



Stratégies écologiques des plantes des Alpes Françaises : généralistes et spécialistes d'habitats

Isabelle Boulangeat

Maître de stage : Wilfried Thuiller



Remerciements

Je voudrais tout particulièrement remercier mon maître de stage Wilfried Thuiller qui m'a guidé tout au long du stage ainsi que Sébastien Lavergne qui m'a beaucoup aidé à analyser la partie sur la phylogénie.

Je remercie l'équipe du CBNA de Gap qui m'a accueilli deux semaines et avec qui j'ai pu avoir un autre regard sur mon travail, notamment Jérémie Van Es, Luc Garraud et Jean-Michel Genis avec qui j'ai travaillé.

Par ailleurs, je remercie Sébastien Ollier sans qui j'aurais été perdue dans les analyses phylogénétiques contradictoires.

Plus généralement, je remercie tous les membres de l'équipe TDE et du LECA de Grenoble qui m'ont accueilli au laboratoire pendant ces six mois.

Sommaire

Introduction.....	7
Matériels et méthodes :	9
Données.....	9
Concepts et méthodes.....	11
Structure spatiale des communautés	11
Indices de spécialisation.....	12
Résultats :.....	15
Modèle nul	15
Comparaison des méthodes.....	16
Changement d'échelle.....	17
Répartition dans les habitats	18
Caractéristiques des espèces	19
Structure phylogénétique	19
Discussion	21
Conclusion/Perspectives	22
BIBLIOGRAPHIE.....	23

Introduction

La connaissance des comportements écologiques des organismes végétaux est utilisée de nos jours en aménagement et génie écologique. Un exemple simple est la végétalisation des talus d'autoroutes, des sols de mines abandonnées, ou des sites pollués. Dans ces cas, la connaissance des préférences écologiques des plantes permet de choisir les espèces les plus appropriées aux conditions, de façon à réduire les échecs de mise en place de végétation.

Les Alpes Françaises sont un territoire particulièrement intéressant au niveau de la diversité des plantes et des milieux. Elles subissent en effet diverses influences (méditerranéennes au sud, continentales/océaniques au nord) qui impliquent de forts gradients climatiques. De plus, le gradient d'altitude est vaste et comprend l'étage montagnard avec des forêts de compositions très différentes suivant les zones géographiques puis les étages subalpin et alpin, où la flore est particulièrement variée. Toutes les conditions sont réunies pour créer une importante hétérogénéité spatiale et permettre à de nombreuses espèces végétales de cohabiter (Gersani *et al.*, 1998).

Plusieurs modèles théoriques tentent d'expliquer comment des espèces peuvent se trouver au même endroit sans qu'une seule ne prenne le dessus. Parmi eux, la théorie basée sur la différenciation de niche est la plus utilisée depuis longtemps et permet dans de nombreux cas de bien comprendre la coexistence des espèces et son maintien (Chesson, 2000; Silvertown, 2004). Elle suppose que chaque espèce utilise les ressources environnementales d'une façon qui lui est propre : c'est ce que l'on appelle sa 'niche'. Cette niche traduit la position occupée par une espèce dans un écosystème et les conditions nécessaires au maintien de cet organisme. Pour limiter la compétition interspécifique, deux espèces suffisamment différentes occupent des niches distinctes : c'est ce que l'on appelle la différenciation de niche. Cette séparation se fait suivant un ou plusieurs axes correspondants aux ressources. Il est évident que la différence de niche est plus faible si les espèces ont une adaptation à l'environnement similaire, qui peut être par exemple la conséquence de traits adaptatifs en commun ou d'une proximité phylogénétique. Ce principe de niche, qu'il soit basé sur une utilisation de ressources de nature différente ou bien une utilisation distincte dans le temps ou l'espace, permet d'expliquer la coexistence de nombreuses espèces (Evans *et al.*, 2005; Silvertown, 2004). Les critiques de cette théorie sont cependant nombreuses car les axes de niche correspondants aux ressources sur lesquels les espèces sont différenciées ne sont pas toujours évidents à distinguer, et que le modèle atteint ses limites pour les écosystèmes particulièrement riches en espèces. En effet, même si dans une vision contemporaine de la théorie on considère une multitude de possibilités pour les axes de niche (Chase, 2005), le nombre d'espèces peut être nettement supérieur au nombre de ressources limitantes. Dans cette situation, d'autres modèles plus performants basés sur la théorie neutre sont utilisés préférentiellement.

