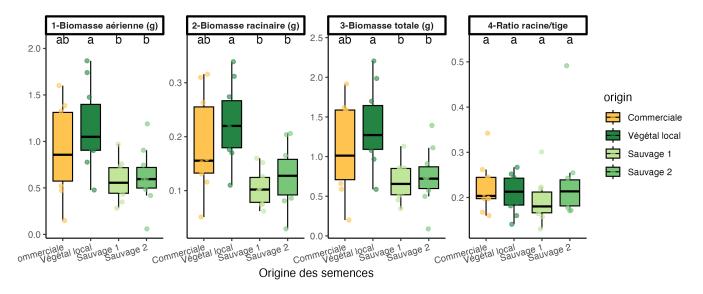


FIGURE 3 – Effet de l'origine des semences sur les traits de biomasse d'Anthyllis vulneraria subsp. alpestris. Biomasse aérienne, biomasse racinaire, biomasse totale et ratio racine/tige selon les différentes origines de semences (Commerciale, Végétal local, Sauvage 1, Sauvage 2). Les boîtes représentent la médiane, les quartiles et les valeurs extrêmes, les lettres indiquant les différences significatives issues des comparaisons post-hoc.

L'ordination NMDS (Figure 4) met en évidence une différence de stratégies écologiques, c'est-à-dire de combinaisons de traits fonctionnels liés à l'acquisition et à la conservation des ressources, entre individus selon l'origine des semences (PERMANOVA : $R^2 = 0.23$, p < 0.001). Dans l'espace NMDS, l'angle entre vecteurs renseigne sur la relation entre les traits(Annexe 5A). La SLA et la hauteur présentent un angle très faible ($\approx 12^{\circ}$), traduisant une forte corrélation positive, présente également avec le nombre de nodules ($\approx 26^{\circ}$ avec la SLA et $\approx 14^{\circ}$ avec la hauteur). En revanche, la relation entre la SLA et la SRL est plus lâche ($\approx 65^{\circ}$), ce qui traduit une corrélation faible. Le diamètre racinaire moyen est presque opposé à la SRL ($\approx 161^{\circ}$), ce qui illustre un compromis fort entre racines fines/longues et racines épaisses. De la même manière, la SLA et le LDMC sont quasiment opposés ($\approx 176^{\circ}$), ce qui illustre le compromis classique entre

Thomas Souyris Page 8/18



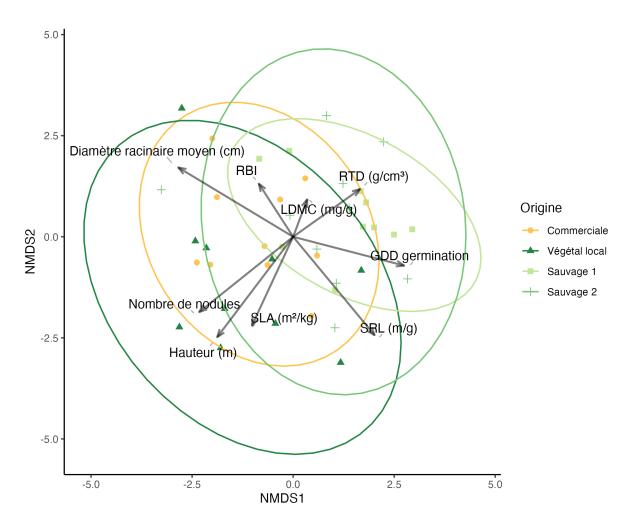


FIGURE 4 – Effet de l'origine des semences la structuration fonctionnelle d'Anthyllis vulneraria subsp. alpestris. Ordination NMDS (stress = 0,19) basée sur un sous-échantillon des traits fonctionnels mesurés. Les ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chaque origine. Les flèches correspondent aux vecteurs de corrélation des traits.

des feuilles fines, à renouvellement rapide, et des feuilles denses, durables et conservatrices. Les liens sont plus modérés pour d'autres couples de traits : La SRL et le GDD sont positivement associés ($\approx 36^{\circ}$), ainsi que la RTD et la LDMC $(\approx 34^{\circ})$. Enfin, le RBI est très proche du diamètre racinaire $(\approx 26^{\circ}, \text{ corrélation positive})$, et presque opposé à la SRL $(\approx 173^{\circ})$, ce qui traduit une corrélation fortement négative avec ce trait. La longueur des vecteurs issus de l'ordination NMDS indique que les traits les plus structurants sont le diamètre racinaire moyen (0.89), la longueur spécifique des racines (0.85) et la hauteur (0.84), suivis du nombre de nodules (0.80) et des degrés-jours de germination (0.76). Ces variables sont donc fortement corrélées à la configuration multivariée. À un niveau intermédiaire, la SLA (0.65) et le RTD (0.55) participent de façon modérée à la structuration. Enfin, le RBI (0.42) et la LDMC (0.27) présentent des flèches plus courtes, traduisant une contribution plus faible à cet espace ordonné. L'axe NMDS1 reflète ainsi un gradient de stratégie fonctionnelle allant de profils acquisitifs (à gauche) à conservateurs (à droite), tandis que l'axe NMDS2 pourrait illustrer une variation secondaire liée à certains traits racinaires. Cette structuration met en évidence des tendances différenciant les quatre types de semences à travers les combinaisons de traits, sans toutefois former des clusters parfaitement distincts. Les origines commerciales et végétal local semblent caractériser par une forte SLA et une forte hauteur, illustrant un compartiment végétatif rapide et efficace dans l'acquisition de la lumière, à l'inverse des semences sauvages qui semblent investir davantage dans leur structure et dans leur tissu foliaire et racinaire avec une forte LDMC et une forte RTD. L'analyse univariée des traits fonctionnels (Tableau 4) a permis de préciser ces

Thomas Souyris Page 9/18



Stratégies écologiques et différences phénotypiques chez deux espèces utilisées dans la revégétalisation des pentes de montagne : effet de l'origine des semences.

contrastes. Certains traits fonctionnels présentent des valeurs de moyennes proches entre origines, comme la LDMC, la SRL, le ratio racine/tige et le RBI (p > 0,05 dans tous les cas). À l'inverse, plusieurs paramètres montrent des différences marquées entre origines. La SLA est en moyenne de $11,2\text{m}^2/\text{kg}$ pour le végétal local, contre $8,4\text{m}^2/\text{kg}$ pour le sauvage 1, soit une augmentation de 33 % (p < 0,005) pour le végétal local, tandis que l'origine commerciale présente une valeur intermédiaire de $10,0\text{m}^2/\text{kg}$ en moyenne (p < 0,05). Par ailleurs, la hauteur des plantes issues de la marque végétal local étaient significativement plus grandes, mesurant en moyenne 7,0 cm par rapport aux individus sauvages (+43 à +46 % de hauteur; p < 0,05). Les différence de moyennes les plus importantes concernent les traits racinaires. La longueur racinaire totale et le nombre de branchements racinaires sont significativement plus élevés chez les individus issus du végétal local (μ = 1498 cm; μ = 2001,0) que chez ceux des origines sauvage 1 (μ = 690 cm; μ = 917,5) et sauvage 2 (μ = 1033,9), qui présentent des valeurs significativement plus faibles (p < 0,005).

Les individus sauvage 2 développent des racines présentant des tissus racinaires plus denses (RTD, $\mu = 0.10$ g. cm⁻³; p <0.005) mais de plus faible diamètre (RMD, $\mu = 0.36$ mm; p < 0.005) que celles des plantes commerciales (RTD, $\mu = 0.08$ g/cm²; RMD, $\mu = 0.41$ mm).

Enfin, les traits phénologiques montrent aussi des contrastes : la germination du sauvage 1 est plus tardive, puisqu'elle requiert en moyenne un cumul de 76,8 °C-jour contre en moyenne 48,1 °C-jours pour la semence commerciale et 50,7 °C-jour pour le sauvage 2, soit environ +60 % et +52 % respectivement (p < 0,05). Nous avons également évalué si la variabilité phénotypique globale différait entre origines de semences, en considérant l'ensemble des coefficients de variation (CV; Tables 4 et 5) calculés pour chaque trait. Plus la valeur du CV est élevée, plus la dispersion autour de la moyenne est importante, ce qui permet d'apprécier le degré relatif d'hétérogénéité phénotypique entre origines. L'ANOVA réalisée sur l'ensemble des CV n'a toutefois révélé aucune différence significative, indiquant que la variabilité relative des traits est globalement comparable entre groupes.

Thomas Souyris Page 10/18



Table 4 – Moyenne, variance, coefficient de variation (CV, %) et lettres de comparaison issues des tests post-hoc (Games–Howell) pour les différents traits fonctionnels mesurés chez *Anthyllis vulneraria* subsp. *alpestris*, selon l'origine des semences (Commerciale, Sauvage 1, Sauvage 2, Végétal local).