La spécialisation est un des mécanismes mis en jeu pour aboutir à une différenciation de niche. Les espèces qui n'ont pas un fort potentiel compétitif se sont adaptées à des milieux particuliers qui leur servent de refuges face aux compétitrices (Bonesi & Macdonald, 2004). Dans ce cas, l'adaptation a pu prendre beaucoup de temps. Une autre façon de voir les choses est d'imaginer l'environnement comme un filtre qui, dans le cas de milieux extrêmes, ne permet qu'à un petit nombre d'espèces de se maintenir. Dans ce cas, l'adaptation a pu être plus rapide. Globalement, on peut considérer la spécialisation comme une des mesures de la niche écologique qui est le résultat de l'héritage génétique et de l'adaptation à l'habitat (Prinzing *et al.*, 2001). Les spécialistes, selon l'habitat auquel elles se sont adaptées, ont probablement en commun des caractères ou traits liés aux conditions extrêmes du milieu dans lequel elles vivent. Ces caractères peuvent être hérités, c'est-à-dire qu'ils ont été transmis et qu'ils sont partagés par des espèces proches phylogénétiquement. Il en est de même pour les généralistes. Il peut donc y avoir un conservatisme de niche (transmission du caractère), qui reflète une contrainte historique et de faibles opportunités de diversification des ancêtres, ou bien au contraire s'il n'y a pas de conservatisme toute la variation serait contenue au niveau de l'espèce.

Mieux comprendre la spécialisation est donc crucial pour bien connaître la structure des communautés végétales et détecter les espèces ou les habitats sensibles. Cela est particulièrement important dans un contexte de transformation des écosystèmes : modifications ou suppressions d'habitats, changements climatiques (Rooney *et al.*, 2004). Les espèces spécialistes vont en effet répondre de manière plus forte à ces perturbations que les généralistes, et seront plus propices à l'extinction (Evans *et al.*, 2005; Wilson *et al.*, 2008). Or, une perte de diversité peut favoriser la disparition de certains écosystèmes (Hughes *et al.*, 2008) ce qui impliquerait une perte de services et de biens produits par ceux-ci (Hughes *et al.*, 1997). De plus, une modification de la structure d'une communauté peut la rendre vulnérable aux invasions. Il est donc crucial de bien connaître les mécanismes de spécialisation des espèces. Dans certains cas cependant, les modifications de l'environnement rendent l'habitat plus extrême et les généralistes ne peuvent y survivre tandis que les spécialistes se développent (Attum *et al.*, 2006).

La spécialisation a jusqu'à maintenant très peu été étudiée pour les espèces végétales. D'autre part, les Alpes sont parfaitement adaptées à cette étude car l'hétérogénéité des ressources et des habitats qu'elles contiennent permet de nombreuses spécialisations et leur maintien. L'objectif de mon travail a tout d'abord été de pouvoir quantifier cette spécialisation, en comparant deux approches différentes. La première, originale, est basée uniquement sur la cooccurrence des espèces, et ne nécessite aucune supposition sur les facteurs qui contrôlent la répartition et la niche de ces espèces (Fridley *et al.*, 2007). La deuxième, plus classique, est basée sur des variables environnementales sensées bien décrire les habitats des espèces. Nous avons plus précisément

utilisé des variables topographiques et climatiques parce qu'elles sont particulièrement structurantes dans les Alpes. A partir de ces indices, nous avons ensuite pu décrire les habitats associés aux spécialistes et aux généralistes et relier la spécialisation à certaines caractéristiques des espèces reflétant leurs traits fonctionnels. Dans un troisième temps, nous avons étudié comment les indices de spécialisation varient le long de la phylogénie afin de déterminer la part de variation de ces traits expliquée par les relations d'apparentement entre espèces et de mieux connaître l'histoire évolutive de la spécialisation des espèces.