Trait	Origine	Moyenne	Variance	Coefficient de variation (%)	Lettres de comparaison
	Commerciale	48.16	347.25	38.7	a
D () 1/ 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	Végétal local	47.97	834.90	60.2	ab
Degrés-jours cumulés au moment de la germination	Sauvage 1	76.82	457.54	27.8	b
	Sauvage 2	50.68	303.53	34.4	a
	Commerciale	0.06	8.94e-05	16.1	ab
	Végétal local	0.07	1.97e-04	20.5	b
Hauteur (m)	Sauvage 1	0.05	9.19e-05	20.0	a
	Sauvage 2	0.05	1.86e-04	29.1	a
	Commerciale	10.01	1.03	10.2	a
95 to (9 to)	Végétal local	11.15	3.67	17.2	a
SLA (m ² /kg)	Sauvage 1	8.37	1.16	12.9	b
	Sauvage 2	9.62	3.28	18.8	ab
	Commerciale	206.21	328.65	8.8	a
	Végétal local	198.90	253.04	8.0	a
LDMC (mg/g)	Sauvage 1	197.86	160.35	6.4	a
	Sauvage 2	198.20	538.38	11.7	a
	Commerciale	1092.00	187390.84	39.6	ab
	Végétal local	1497.80	286155.15	35.7	b
Longueur racinaire totale (cm)	Sauvage 1	690.25	41422.79	29.5	
	Sauvage 1 Sauvage 2	811.20	91779.70	37.3	a
	Commerciale	61.07	286.49	27.7	a
	Végétal local	66.46	179.36	20.1	a
SRL (m/g)	-				a
	Sauvage 1	66.55	168.90	19.5	a
	Sauvage 2	66.69	341.25	27.7	a
	Commerciale	0.41	1.60e-03	9.7	a
Diamètre moyen racinaire (mm)	Végétal local	0.40	3.78e-03	15.3	ab
	Sauvage 1	0.38	2.40e-03	13.0	ab
	Sauvage 2	0.36	1.10e-03	9.2	b
	Commerciale	2021.10	687181.66	41.0	ab
Nombre de branchements racinaires	Végétal local	3154.50	1552016.94	39.5	b
	Sauvage 1	1274.70	53164.68	18.1	a
	Sauvage 2	1286.70	211645.57	35.8	a
	Commerciale	1.93	0.17	21.3	a
RBI (ramifications/cm)	Végétal local	2.13	0.17	19.1	a
· /	Sauvage 1	1.92	0.10	16.7	a
	Sauvage 2	1.66	0.13	21.5	a
	Commerciale	0.08	7.05e-05	10.1	a
$RTD (g/cm^3)$	Végétal local	0.08	1.44e-04	14.8	a
(6)	Sauvage 1	0.10	2.59e-04	16.7	ab
	Sauvage 2	0.10	1.67e-04	12.6	b
	Commerciale	0.92	0.22	51.2	ab
Biomasse aérienne (g)	Végétal local	1.14	0.19	38.2	b
(6)	Sauvage 1	0.58	0.05	36.8	a
	Sauvage 2	0.62	0.09	48.4	a
	Commerciale	0.19	7.86e-03	47.5	ab
Biomasse racinaire (g)	Végétal local	0.23	4.81e-03	30.7	b
(0)	Sauvage 1	0.11	1.10e-03	31.3	a
	Sauvage 2	0.13	3.05e-03	43.4	a
	Commerciale	0.22	2.86e-03	24.1	a
Ratio racine/tige	Végétal local	0.21	1.80 e-03	20.2	a
Tatalo Tatalo / 1180	Sauvage 1	0.19	2.24 e - 03	24.7	a
	Sauvage 2	0.24	8.95 e-03	40.1	a

Thomas Souyris Page 11/18



Stratégies écologiques chez le plantain lancéolé selon l'origine des semences

Les différences entre origines sont également marquées pour le plantain lancéolé (Figure 5). Les biomasses varient selon l'origine des semences : la biomasse aérienne (p < 0,005; figure 5.1) et la biomasse totale (p < 0,001; figure 5.3) sont significativement plus élevées chez les individus issus du végétal local ($\mu=0.38~{\rm g}$; $\mu=0.63~{\rm g}$) et commerciales ($\mu=0.32~{\rm g}$; $\mu=0.60~{\rm g}$) que chez les individus sauvages 1 et 2 (aérien $\mu=0.10$ –0.18 g; total $\mu=0.19$ –0.30 g). En revanche, la biomasse racinaire (p < 0,005; figure 5.2) montre également des différences significatives, mais avec des écarts plus marqués entre origines (végétal local $\mu=0.25~{\rm g}$; commerciale $\mu=0.28~{\rm g}$; sauvages 1–2 $\mu=0.09$ –0.12 g). Le ratio racine/tige diffère significativement selon l'origine (p < 0.005; figure 5.4). L'origine commerciale ($\mu=0.95$) présente un ratio comparable à celui de sauvage 1 ($\mu=0.89$; p = 0.975), indiquant un investissement similaire dans la biomasse racinaire. En revanche, ce ratio est significativement plus élevé que celui du sauvage 2 ($\mu=0.66$, p < 0.05) et du végétal local ($\mu=0.63$, p < 0.05), traduisant une allocation plus importante vers la partie aérienne chez ces deux dernières origines. De plus, le sauvage 1 présente également un ratio racine/tige significativement plus élevé que le sauvage 2 (p < 0.05) et végétal local (p < 0.05). En revanche, il n'y a pas de différence significative entre le sauvage 2 et le végétal local (p > 0.05).

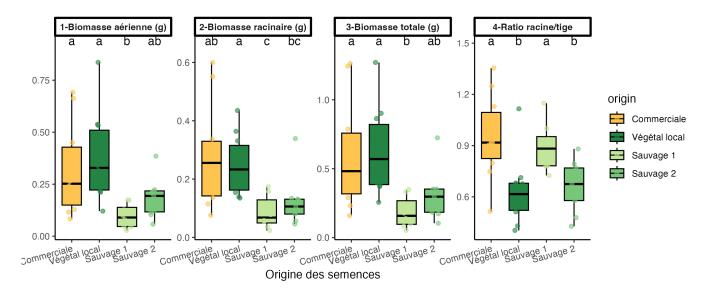


FIGURE 5 – Effet de l'origine des semences sur les traits de biomasse de *Plantago lanceolata*. Biomasse aérienne, biomasse racinaire, biomasse totale et ratio racine/tige selon les différentes origines de semences (Commerciale, Végétal local, Sauvage 1, Sauvage 2). Les boîtes représentent la médiane, les quartiles et les valeurs extrêmes, les lettres indiquant les différences significatives issues des comparaisons post-hoc.

L'ordination NMDS confirme une différenciation entre origines (Figure 6; stress = 0,18; PERMANOVA R² = 0,21; p < 0,001). Dans l'espace NMDS, les angles entre vecteurs mettent en évidence plusieurs associations fortes(Annexe 5B). La SRL et les GDD de germination sont quasi parfaitement corrélés positivement ($\approx 3^{\circ}$), indiquant que les plantes à racines fines et longues tendent à nécessiter davantage de degrés-jours pour germer. De manière plus modérée, la SLA est corrélée positivement à l'indice de branchement racinaire ($\approx 48^{\circ}$), et la hauteur à la teneur en matière sèche foliaire (LDMC) ($\approx 51^{\circ}$). À l'inverse, plusieurs relations traduisent des compromis marqués : la SLA est fortement opposée au LDMC ($\approx 166^{\circ}$), reflétant encore le compromis classique entre des feuilles fines, à renouvellement rapide, et des feuilles épaisses, durables et de stratégie conservatrice. Tandis que la SRL est négativement associée au diamètre racinaire moyen ($\approx 165^{\circ}$), cela illustre le compromis décrit par le Root Economic Spectrum, entre des racines fines et allongées, à croissance rapide mais de courte durée de vie, et des racines plus épaisses, plus durables et de stratégie conservatrice. D'autres relations apparaissent plus indépendantes, avec des angles proches de 90°, comme entre la

Thomas Souyris Page 12/18



hauteur et le RTD ($\approx 92^{\circ}$) ou entre la LDMC et le GDD ($\approx 99^{\circ}$).

La longueur des vecteurs issus de l'ordination NMDS révèle que les traits les plus structurants sont le diamètre racinaire moyen (0.91), la SRL(0.83), la LDMC (0.81) et le GDD (0.81). Ces variables sont donc fortement corrélées à la configuration multivariée et contribuent de manière majeure à la différenciation entre groupes d'origine. À l'inverse, la SLA (0.74) et la hauteur (0.54) montrent une contribution intermédiaire, tandis que l'indice de ramification racinaire (0.45) et la densité de tissu racinaire (RTD, 0.42) apparaissent comme des traits faiblement liés à la structuration observée.

L'axe NMDS1 (horizontal) oppose la longueur spécifique des racines (SRL) et des degrés-jours de germination plus élevés, associés aux origines sauvages, à un diamètre racinaire plus important, caractérisant les individus issus du végétal local et du lot commerciale. L'axe NMDS2 (vertical) traduit un gradient allant d'individus avec une SLA plus élevée (partie supérieure) à des individus présentant des tissus plus denses, reflétés par un LDMC et un RTD plus forts (partie inférieure), sans toutefois différencier les origines.

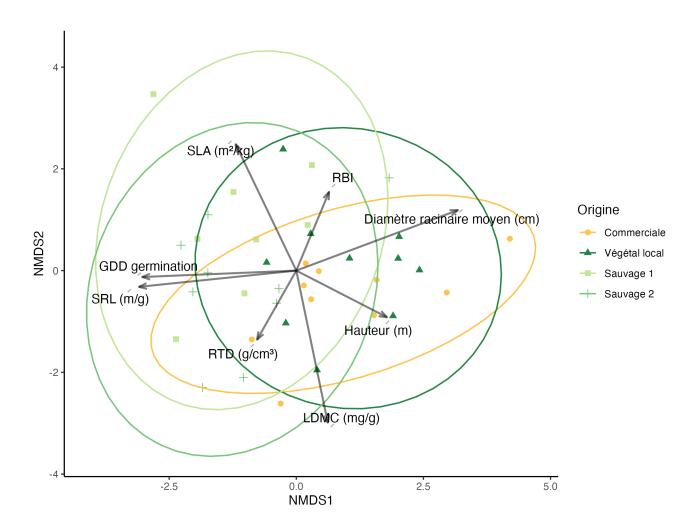


FIGURE 6 – Effet de l'origine des semences la structuration fonctionnelle de *Plantago lanceolata*. Ordination NMDS (stress = 0.17) basée sur un sous-échantillon des traits fonctionnels mesurés. Les ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chaque origine. Les flèches correspondent aux vecteurs de corrélation des traits.