Matériels et méthodes :

Données

Les données utilisées pour l'analyse proviennent du Conservatoire Botanique National Alpin (CBNA) de Gap-Charance. Elles sont composées de 9518 relevés phytosociologiques (relevés de végétation exhaustifs sur une surface homogène) réalisés par plusieurs centaines de botanistes entre 1980 et 2007 (Figure 1). Ces relevés se répartissent sur 7 départements (Figure 2) et comprennent 2543 espèces, ce qui correspond à la quasi-totalité des espèces présentes dans les Alpes Françaises.

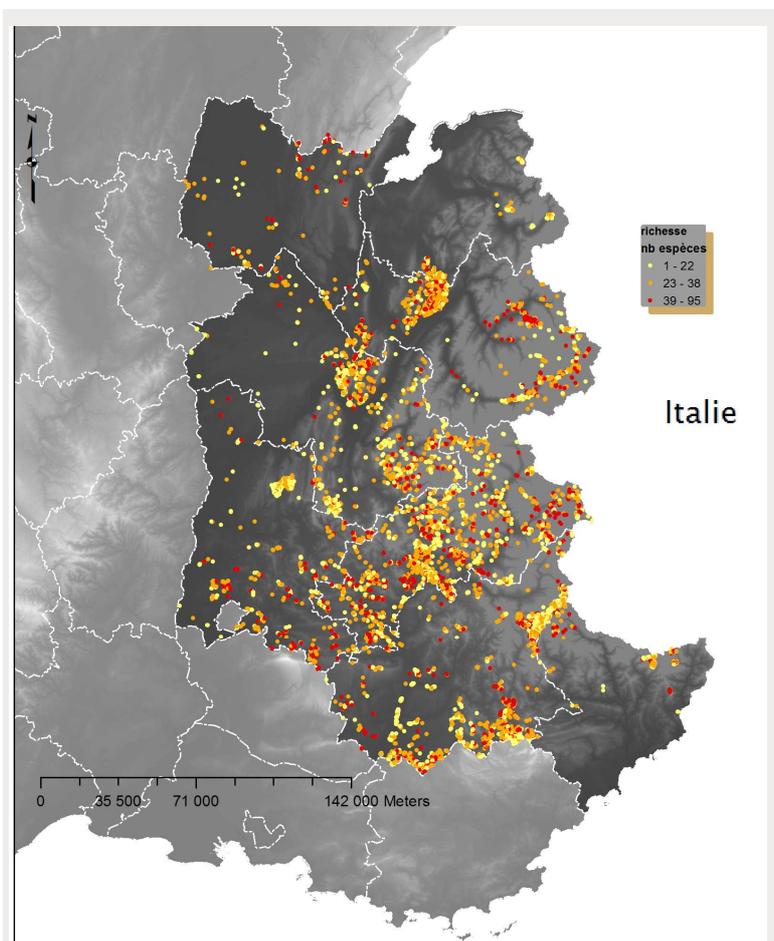


Figure 1 : Les 9518 relevés sont répartis sur 8 départements des Alpes et leur richesse en espèces varie de 1 à 95.



Figure 2 : Les 7 départements dont s'occupe le CNBA de Gap-Charance représentent 4 360 000 ha.

Les sous-espèces n'étant pas toutes déterminées, elles ont été regroupées, et l'étude se passe donc au strict niveau de l'espèce. Lors du tri de ces données, une attention particulière a été apportée à la précision de la localisation des relevés, afin de pouvoir prendre en compte les données climatiques correspondantes.

A l'aide des informations très hétérogènes concernant les milieux associés aux données, nous avons pu attribuer une information sur l'habitat à chacun des 9518 relevés. Cette classification des habitats, assez simple, est une adaptation de Corine landcover (Annexe 1). Elle est cependant plus précise car elle provient des observations sur le terrain mais n'est pas toujours en accord avec la cartographie de Corine landcover (Annexe 2). Elle comprend 15 attributs de milieux répartis en 9 catégories : urbain, agricole, forêts, pelouses, arbustifs, sable, roche, incendies, humide.

Les données climatiques associées sont issues d'une désagrégation statistique des normales AURELHY (1970-2000) sur la France réalisée au travers d'une précédente collaboration avec Nick Zimmermann du WSL Zurich. Une dizaine de variables climatiques et topographiques ont été utilisées. Elles concernent l'altitude, l'humidité, les degré-jours de croissance, la température, la pente, les radiations et des index d'humidité potentielle topographique (Tableau 1).

Code	Type
Elev	Altitude
mind678	Humidité de l'air des mois de juin, juillet et août (saison de végétation)
ddeg556	Degré-jours de croissance 5.56 (1/10°C * jours)
Tavecc	Température journalière moyenne
Slope	Pente
srad12	Radiation directe dans un intervalle de 10 jours (au mois de décembre)
srad6	Radiation directe dans un intervalle de 10 jours (au mois de juin)
Sradyy	Radiation directe dans un intervalle de 10 jours (à l'année)
twi100	Indice d'humidité potentielle topographique
twi100s	Indice d'humidité potentielle topographique lissé

Tableau 1 : Données topographiques et climatiques

Les données correspondants aux caractéristiques des espèces sont issus d'une base de données Allemande « Bioflore » et recouvrent 1000 à 1500 des espèces étudiées.

Une phylogénie reliant les 2543 espèces de l'étude a été réalisée par compilation et assemblage de phylogénies publiées (approche dite de « super-arbre »). On a utilisé comme base la phylogénie de Frohlich & Chase (Frohlich & Chase, 2007) pour résoudre les relations basales entre différents clades (familles ou genres) de mousses, fougères, gymnospermes et angiospermes. Les relations phylogénétiques entre familles de fougères ont été résolues grâce au travail de Smith (Smith et al., 2006) pour les fougères, puis un super-arbre a été construit automatiquement pour les angiospermes et les gymnospermes à partir du moteur web 'phylomatic' (Webb & Donoghue, 2005). L'assemblage final de l'arbre a été réalisé avec le logiciel R et la librairie 'ape'. Les espèces ont été

ajoutées en polytomie, et arbitrairement placées à mi-distance entre la feuille « Genre » correspondante et le nœud ancêtre le plus proche (Figure 3). Comme il s'agit d'un super-arbre, les longueurs de branches n'étant pas disponibles, nous avons donc utilisé deux jeux de longueurs de branches différents. Le premier est issu de la transformation de Grafen et le second de longueurs de branches toutes égales à un, comme indiqué par Garland T., Harvey P.H. et Ives A.R (Garland *et al.*, 1992).