Dans les comparaisons univariées des traits fonctionnels aériens, seules les différences de hauteur végétative sont significatives entre les origines (p < 0,005; table 5) : les origines végétal local et commerciale ($\mu = 0.07$ m) présentent des hauteurs supérieures au sauvage 1 ($\mu = 0.04$ m; +75 %, p < 0,05). Concernant les racines, la longueur racinaire totale présente des différences marquées : les origines sauvages présentent des longueurs significativement plus faibles

Thomas Souyris Page 13/18



Stratégies écologiques et différences phénotypiques chez deux espèces utilisées dans la revégétalisation des pentes de montagne : effet de l'origine des semences.

que les autres. L'origine sauvage 1 se caractérise par la valeur la plus faible ($\mu=1208.98$ cm), soit -54 % par rapport à l'origine végétal local ($\mu=2622.90$ cm; p < 0,001) et -56 % par rapport aux semences commerciales ($\mu=2753.03$ cm; p < 0,001). Le nombre de branchements racinaires est également plus élevé chez les individus commerciales ($\mu=2331$) et les individus végétal local ($\mu=2001$) que chez les individus sauvages 1 et 2 ($\mu=917-1034$; p < 0,005). En revanche, aucun effet significatif de l'origine n'est observé pour le diamètre racinaire moyen, la longueur spécifique des racines, la densité de tissu racinaire et l'intensité de branchement racinaire (p = 0,417; 0,087; 0,323; 0,384, respectivement). Sur le plan phénologique, les GDD au moment de la germination sont nettement plus faibles pour l'origine commerciale et l'origine végétal local ($\mu=74-78$ °C·jour) que pour les semences sauvages 1–2 ($\mu=140-165$ °C·jour; p < 0,001), indiquant une germination plus rapide des origines non sauvages.

Thomas Souyris Page 14/18



Table 5 – Moyenne, variance, coefficient de variation (CV, %) et lettres de comparaison issues des tests post-hoc (Games–Howell) pour les différents traits fonctionnels mesurés chez *Plantago lanceolata*, selon l'origine des semences (Commerciale, Sauvage 1, Sauvage 2, Végétal local).

Trait	Origine	Moyenne	Variance	Coefficient de variation (%)	Lettres de comparaison
	Commerciale	74.42	303.49	23.4	a
Demás i com como lás com como de la la como institución	Végétal local	77.85	581.48	31.0	a
Degrés-jours cumulés au moment de la germination	Sauvage 1	139.93	1538.14	28.0	b
	Sauvage 2	164.93	3436.04	35.5	b
	Commerciale	0.07	3.59 e-04	25.7	a
II	Végétal local	0.07	3.01e-04	25.0	a
Hauteur (m)	Sauvage 1	0.04	6.78e-05	19.7	b
	Sauvage 2	0.05	5.10e-04	41.1	ab
	Commerciale	11.79	2.08	12.2	a
CT A (2/1)	Végétal local	11.22	1.38	10.5	a
SLA (m ² /kg)	Sauvage 1	14.28	14.06	26.3	a
	Sauvage 2	11.52	5.25	19.9	a
	Commerciale	222.21	286.59	7.6	a
IDMG ()	Végétal local	208.25	502.77	10.8	a
LDMC (mg/g)	Sauvage 1	196.94	1055.18	16.5	a
	Sauvage 2	209.28	542.10	11.1	a
	Commerciale	2753.03	1744715.09	48.0	ab
*	Végétal local	2622.90	551027.15	28.3	b
Longueur racinaire totale (cm)	Sauvage 1	1208.98	634799.83	65.9	c
	Sauvage 2	1458.27	437935.96	45.4	ac
	Commerciale	109.33	638.23	23.1	a
	Végétal local	112.42	581.68	21.5	a
SRL (m/g)	Sauvage 1	136.96	502.58	16.4	a
	Sauvage 2	127.94	527.87	18.0	a
	Commerciale	0.29	1.77e-03	14.3	a
	Végétal local	0.30	9.18e-04	10.1	a
Diamètre moyen racinaire (mm)	Sauvage 1	0.27	3.47e-04	6.8	a
	Sauvage 2	0.27	6.38e-04	9.4	a
	Commerciale	2331.50	1984808.28	60.4	a
	Végétal local	2001.00	596997.78	38.6	a
Nombre de branchements racinaires	Sauvage 1	917.50	372919.71	66.6	b
	Sauvage 2	1033.89	256623.86	49.0	b
	Commerciale	0.82	0.02	16.2	a
	Végétal local	0.75	0.03	24.7	a
RBI (ramifications/cm)	Sauvage 1	0.78	9.01e-03	12.2	a
	Sauvage 2	0.72	0.01	15.4	a
	Commerciale	0.10	2.06e-04	14.4	a
	Végétal local	0.09	6.90e-05	9.0	a
RTD (g/cm^3)	Sauvage 1	0.10	1.26e-04	11.7	a
	Sauvage 2	0.10	1.71e-04	13.0	a
	Commerciale	0.32	0.05	68.0	a
	Végétal local	0.38	0.05	56.1	a
Biomasse aérienne (g)	Sauvage 1	0.10	3.27e-03	59.0	b
	Sauvage 2	0.18	9.30e-03	53.3	ab
	Commerciale	0.18	0.03	63.7	ab
	Végétal local	0.25	0.03	41.2	b
Biomasse racinaire (g)	Sauvage 1	0.29	3.17e-03	64.3	c
	Sauvage 1 Sauvage 2	0.09	7.57e-03	70.6	ac
	Commerciale	0.12	0.06	25.8	a
	Végétal local	0.93	0.04	32.0	a b
Ratio racine/tige	Sauvage 1	0.89	0.04	15.5	
	Sauvage 1 Sauvage 2	0.66	0.02	22.5	a b
	Sauvage 2	0.00	0.02	22.0	D

Thomas Souyris Page 15/18



Discussion

Différences phénotypiques chez l'anthyllide des alpes et le plantain lancéolé selon l'origine des semences

Nos résultats (NMDS) illustrent deux axes de variation classiquement décrits dans la littérature (Weigelt et al., 2021), un axe racinaire de stratégie d'exploration du sol et un compromis foliaire et racinaire d'acquisition-conservation des ressources ou aussi connu sous le nom de «fast-slow continuum». Décrire l'axe d'exploration du sol SRL racines fines et peu coûteuses permettant d'acquérir rapidement et efficacement la ressource du sol à l'autre bout du gradient, il y a des espèces ou individus avec des racines épaisses qui investissent plus de carbone dans l'exploration du sol (Weigelt et al., 2021). Le second axe est caractérisé d'un côté du gradient, par des espèces ou individus, dits «acquisitifs», avec des feuilles fines et une stature haute permettant une acquisition de la lumière rapide et efficace (SLA élevée, hauteur élevée), avec une germination plus rapide (GDD plus faibles) et des racines faiblement denses (RTD faible). À l'inverse, les espèces ou individus dits «conservatifs» combinent tissus denses (LDMC et RTD plus élevés, et SLA faible), germination plus tardive, signatures de stratégies économes qui priorisent la persistance et la tolérance au stress plutôt que la vitesse d'acquisition des ressources (Freschet et al., 2021). Ces résultats suggèrent donc un potentiel maintien des grands compromis fonctionnels, classiquement décrit à l'échelle interspécifique, à l'échelle intraspécifique chez l'anthyllide des Alpes et le plantain lancéolé,

Les différentes origines semblent se distribuer le long de ces gradients avec des résultats plus marqués pour l'anthyllide des Alpes. En effet, les individus végétal local et commerciales, caractérisés davantage par des traits acquisitifs (forte SLA, forte hauteur, faible RTD), s'opposent aux origines sauvages le long du gradient d'acquisition-conservation des ressources. Ces résultats suggèrent que l'environnement de croissance a contribué à façonner les différences de traits observées entre origines. Les populations sauvages, issues de milieux contraints en montagne et en altitude, sont soumises à des conditions sélectives fortes (stress hydrique, températures basses, sols pauvres), favorisant des stratégies conservatrices caractérisées par une allocation plus équilibrée entre compartiments et des tissus plus denses, gages de tolérance et de persistance. À l'inverse, les origines commerciales et « végétal local » proviennent de contextes plus riches en ressources, avec des sols plus fertiles et une densité plus élevée de congénères.

Chez le plantain lancéolé, les différences entre origines restent moins marquées le long du gradient foliaire et racinaire d'acquisition-conservation des ressources. Par ailleurs, les traits racinaires tels que la SRL et le diamètre racinaire qui sous-tendent le gradient d'exploration du sol ont été peu discriminants entre les origines pour nos deux espèces. Ceci peut notamment être dû au dispositif expérimental en pot qui contraint fortement la croissance racinaire mais également à la temporalité de l'expérimentation. En effet, nous avons travaillé sur deux espèces pérennes mais uniquement sur une saison de croissance. Il aurait été intéressant de caractériser les traits sur plusieurs cycles de croissance.

Nous avons observé des différences marquées entre les origines pour les traits de biomasse. En effet, les individus végétal local ont produit une biomasse aérienne, racinaire et totale plus importante que celle des individus sauvages en particulier pour l'origine sauvage 1, pour nos deux espèces. Des différences de biomasse aérienne et totale ont aussi été notées entre les individus d'origine commerciale et les individus sauvage chez le plantain lancéolé. Le ratio racine/tige variait également entre origines, signalant des différences d'allocation entre les compartiments aérien et souterrain, avec une allocation plus forte de la ressource au compartiment aérien pour les individus sauvage 2 et végétal local. Ces résultats suggèrent potentiellement un effet de la sélection humaine et des conditions de production des semences sur les traits de biomasse. En effet, les plantes issues de filières commerciales ou de production locale sont généralement cultivées à forte densité, ce qui accentue la compétition entre congénères pour la lumière et favorise les individus allouant davantage de ressources au compartiment aérien (Postma et al., 2021; Qin et al., 2012). Ce processus, correspondant à un syndrome de domestication (Doebley et al., 2006), entraîne donc des profils d'allocation différents de ceux observés chez les populations sauvages, lesquelles évoluent dans des contextes plus hétérogènes et sous des pressions multiples, favorisant une allocation plus équilibrée ou conservatrice des ressources.

Thomas Souyris Page 16/18



La comparaison des coefficients de variation (CV) n'a pas mis en évidence de différence dans les dispersions des valeurs de traits autour de la moyenne entre origines, ce qui suggère une certaine variabilité phénotypique au sein de chaque lot de semences. Toutefois, la puissance statistique limitée liée à la taille d'échantillon par origine a probablement limitée l'exploration de la variabilité intra-origine. Ainsi, des écarts modestes de CV ont pu passer inaperçus dans notre dispositif. Par ailleurs, la perte du témoin "à plat" ne nous a pas permis d'évaluer la capacité de réponse à la pente selon les différentes origines. Nous n'avons donc pas pu évaluer la capacité d'un individu a exprimé une nouvelle valeur de trait en réponse à une nouvelle condition environnementale, c'est-à-dire sa plasticité phénotypique, une propriété intéressante dans le contexte du changement climatique. Dans cette étude, les CV décrivent donc la variabilité en condition "pente" uniquement.

Implications pour la revégétalisation et la stabilisation des pentes

Sur les talus de montagne, l'installation rapide et efficace d'un couvert végétal est primordiale pour limiter l'érosion et améliorer la stabilité des pentes. Chez l'anthyllide des Alpes, nous avons montré que les individus de la marque végétal local produisaient une biomasse totale (aérienne et racinaire) importante, étaient caractérisés par des traits foliaires permettant une acquisition rapide et efficace de la ressource et développaient un système racinaire long et ramifié (longueur racinaire totale et nombre de branchements racinaires significativement plus élevés) sur une pente inclinée à 45°. Il a été montré que des racines plus longues et plus nombreuses augmentent la cohésion du sol et la résistance au cisaillement, limitant ainsi les glissements de matière (Mickovski and Van Beek, 2009; Stokes et al., 2009). Par ailleurs, la capacité des racines à réduire l'arrachement et les pertes en sol semble dépendre fortement de la densité, de la longueur spécifique et de la connectivité du réseau racinaire, avec des effets démontrés sur l'érosion et la cohésion du sol (Reubens et al., 2007). Les plantes de la marque végétal local semblent donc présenter des traits intéressants pour répondre aux enjeux de stabilisation et d'installation de la couverture végétale rapide et efficace en conditions de pente. Les origines sauvages, bien que plus petites et présentant un système racinaire moins long et ramifié, pourraient venir enrichir le panel de stratégies fonctionnelles et amener de la robustesse au couvert végétal, grâce à leur germination tardive et leurs traits davantage conservateurs de la ressource, utiles dans des conditions environnementales changeantes et pauvres en ressources. Chez le plantain lancéolé, les traits de biomasse et racinaires pour les origines végétal local et commerciale semblent aussi intéressants pour répondre aux enjeux de revégétalisation et de stabilisation des pentes. Cependant, des expériences in-situ sur plusieurs cycles de croissance seraient pertinentes à mettre en place pour caractériser les différences phénotypiques entre les origines sur le terrain (avec diverses conditions abiotiques) et lier traits racinaires et traits mécaniques (cohésion, résistance à l'arrachement). Par ailleurs, nous n'avons pas exploré les questions des interactions biotiques (plante-plante, plante-sol), ainsi une expérience impliquant des mélanges d'espèces et d'origines seraient importantes à développer pour étudier par exemple la compétition. Notre protocole ne renseigne ni la qualité fourragère (teneurs en éléments, digestibilité) ni la résilience post-herbivorie. Il serait intéressant d'évaluer explicitement la résilience post-broutement par des défoliations standardisées, en suivant la vitesse de repousse et les ajustements de traits (SLA, LDMC, RTD, SRL). Enfin, la question de la diversité fonctionnelle et de la plasticité phénotypique est à explorer plus finement pour répondre aux enjeux de biodiversité en montagne et de réponse au changement climatique.

Perspectives futures

Ainsi, nos résultats mettent en évidence la nécessité d'approfondir l'évaluation des potentialités offertes par les différentes origines, en particulier en élargissant le nombre de populations sauvages testées afin de mieux caractériser l'ampleur de la variabilité phénotypique disponible. Des expérimentations in situ, conduites sous un gradient de conditions abiotiques contrastées et incluant un gradient altitudinal, permettraient de documenter plus finement la plasticité phénotypique et les réponses adaptatives des différentes origines. Ces investigations gagneraient également à être étendues à l'échelle du mélange, en intégrant des assemblages multi-espèces et en considérant explicitement les

Thomas Souyris Page 17/18



interactions interspécifiques, afin de tester l'effet de la diversité fonctionnelle sur la stabilisation des pentes, la dynamique d'implantation et la résilience des couverts. Enfin, la mise en place d'un suivi pluriannuel apparaît essentielle pour caractériser la persistance, la variabilité interannuelle et la robustesse des stratégies fonctionnelles dans le temps. Une telle approche intégrative, articulant variabilité intra-spécifique, diversité interspécifique, contraintes environnementales et dynamique temporelle, offrirait un cadre robuste pour relier traits fonctionnels, performances écologiques et services écosystémiques associés à la revégétalisation des milieux de montagne dans un contexte de changements globaux.

Conclusion

Nos résultats mettent en évidence une multiplicité de valeurs de traits au sein de chaque espèce et origine, mobilisable tel un véritable "portefeuille fonctionnel". Nous avons montré que les lots de semences, en particulier chez l'anthyllide des Alpes, se distribuent selon plusieurs axes fonctionnels structurants. Le premier correspond au continuum fast-slow, opposant des origines à stratégie « acquisitive » (notamment issues de la marque végétal local et du lot commerciale), caractérisées par une forte biomasse, des traits foliaires favorisant l'acquisition rapide des ressources et un système racinaire développé, à des origines plus « conservatives » (sauvages), dotées de tissus plus robustes et d'une tolérance accrue aux contraintes, susceptibles d'assurer une meilleure persistance dans le temps. Un second axe, lié à l'exploration du sol, oppose des individus à racines fines et allongées, présentant une forte longueur spécifique (SRL), à des individus développant des racines plus épaisses et moins exploratoires, mais potentiellement plus résistantes mécaniquement. Chez l'anthyllide, ces deux gradients structurent clairement la variabilité phénotypique observée, tandis que chez le plantain lancéolé, la structuration selon le gradient fast-slow apparaît beaucoup moins marquée. Cette différenciation suggère que les contributions respectives des origines et des espèces aux processus de stabilisation et de résilience des couverts végétaux ne reposent pas uniquement sur un axe fonctionnel unique, mais résultent de la combinaison de stratégies multiples. Ces différences morphologiques peuvent être interprétées au regard des environnements dans lesquelles ces semences ont été produites ou récoltées, un milieu fertile en conditions de haute densité pour les origines commerciale et végétal local, et un milieu de montagne contraint, probablement limitant en ressources pour les sauvages. Leur validation en conditions réelles, sur plusieurs saisons et sites contrastés, est indispensable pour orchestrer au mieux le choix des semences afin de répondre aux enjeux des sites à revégétaliser et aux contraintes locales. Mobiliser une stratégie de diversification des provenances, articulant installation précoce, ancrage racinaire et tolérance aux contraintes serait peut-être une bonne solution pour sécuriser la restauration face à l'hétérogénéité des sites et aux incertitudes climatiques. Dans le contexte du changement climatique, il est recommandé d'adopter des choix de provenances ajustés aux conditions climatiques futures, combinés à des mélanges multi-provenances conçus de manière raisonnée, afin d'articuler adaptation locale et résilience à long terme.

Thomas Souyris Page 18/18

Références

- Bischoff, A., Steinger, T., and Müller-Schärer, H. (2010). The Importance of Plant Provenance and Genotypic Diversity of Seed Material Used for Ecological Restoration. *Restoration Ecology*, 18(3):338–348.
- Broadhurst, L. M., Lowe, A., Coates, D. J., Cunningham, S. A., McDonald, M., Vesk, P. A., and Yates, C. (2008). Seed supply for broadscale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evolutionary Applications*, 1(4):587–597.
- Buckley, Y. M. and Catford, J. (2016). Does the biogeographic origin of species matter? ecological effects of native and nonnative species and the use of origin to guide management.