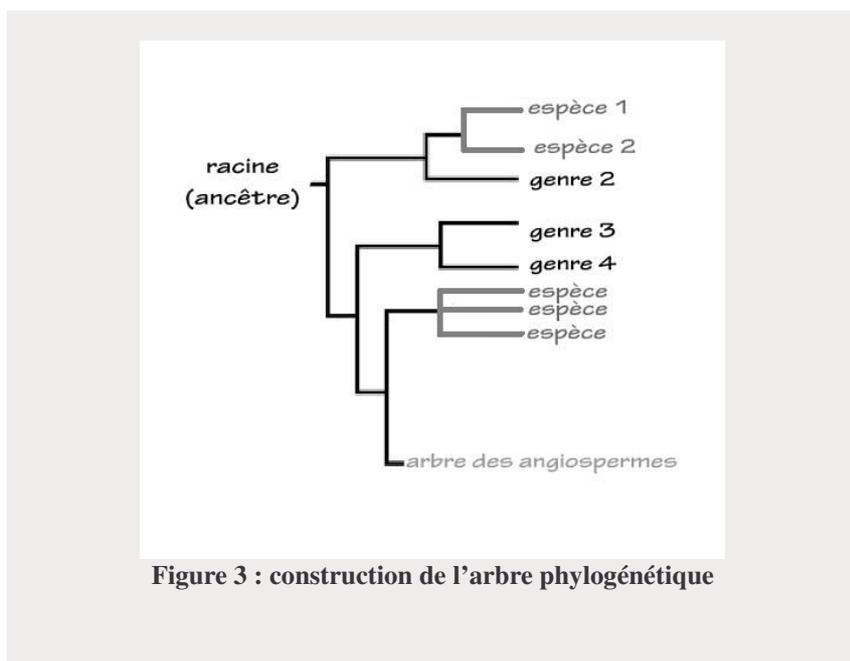


Figure 3 : construction de l'arbre phylogénétique

Concepts et méthodes

Structure spatiale des communautés

Pour analyser la répartition des espèces dans les alpes Françaises, il faut tout d'abord vérifier qu'elle n'est pas due au hasard. Afin d'écarter cette hypothèse, nous avons utilisé un modèle nul. Une statistique est calculée sur la matrice de présence des espèces (Figure 4) puis elle est recalculée sur des matrices modifiées représentant une répartition aléatoire des espèces.

	Espèce1	Espèce2	Espèce3	Espèce4	Espèce5	Espèce6	Espèce7	...	EspèceN
Site1	1	1	0	0	1	1	0	...	1
Site2	0	0	1	0	1	1	1	...	0
Site3	1	1	0	0	1	1	0	...	1
...
SiteP	1	0	1	0	1	0	0	...	1

Figure 4 : matrice de présence des espèces représentant les communautés

Il existe effectivement une structuration si la statistique issue de notre matrice est significativement différente de celles calculées sur les matrices aléatoires. Le ré-échantillonnage est contraint par le même nombre d'espèces par relevé que dans notre matrice (sommées des lignes fixées) et le même nombre de relevés par espèce (sommées des colonnes fixées). La statistique choisie est celle des 'checkboard units'. Cet indice est la somme des matrices 2x2 des paires d'espèces qui ne se trouvent jamais ensemble dans un site. Dans une communauté structurée, il devrait y avoir plus de 'checkboard units' que dans une communauté aléatoire. Plusieurs algorithmes existent pour créer les matrices aléatoires. Nous avons choisi le 'swap' (Gotelli & Entsminger, 2001; Gotelli & Entsminger, 2003). Le 'swap' crée des matrices aléatoires à partir de la matrice de départ en intervertissant les colonnes des 'checkboard units', ce qui modifie la structure de la matrice sans changer les sommes marginales.

Indices de spécialisation

La première analyse est basée uniquement sur la co-occurrence des espèces. Elle permet de calculer un indice de spécialisation que l'on appellera 'GS' (Fridley *et al.*, 2007). Pour chaque espèce, 10 relevés où elle se trouve sont tirés au hasard, et toutes les espèces différentes présentes dans ces relevés sont sommées. Ce nombre de co-occurrences est corrigé par la diversité alpha, c'est-à-dire la richesse en espèce moyenne des 10 relevés. Pour chaque espèce, l'échantillonnage est effectué 50 fois puis 'GS' est moyenné. Toutes les espèces présentes dans moins de 10 relevés différents sont écartées de l'étude. Il nous en reste 1676 sur 2543. Le nombre de 10 relevés a été choisi comme compromis entre étudier beaucoup d'espèces et avoir un indice précis. Cet indice est particulièrement intéressant car on n'a pas besoin de définir l'habitat ni de connaître les facteurs les plus déterminants dans le contrôle de la répartition des espèces. Les spécialistes et généralistes, à travers cet indice, sont définis par rapport à l'habitat en général, et non pas par rapport à une variable en particulier. Cette méthode intègre donc tous les facteurs susceptibles d'être impliqués dans la spécialisation ou la généralisation, sans a priori.