 Journal of Ecology, 104(1):4–17.
- Burylo, M., Rey, F., Mathys, N., and Dutoit, T. (2012). Plant root traits affecting the resistance of soils to concentrated flow erosion. *Earth Surface Processes and Landforms*, 37(14):1463–1470.
- Burylo, M., Rey, F., Roumet, C., Buisson, E., and Dutoit, T. (2009). Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (southern alps, france). *Plant and Soil*, 324(1):31–42.
- Cohen-Shacham, E., Walters, G., Janzen, C., and Maginnis, S. (2016). Nature-based solutions to address global societal challenges. *IUCN*: Gland, Switzerland, 97(2016):2036.
- Cox, M. A. and Cox, T. F. (2008). Multidimensional scaling. In *Handbook of data visualization*, pages 315–347. Springer.
- Doebley, J. F., Gaut, B. S., and Smith, B. D. (2006). The molecular genetics of crop domestication. *Cell*, 127(7):1309–1321.
- Ernakovich, J. G., Hopping, K. A., Berdanier, A. B., Simpson, R. T., Kachergis, E. J., Steltzer, H., and Wallenstein, M. D. (2014). Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. Global Change Biology, 20(10):3256–3269.
- Freschet, G. T., Roumet, C., Comas, L. H., Weemstra, M., Bengough, A. G., Rewald, B., Bardgett, R. D., De Deyn, G. B., Johnson, D., Klimešová, J., et al. (2021). Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. New Phytologist, 232(3):1123–1158.
- Garnier, E., Navas, M.-L., and Grigulis, K. (2016). Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford University Press.

- Gobiet, A., Kotlarski, S., Beniston, M., Heinrich, G., Rajczak, J., and Stoffel, M. (2014). 21st century climate change in the european alps—a review. Science of the total environment, 493:1138–1151.
- Grêt-Regamey, A. and Weibel, B. (2020). Global assessment of mountain ecosystem services using earth observation data. *Ecosystem Services*, 46:101213.
- Huc, S., Arlandis, J., La Tour, A. D., Rouillon, A., and Spiegelberger, T. (2018). SEM'LESALPES-Des semences d'origine locale pour la restauration de milieux ouverts en montagne alpine. Conservatoire Botanique National Alpin.
- Huc, S., Van Es, J., Abdulhak, S., Spiegelberger, T., Dupré La Tour, A., and Planche, J. (2022). Quels mélanges de semences sauvages et locales pour revégétaliser les milieux ouverts dégradés des Alpes? *Naturae*, (17).
- Jones, T. A. (2013). When local isn't best. *Evolutionary applications*, 6(7):1109–1118.
- Kassambara, A. (2023). rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.2.
- Körner, C. (2004). Mountain biodiversity, its causes and function. *AMBIO*: A Journal of the Human Environment, 33(sp13):11–17.
- Kramer-Walter, K. R., Bellingham, P. J., Millar, T. R., Smissen, R. D., Richardson, S. J., and Laughlin, D. C. (2016).
 Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 104(5):1299–1310.
- Malaval, S., Dupin, B., and Dantin, G. (2015). Conservation et restauration de la flore dans un contexte anthropisé, quelles solutions? *Sciences Eaux & Territoires*, 16(1):70–75.
- Matiu, M., Crespi, A., Bertoldi, G., Carmagnola, C. M., Marty, C., Morin, S., Schöner, W., Cat Berro, D., Chiogna, G., De Gregorio, L., et al. (2021). Observed snow depth trends in the european alps: 1971 to 2019. *The Cryosphere*, 15(3):1343–1382.
- Merino, V. M., Aguilar, R., Piña, L. F., Garriga, M., Ostria-Gallardo, E., López, M. D., Noriega, F., Campos, J., Navarrete, S., and Rivero, M. J. (2024). Regrowth dynamics and morpho-physiological characteristics of plantago lanceolata under different defoliation frequencies and intensities. *Plos one*, 19(9):e0310009.
- Mickovski, S. and Van Beek, L. (2009). Root morphology and effects on soil reinforcement and slope stability of young vetiver (vetiveria zizanioides) plants grown in semi-arid climate. *Plant and soil*, 324(1):43–56.

- Montalvo, A. M., Williams, S. L., Rice, K. J., Buchmann, S. L., Cory, C., Handel, S. N., Nabhan, G. P., Primack, R., and Robichaux, R. H. (1997). Restoration biology: a population biology perspective. *Restoration ecology*, 5(4):277–290.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., and Wagner, H. (2022). *vegan:* Community Ecology Package. R package version 2.6-4.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J., Gurvich, D., et al. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. aust. bot. 61, 167–234.
- Pontes, L. d. S., Soussana, J.-F., Louault, F., Andueza, D., and Carrère, P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21(5):844–853.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., and Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (lma): a meta-analysis. *New phytologist*, 182(3):565–588.
- Postma, J. A., Hecht, V. L., Hikosaka, K., Nord, E. A., Pons, T. L., and Poorter, H. (2021). Dividing the pie: A quantitative review on plant density responses. *Plant, cell & environment*, 44(4):1072–1094.
- Qin, X., Niklas, K. J., Qi, L., Xiong, Y., and Li, F. (2012). The effects of domestication on the scaling of below-vs. aboveground biomass in four selected wheat (triticum; poaceae) genotypes. American Journal of Botany, 99(6):1112–1117.
- R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow'plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of ecology*, 102(2):275–301.
- Reubens, B., Poesen, J., Danjon, F., Geudens, G., and Muys, B. (2007). The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees*, 21(4):385–402.

- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K.-f., and Stokes, A. (2016). Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210(3):815–826.
- RStudio Team (2023). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA.
- Ryser, P. (1996). The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, pages 717–723.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., et al. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature methods*, 9(7):676–682.
- Stokes, A., Atger, C., Bengough, A. G., Fourcaud, T., and Sidle, R. C. (2009). Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil*, 324(1-2):1–30.
- Sultan, S. E. (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science*, 5(12):537–542.
- Valladares, F., Gianoli, E., and Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. New phytologist, 176(4).
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! Oikos, 116(5):882–892.
- Weigelt, A., Mommer, L., Andraczek, K., Iversen, C. M., Bergmann, J., Bruelheide, H., Fan, Y., Freschet, G. T., Guerrero-Ramírez, N. R., Kattge, J., et al. (2021). An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. New Phytologist, 232(1):42–59.
- Wortley, L., Hero, J.-M., and Howes, M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration ecology*, 21(5):537–543.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H., Diemer, M., et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. nature, 428(6985):821–827.

Annexes

Annexe 1 – Résultats de l'analyse de variance de Welch (Anova de Welch) appliquée aux traits fonctionnels mesurés chez *Anthyllis vulneraria*. Sont indiqués l'effectif total, la statistique de Welch, les degrés de liberté, ainsi que la valeur de p, pour comparer les origines de semences (végétal local, Commercial, Sauvage 1 et Sauvage 2).

Trait	Effectif	F statistique	ddl num.	ddl dénom.	p-value
SLA (m ² /kg)	40	6.55	3	19.40790	0.003000
LDMC	40	0.49	3	19.60566	0.694000
Hauteur (m)	40	6.16	3	19.71852	0.004000
Biomasse aérienne (g)	40	5.11	3	19.09521	0.009000
Biomasse racinaire (g)	40	8.76	3	18.73745	0.000768
Longueur racinaire totale (cm)	40	7.47	3	18.86253	0.002000
Diamètre moyen racine (mm)	40	3.71	3	19.65957	0.029000
Volume racinaire total (cm ³)	40	8.88	3	19.35977	0.000657
Densité de tissu racinaire (RTD)	40	6.71	3	19.45484	0.003000
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	40	0.26	3	19.81740	0.851000
Rapport racine/tige	40	0.95	3	19.86136	0.437000
Nombre de branchements racinaires	40	8.89	3	17.46723	0.000848
RBI (extrêmités/cm)	40	2.51	3	19.89874	0.088000
Cumul de degrés-jours (GDD)	40	4.04	3	19.75763	0.022000

Annexe 2 – Résultats de l'analyse de variance de Welch (Anova de Welch) appliquée aux traits fonctionnels mesurés chez *Plantago lanceolata*. Sont indiqués l'effectif total, la statistique de Welch, les degrés de liberté, ainsi que la valeur de p, pour comparer les origines de semences (Végétal local, Commercial, Sauvage 1 et Sauvage 2).

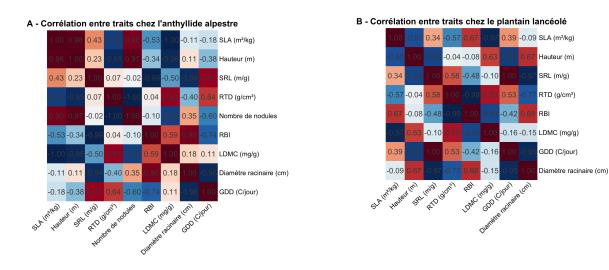
Trait	Effectif	F statistique	ddl num.	ddl dénom.	p-value
SLA (m ² /kg)	37	1.79	3	16.63800	0.189000
LDMC	37	1.72	3	17.15225	0.200000
Hauteur (m)	37	11.00	3	17.53959	0.000269
Biomasse aérienne (g)	37	7.72	3	17.87949	0.002000
Biomasse racinaire (g)	37	7.96	3	17.21165	0.002000
Longueur racinaire totale (cm)	37	7.35	3	17.89575	0.002000
Diamètre moyen racine (mm)	37	2.35	3	18.24418	0.106000
Volume racinaire total (cm ³)	37	7.81	3	17.01022	0.002000
Densité de tissu racinaire (RTD)	37	1.25	3	17.43088	0.323000
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	37	2.56	3	18.12110	0.087000
Rapport racine/tige	37	7.00	3	18.19792	0.003000
Nombre de branchements racinaires	37	6.62	3	17.42888	0.003000
RBI (extrêmités/cm)	37	1.08	3	18.18982	0.384000
Cumul de degrés-jours (GDD)	37	11.39	3	16.23431	0.000288

Annexe 3 – Résultats du test post-hoc de Games–Howell pour les traits fonctionnels de Anthyllis vulneraria. Le tableau présente les comparaisons par paire entre les origines de semences (Végétal local, Commercial, Sauvage 1 et Sauvage 2), avec les effectifs, les différences de moyennes, les intervalles de confiance à 95 %, la statistique de test, les degrés de liberté, la valeur de p ajustée et son niveau de signification.

Trait	Groupe 1	Groupe 2	Effectif 1	Effectif 2		IC inf.	IC sup.	Erreur std.	t	ddl	p-valeur	Signif.
SLA (m²/kg)	Commerciale	Végétal Local	10	10	1.1479408	-0.8517087	3.1475902	0.4851105	1.6732615	13.697170	0.374	ns
SLA (m ² /kg) SLA (m ² /kg)	Commerciale Commerciale	Sauvage 1	10	10	-1.6381624 -0.3831965	-2.9629055 -2.2891650	-0.3134193	0.3313283 0.4643666	3.4960968 0.5835063	17.940056 14.164855	0.013 0.935	
SLA (m²/kg) SLA (m²/kg)	Végétal Local	Sauvage 2 Sauvage 1	10	10	-0.3831905	-2.2891650 -4.8037091	1.5227721 -0.7684972	0.4916074	4.0074098	14.174465	0.935	ns **
SLA (m²/kg)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-1.5311372	-3.8881797	0.8259053	0.5895216	1.8365357	17.942372	0.289	ns
SLA (m²/kg)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	1.2549659	-0.6706098	3.1805416	0.4711497	1.8834671	14.665018	0.277	ns
LDMC	Commerciale	Végétal Local	10	10	-7.3088958	-28.9002313	14.2824396	5.3930250	0.9583063	17.700931	0.774	ns
LDMC	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-8.3538189	-28.3477259	11.6400881	4.9447011	1.1946206	16.093577	0.639	ns
LDMC	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-8.0108486	-34.4783673	18.4566701	6.5841863	0.8603228	17.005030	0.825	ns
LDMC	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-1.0449231	-19.3060372	17.2161910	4.5463764	0.1625189	17.138330	0.998	ns
LDMC	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-0.7019528	-26.1665272	24.7626217	6.2905467	0.0789050	15.929391	1.000	ns
LDMC	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	0.3429703	-23.9697464	24.6556870	5.9106961	0.0410301	13.924254	1.000	ns
Hauteur (m)	Commerciale	Végétal Local	10	10	0.0100000	-0.0053395	0.0253395	0.0037851	1.8681529	15.768943	0.280	ns
Hauteur (m) Hauteur (m)	Commerciale Commerciale	Sauvage 1 Sauvage 2	10	10	-0.0107000 -0.0116000	-0.0227329 -0.0266240	0.0013329 0.0034240	0.0030104 0.0037136	2.5132640 2.2087337	17.996576 16.016430	0.092 0.163	ns ns
Hauteur (m)	Végétal Local	Sauvage 2 Sauvage 1	10	10	-0.0110000	-0.0360929	-0.0053071	0.0037130	3.8503161	15.891633	0.103	**
Hauteur (m)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-0.0216000	-0.0391061	-0.0033071	0.0033013	3.4875019	17.985977	0.007	*
Hauteur (m)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	-0.0009000	-0.0159796	0.0141796	0.0037304	0.1705959	16.137037	0.998	ns
Biomasse aérienne (g)	Commerciale	Végétal Local	10	10	0.2251000	-0.3481386	0.7983386	0.1433427	1.1104141	17.903493	0.688	ns
Biomasse aérienne (g)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-0.3384000	-0.8193132	0.1425132	0.1152803	2.0756796	12.542614	0.213	ns
Biomasse aérienne (g)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-0.2995000	-0.8057671	0.2067671	0.1244551	1.7016454	15.257672	0.356	ns
Biomasse aérienne (g)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-0.5635000	-1.0138083	-0.1131917	0.1085402	3.6710316	13.048134	0.013	*
Biomasse aérienne (g)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-0.5246000	-1.0032833	-0.0459167	0.1182392	3.1372684	15.916612	0.029	*
Biomasse aérienne (g)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	0.0389000	-0.2922704	0.3700704	0.0819935	0.3354711	16.259588	0.987	ns
Biomasse racinaire (g)	Commerciale	Végétal Local	10	10	0.0389000	-0.0622842	0.1400842	0.0251726	1.0927153	17.014809	0.699	ns
Biomasse racinaire (g)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-0.0806000	-0.1700968	0.0088968 0.0357659	0.0211706	2.6920729	11.475781	0.082	ns
Biomasse racinaire (g)	Commerciale Vágátal Logal	Sauvage 2	10	10	-0.0594000 -0.1195000	-0.1545659 -0.1909419	-0.0357659 -0.0480581	0.0233619 0.0171965	1.7978899 4.9137582	15.076092 12.918648	0.312 0.001	ns ***
Biomasse racinaire (g) Biomasse racinaire (g)	Végétal Local Végétal Local	Sauvage 1 Sauvage 2	10	10	-0.1195000	-0.1909419	-0.0480581 -0.0186455	0.0171965	4.9137582 3.5048950	12.918648	0.001	*
Biomasse racinaire (g)	Sauvage 1	Sauvage 2 Sauvage 2	10	10	0.0212000	-0.1779545	0.0800800	0.0198319	1.0398183	14.748674	0.013	ns
Longueur racinaire (g)	Commerciale	Végétal Local	10	10	405.7960500	-211.8511991	1023.4432991	153.8742989	1.8647763	17.249663	0.729	ns
Longueur racinaire totale (cm)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-401.7472100	-846.7121068	43.2176868	106.9611228	2.6559012	12.793540	0.082	ns
Longueur racinaire totale (cm)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-280.8004400	-758.4703768	196.8694968	118.1462102	1.6805947	16.110344	0.365	ns
Longueur racinaire totale (cm)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-807.5432600	-1348.0082996	-267.0782204	127.9800663	4.4617832	11.552137	0.004	**
Longueur racinaire totale (cm)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-686.5964900	-1250.4696102	-122.7233698	137.4654231	3.5317756	14.234716	0.015	*
Longueur racinaire totale (cm)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	120.9467700	-209.8335551	451.7270951	81.6095857	1.0479441	15.749132	0.725	ns
Diamètre moyen racine (mm)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0341838	-0.1937047	0.1253371	0.0393236	0.6146842	15.631687	0.926	ns
Diamètre moyen racine (mm)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-0.0941459	-0.2386053	0.0503136	0.0358918	1.8547719	16.803356	0.284	ns
Diamètre moyen racine (mm)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-0.1361969	-0.2529983	-0.0193954	0.0291889	3.2993931	17.790503	0.019	*
Diamètre moyen racine (mm)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-0.0599621	-0.2340491	0.1141250	0.0434755	0.9752510	17.670451	0.765	ns
Diamètre moyen racine (mm)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-0.1020130	-0.2578594	0.0538333	0.0381299	1.8917973	14.656959	0.273	ns
Diamètre moyen racine (mm) Volume racinaire total (cm ³)	Sauvage 1 Commerciale	Sauvage 2 Végétal Local	10	10	-0.0420510 0.6575900	-0.1820754 -0.5878422	0.0979734 1.9030222	0.0345799 0.3105379	0.8598792 1.4973580	15.885791 17.394721	0.825 0.460	ns ns
Volume racinaire total (cm ³)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-1.0321800	-1.9710250	-0.0933350	0.2294214	3.1813139	14.510554	0.400	*
Volume racinaire total (cm³)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-0.9409300	-1.8857849	0.0039249	0.2314565	2.8745709	14.807914	0.051	ns
Volume racinaire total (cm ³)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-1.6897700	-2.7928630	-0.5866770	0.2657495	4.4961430	12.999806	0.003	**
Volume racinaire total (cm ³)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-1.5985200	-2.7060732	-0.4909668	0.2675084	4.2253796	13.247495	0.005	**
Volume racinaire total (cm ³)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	0.0912500	-0.5747874	0.7572874	0.1666167	0.3872570	17.979478	0.980	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0019038	-0.0151606	0.0113531	0.0032785	0.4106007	16.092563	0.976	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	0.0130093	-0.0037535	0.0297722	0.0040611	2.2651485	13.555032	0.155	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	0.0192685	0.0052715	0.0332654	0.0034458	3.9540658	15.448613	0.006	**
Densité de tissu racinaire (RTD)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	0.0149131	-0.0031904	0.0330166	0.0044937	2.3466669	16.652696	0.127	ns **
Densité de tissu racinaire (RTD)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	0.0211722	0.0053906	0.0369539	0.0039464	3.7935964	17.906621	0.007	
Densité de tissu racinaire (RTD)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	0.0062591 539.9733843	-0.0122801 -1399.0355504	0.0247984 2478.9823190	0.0046171 482.6225084	0.9585799 0.7911335	17.192815 17.095978	0.774 0.857	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g) Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Commerciale Commerciale	Végétal Local Sauvage 1	10	10	548.5631198	-1371.1390379	2468.2652775	477.1737116	0.7911333	16.874953	0.848	ns ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g) Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	562.2226407	-1678.6974067	2803.1426880	560.2379283	0.7096118	17.864058	0.892	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	8.5897355	-1659.4638697	1676.6433407	417.2920438	0.0145554	17.983779	1.000	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	22.2492564	-2036.3557415	2080.8542543	510.2003872	0.0308361	16.413012	1.000	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	13.6595209	-2027.6421078	2054.9611496	505.0492060	0.0191244	16.156121	1.000	ns
Rapport racine/tige	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0532435	-0.3301497	0.2236626	0.0692543	0.5436325	17.934573	0.947	ns
Rapport racine/tige	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-0.1484420	-0.4358471	0.1389630	0.0719037	1.4597902	17.995215	0.481	ns
Rapport racine/tige	Commerciale	Sauvage 2	10	10	0.0316905	-0.3147312	0.3781122	0.0858608	0.2609875	16.420735	0.994	ns
Rapport racine/tige	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-0.0951985	-0.3745884	0.1841915	0.0698603	0.9635729	17.894916	0.771	ns
Rapport racine/tige	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	0.0849341	-0.2558157	0.4256839	0.0841569	0.7136366	15.897082	0.890	ns
Rapport racine/tige Nombre de branchements racinaires	Sauvage 1 Commerciale	Sauvage 2 Végétal Local	10	10	0.1801326 1133.4000000	-0.1679589 -223.6502088	0.5282240 2490.4502088	0.0863503 334.6041392	1.4750718 2.3951731	16.556193 15.663479	0.474 0.119	ns ns
Nombre de branchements racinaires Nombre de branchements racinaires	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-746.4000000	-1573.2749677	80.4749677	192.3988479	2.7431791	10.384307	0.080	ns
Nombre de branchements racinaires	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-734.4000000	-1605.3030575	136.5030575	211.9937761	2.4495965	14.063516	0.000	ns
Nombre de branchements racinaires	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-1879.8000000	-3114.4362330	-645.1637670	283.3003373	4.6919087	9.615871	0.004	**
Nombre de branchements racinaires	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-1867.8000000	-3124.2920302	-611.3079698	296.9564371	4.4475683	11.409812	0.004	**
Nombre de branchements racinaires	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	12.0000000	-464.3812381	488.3812381	115.0674247	0.0737418	13.253167	1.000	ns
RBI (extrêmités/cm)	Commerciale	Végétal Local	10	10	0.2045815	-0.3123296	0.7214926	0.1293250	1.1185846	17.999296	0.683	ns
RBI (extrêmités/cm)	Commerciale	Sauvage 1	10	10	-0.0128625	-0.4802229	0.4544979	0.1162429	0.0782428	16.976884	1.000	ns
RBI (extrêmités/cm)	Commerciale	Sauvage 2	10	10	-0.2733674	-0.7602395	0.2135048	0.1215825	1.5898663	17.661248	0.409	ns
RBI (extrêmités/cm)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	-0.2174440	-0.6828620	0.2479740	0.1157921	1.3278643	17.022729	0.559	ns
RBI (extrêmités/cm)	Végétal Local	Sauvage 2	10	10	-0.4779489	-0.9630166	0.0071189	0.1211516	2.7895711	17.690112	0.054	ns
RBI (extrêmités/cm)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	-0.2605049	-0.6889951	0.1679853	0.1070754	1.7203271	17.781849	0.343	ns
Cumul de degrés-jours (GDD)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.1900000	-31.4349310	31.0549310	7.6881276	0.0174750	15.382460	1.000	ns *
Cumul de degrés-jours (GDD) Cumul de degrés-jours (GDD)	Commerciale Commerciale	Sauvage 1	10	10	28.6600000 2.5200000	3.2588792	54.0611208	6.3434568	3.1947377	17.668187	0.024	ne
Cumul de degrés-jours (GDD) Cumul de degrés-jours (GDD)	Végétal Local	Sauvage 2 Sauvage 1	10	10	2.5200000	-20.2899115 -3.5492936	25.3299115 61.2492936	5.7042796 8.0387661	0.3123811 2.5377067	17.919112 16.586060	0.989	ns ns
Cumul de degrés-jours (GDD) Cumul de degrés-jours (GDD)	Végétal Local	Sauvage 1	10	10	2.7100000	-28.0956733	33.5156733	7.5446088	0.2539906	14.779965	0.090	ns
Cumul de degrés-jours (GDD)	Sauvage 1	Sauvage 2	10	10	-26.1400000	-50.8949681	-1.3850319	6.1687325	2.9963645	17.291872	0.036	*
ac acgree jours (ODD)	_ ~uu-ugt 1	-uuruge 2			20.1400000	1 00.0040001	1.0000013	0.1001020	2.0000010	11.201012	0.000	

Annexe 4 – Résultats du test post-hoc de Games–Howell pour les traits fonctionnels de *Plantago lanceolata*. Le tableau présente les comparaisons par paire entre les origines de semences (Végétal local, Commercial, Sauvage 1 et Sauvage 2), avec les effectifs, les différences de moyennes, les intervalles de confiance à 95 %, la statistique de test, les degrés de liberté, la valeur de p ajustée et son niveau de signification.

Trait SLA (m²/kg)	Groupe 1 Commerciale	Groupe 2 Sauvage 1	Effectif 1	Effectif 2	0.1711595	IC inf. -0.1206997	IC sup. 0.4630188	Erreur std. 0.0673657	1.7965834	9.925596	p-valeur 0.330	Signif. ns
SLA (m²/kg)	Commerciale	Sauvage 1 Sauvage 2	10	9	-0.0338959	-0.1200997	0.1986539	0.0560202	0.4278465	12.992871	0.973	ns
SLA (m²/kg)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0474725	-0.1947678	0.0998228	0.0367449	0.9135449	17.480020	0.798	ns
SLA (m ² /kg)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	-0.2050555	-0.5265603	0.1164494	0.0780598	1.8574997	13.783625	0.290	ns
SLA (m ² /kg)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	-0.2186320	-0.5077570	0.0704929	0.0656145	2.3561287	9.086062	0.155	ns
SLA (m²/kg)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	-0.0135766	-0.2408363	0.2136832	0.0539017	0.1781038	11.674216	0.998	ns
LDMC	Commerciale Commerciale	Sauvage 1 Sauvage 2	10	9	-25.2702627 -12.9329388	-64.0320695 -40.2162456	13.4915442 14.3503681	8.9598056 6.6667878	1.9943261 1.3717204	10.005027 14.504979	0.253 0.535	ns ns
LDMC	Commerciale	Végétal Local	10	10	-13.9606032	-39.2554963	11.3342900	6.2823438	1.5717204	16.744111	0.333	ns
LDMC	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	12.3373239	-28.5420610	53.2167088	9.8012955	0.8900666	12.561060	0.810	ns
LDMC	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	11.3096595	-28.7633001	51.3826192	9.5439602	0.8379265	11.997765	0.836	ns
LDMC	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	-1.0276644	-30.9786309	28.9233021	7.4333787	0.0977575	16.629922	1.000	ns
Hauteur (m)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-0.0319250	-0.0515093	-0.0123407	0.0047098	4.7930705	12.834688	0.002	**
Hauteur (m) Hauteur (m)	Commerciale Commerciale	Sauvage 2 Végétal Local	10	9	-0.0189111 -0.0044000	-0.0464798 -0.0273817	0.0086575 0.0185817	0.0068010 0.0057455	1.9661997 0.5415114	15.735310 17.864654	0.242 0.948	ns
Hauteur (m)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	0.0130139	-0.0273817	0.0155617	0.0057054	1.6128923	10.311280	0.413	ns ns
Hauteur (m)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	0.0275250	0.0093619	0.0456881	0.0043942	4.4292908	13.412009	0.003	**
Hauteur (m)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	0.0145111	-0.0123340	0.0413562	0.0065864	1.5578936	15.004081	0.430	ns
Biomasse aérienne (g)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-1.1538977	-2.1016232	-0.2061722	0.2335643	3.4933799	15.596094	0.015	*
Biomasse aérienne (g)	Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.4808359	-1.3213593	0.3596874	0.2085883	1.6300167	16.617142	0.390	ns
Biomasse aérienne (g)	Commerciale	Végétal Local	10	10	0.2492496	-0.5788004	1.0772996	0.2059986	0.8555694	17.012143	0.827	ns
Biomasse aérienne (g)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	0.6730618	-0.2053774	1.5515009	0.2130732	2.2336297	13.680238	0.163	ns **
Biomasse aérienne (g) Biomasse aérienne (g)	Sauvage 1 Sauvage 2	Végétal Local Végétal Local	9	10	1.4031473 0.7300855	0.5359630 -0.0039407	2.2703316 1.4641118	0.2105386 0.1824371	4.7125550 2.8297339	13.778784 16.859650	0.002	ns
Biomasse racinaire (g)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-1.1702048	-2.1148228	-0.2255867	0.1824371	3.5762644	14.795607	0.032	*
Biomasse racinaire (g)	Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.7916045	-1.6086503	0.0254412	0.2032237	2.7543492	16.981981	0.059	ns
Biomasse racinaire (g)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0040106	-0.7223352	0.7143139	0.1761501	0.0160995	14.939758	1.000	ns
Biomasse racinaire (g)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	0.3786002	-0.5412501	1.2984505	0.2230745	1.2000961	13.659816	0.637	ns
Biomasse racinaire (g)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	1.1661942	0.3169623	2.0154260	0.1987239	4.1495945	10.734363	0.008	**
Biomasse racinaire (g)	Sauvage 2 Commerciale	Végétal Local	9	10	0.7875939 -1544.0490500	0.1106541 -2995.5665475	1.4645338 -92.5315525	0.1650953 356.2453427	3.3732810	14.280296 15.046517	0.021	*
Longueur racinaire totale (cm) Longueur racinaire totale (cm)	Commerciale	Sauvage 1 Sauvage 2	10	9	-1294.7606833	-2673.7165496	-92.5315525 84.1951829	334.0142668	2.7410029	13.535731	0.035	ns
Longueur racinaire totale (cm)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-130.1320200	-1520.6750419	1260.4110019	338.8024680	0.2715955	14.169261	0.993	ns
Longueur racinaire totale (cm)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	249.2883667	-793.4561810	1292.0329143	252.9916306	0.6967562	13.707255	0.897	ns
Longueur racinaire totale (cm)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	1413.9170300	353.8132893	2474.0207707	259.2804409	3.8560191	14.615707	0.008	**
Longueur racinaire totale (cm)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	1164.6286633	248.9784197	2080.2789070	227.7743035	3.6154949	16.999817	0.010	**
Diamètre moyen racine (mm)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-0.0205889	-0.0642129	0.0230352	0.0105037	1.3860442	12.946386	0.529	ns
Diamètre moyen racine (mm)	Commerciale Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.0246796	-0.0701001	0.0207408	0.0111388	1.5667029 0.2952121	14.946563	0.426	ns
Diamètre moyen racine (mm) Diamètre moyen racine (mm)	Sauvage 1	Végétal Local Sauvage 2	10	10	0.0048422 -0.0040908	-0.0419752 -0.0350068	0.0516595 0.0268253	0.0115982 0.0075578	0.2952121	16.347984 14.557436	0.991	ns ns
Diamètre moyen racine (mm)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	0.0254310	-0.0080302	0.0588922	0.0073378	2.1876961	15.163500	0.330	ns
Diamètre moyen racine (mm)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	0.0295218	-0.0067456	0.0657892	0.0090172	2.3150162	16.917677	0.134	ns
Volume racinaire total (cm ³)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-1.1319548	-2.1640832	-0.0998264	0.2537594	3.1542201	15.274471	0.029	*
Volume racinaire total (cm ³)	Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.8015982	-1.7066014	0.1034050	0.2249011	2.5202879	16.837329	0.093	ns
Volume racinaire total (cm ³)	Commerciale	Végétal Local	10	10	0.0712729	-0.7290292	0.8715749	0.1944102	0.2592329	13.839306	0.994	ns
Volume racinaire total (cm ³)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	0.3303566	-0.6493181 0.3044430	1.3100312 2.1020123	0.2376035	0.9831393	13.669080	0.761 0.010	ns **
Volume racinaire total (cm ³) Volume racinaire total (cm ³)	Sauvage 1 Sauvage 2	Végétal Local Végétal Local	9	10	1.2032277 0.8728711	0.3044430	1.5848961	0.2089743 0.1727917	4.0713634 3.5720069	10.339794 13.731504	0.010	*
Densité de tissu racinaire (RTD)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-0.0041228	-0.0213891	0.0131435	0.0042674	0.6831461	15.999183	0.902	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Commerciale	Sauvage 2	10	9	0.0007574	-0.0171305	0.0186453	0.0044496	0.1203638	16.994740	0.999	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0078113	-0.0230024	0.0073799	0.0037093	1.4890590	14.418925	0.469	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	0.0048802	-0.0121201	0.0218805	0.0041706	0.8274220	14.990844	0.841	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	-0.0036885	-0.0177387	0.0103617	0.0033695	0.7740428	12.582446	0.865	ns
Densité de tissu racinaire (RTD)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	-0.0085687	-0.0234537	0.0063164	0.0035975	1.6842091	13.311146	0.369	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g) Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Commerciale Commerciale	Sauvage 1 Sauvage 2	10	9	2762.9774821 1860.4833149	-461.6654285 -1285.4162557	5987.6203927 5006.3828855	795.7540918 782.5426608	2.4551807 1.6811357	15.780186 16.995299	0.107 0.363	ns ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g) Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Commerciale	Végétal Local	10	10	309.2261187	-2813.0447624	3431.4969998	780.9943603	0.2799711	17.961401	0.992	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	-902.4941672	-4082.9013813	2277.9130470	779.3392732	0.8188472	14.847868	0.845	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	-2453.7513634	-5610.1746147	702.6718880	777.7845959	2.2307773	15.577134	0.158	ns
Longueur spécifique racinaire (SRL) (m/g)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	-1551.2571962	-4624.8459780	1522.3315856	764.2625981	1.4352455	16.932629	0.496	ns
Rapport racine/tige	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-0.0427131	-0.3394300	0.2540038	0.0724200	0.4170493	14.368614	0.975	ns
Rapport racine/tige	Commerciale Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.3610462 -0.4189766	-0.6966992 -0.7781477	-0.0253933 -0.0598055	0.0834827 0.0898373	3.0580989 3.2977536	16.973622 17.952040	0.033	*
Rapport racine/tige Rapport racine/tige	Sauvage 1	Végétal Local Sauvage 2	8	9	-0.4189766	-0.7781477	-0.0398894	0.0898373	3.3332217	13.667685	0.019	*
Rapport racine/tige	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	-0.3762636	-0.6855363	-0.0669908	0.0752450	3.5358970	14.007942	0.025	*
Rapport racine/tige	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	-0.0579304	-0.4037197	0.2878589	0.0859448	0.4766196	16.862077	0.963	ns
Nombre de branchements racinaires	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-0.9798670	-1.8768981	-0.0828359	0.2180181	3.1780412	13.894141	0.030	*
Nombre de branchements racinaires	Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.7525305	-1.4448939	-0.0601672	0.1719329	3.0949250	16.720698	0.031	*
Nombre de branchements racinaires	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0698501	-0.7241429	0.5844426	0.1618546	0.3051597	16.131107	0.990	ns
Nombre de branchements racinaires Nombre de branchements racinaires	Sauvage 1 Sauvage 1	Sauvage 2 Végétal Local	8	9	0.2273365 0.9100169	-0.6324957 0.0725474	1.0871688 1.7474864	0.2048880 0.1965072	0.7845809 3.2745829	12.039675 10.911837	0.860 0.032	ns *
Nombre de branchements racinaires Nombre de branchements racinaires	Sauvage 1 Sauvage 2	Végétal Local	9	10	0.6826804	0.0725474	1.2632334	0.1965072	3.3597310	16.200424	0.032	*
RBI (extrêmités/cm)	Commerciale	Sauvage 1	10	8	-0.0472750	-0.2313128	0.1367628	0.0454796	0.7350206	15.981941	0.882	ns
RBI (extrêmités/cm)	Commerciale	Sauvage 2	10	9	-0.1272958	-0.3333997	0.0788081	0.0510715	1.7624640	16.386608	0.325	ns
RBI (extrêmités/cm)	Commerciale	Végétal Local	10	10	-0.0983469	-0.3522859	0.1555921	0.0624415	1.1137109	15.291332	0.687	ns
RBI (extrêmités/cm)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	-0.0800208	-0.2810628	0.1210212	0.0491806	1.1505192	14.639609	0.666	ns
RBI (extrêmités/cm)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	-0.0510719	-0.3012842	0.1991404	0.0609046	0.5929482	14.060487	0.933	ns
RBI (extrêmités/cm)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	0.0289489 65.5050000	-0.2347383	0.2926362	0.0651865	0.3140221	16.034893	0.989	ns **
Cumul de degrés-jours (GDD) Cumul de degrés-jours (GDD)	Commerciale Commerciale	Sauvage 1 Sauvage 2	10	9	65.5050000 90.5077778	19.1373189 27.5054697	111.8726811 153.5100859	10.5502820 14.3549915	4.3903120 4.4582864	9.205908 9.270386	0.007	**
Cumul de degrés-jours (GDD) Cumul de degrés-jours (GDD)	Commerciale	Végétal Local	10	10	3.4300000	-23.4152428	30.2752428	6.6519801	0.3646097	16.383426	0.983	ns
Cumul de degrés-jours (GDD)	Sauvage 1	Sauvage 2	8	9	25.0027778	-44.6226032	94.6281588	16.9418072	1.0435506	14.022280	0.728	ns
Cumul de degrés-jours (GDD)	Sauvage 1	Végétal Local	8	10	-62.0750000	-109.6394957	-14.5105043	11.1896331	3.9227071	11.085702	0.011	*
Cumul de degrés-jours (GDD)	Sauvage 2	Végétal Local	9	10	-87.0777778	-150.7929995	-23.3625560	14.8312245	4.1515984	10.407889	0.008	**



Annexe 5 – Matrices de corrélation des angles de vecteurs (traits fonctionnels) issus de l'ordination NMDS. A : Anthyllide alpestre; B : Plantain lancéolé. Les coefficients de corrélation (r) varient de -1 (bleu, corrélation négative) à +1 (rouge, corrélation positive)