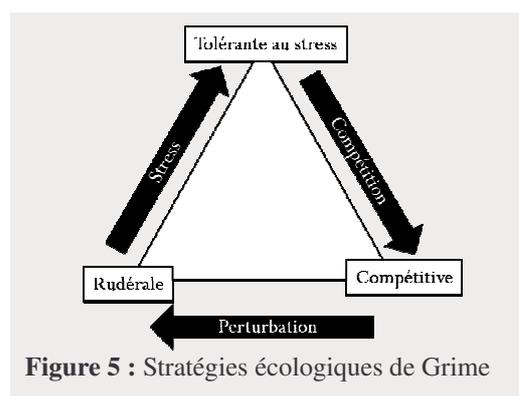
La deuxième analyse est une analyse de niche plus classique. Elle met en relation les données environnementales et la répartition des espèces, en maximisant la différence entre l'environnement moyen de chaque espèce (sa marginalité) et l'environnement moyen de la zone d'étude (Dolédec *et al.*, 2000). Cette méthode appelée 'outlying mean index' (OMI) est appropriée dans les cas où la répartition des espèces est fortement liée à un ou plusieurs gradients environnementaux, ce qui convient bien aux Alpes où les communautés sont fortement structurées par le climat (ex : étages altitudinaux). La spécialisation est définie ici par rapport aux gradients topo-climatiques, mais on peut en distinguer deux types, l'un lié à la position de niche (marginalité)

l'autre à la largeur de niche (Evans *et al.*, 2005; Mason *et al.*, 2008). Une spécialiste de position va se trouver dans un endroit où les variables environnementales sont très différentes de la moyenne (ex : zone humide, zone de haute altitude) et une espèce avec une niche très étroite, c'est-à-dire peu tolérante aux conditions climatiques, sera aussi considérée comme spécialiste. A l'inverse, une espèce très tolérante aux gradients environnementaux sera généraliste. Dans ce cas, le degré de spécialisation peut être différent selon les variables. Par exemple, une espèce peut être spécialiste des endroits froids, mais tolérante vis-à-vis de l'humidité, ou l'inverse. Cette méthode nous permet ainsi d'associer à chaque espèce deux indices caractérisant la spécialisation : la marginalité et la largeur de niche.

Ces deux approches très différentes méritent d'être comparées. Nous avons choisi d'étudier la variation de la corrélation entre les différents indices à travers l'échelle spatiale. Ceci nous permet de savoir si les études sont redondantes au regard de la spécialisation, et à quelle échelle l'indice de Fridley (GS) nous apporte une information supplémentaire ou meilleure. Nous avons dans ce but recréé 5 jeux de données en agrégeant les relevés spatialement. Basée sur une matrice de distance, l'agrégation spatiale rassemble les 9518 relevés pour n'en faire que 3000, 1000, 500, 100 ou 50 (Annexe 3). Chaque relevé représente alors une 'métacommunauté' pour laquelle les variables environnementales associées sont les moyennes de celles des relevés qui la compose. Pour chaque échelle, les deux analyses sont effectuées avec les mêmes paramètres que précédemment. Le nombre d'espèces retenues pour calculer l'indice 'GS' diminuant avec l'agrégation, les comparaisons entre échelles se sont faites uniquement sur les espèces communes qui ne sont plus que 1098.

La deuxième partie de mon travail est centrée sur l'explication de la spécialisation à travers deux thèmes. Le premier concerne la localisation et la répartition des espèces situées à l'extrémité du gradient spécialiste/généraliste ainsi que la recherche d'habitats particuliers. J'ai mis en relation les informations du type d'habitat dans lequel se trouvent les espèces et leur indice de spécialisation. J'ai aussi analysé les distributions de l'indice 'GS' dans les relevés.

Pour étudier quelques caractéristiques des espèces, j'ai choisi 2 « traits ». Le premier correspond aux stratégies écologiques de Grime (Figure 5). Cela permet de placer les stratégies



généralistes et spécialistes à l'intérieur du triangle et de vérifier quelques hypothèses. Les spécialistes devraient être tolérantes au stress et peu compétitives. Les généralistes devraient être plus rudérales et plus compétitives.

Le second est la forme de vie ou type biologique, selon la classification de Raunkier. Cette caractéristique a l'avantage de refléter de nombreux traits fonctionnels. La classification de Raunkier créée en 1934 par le botaniste danois Christen Raunkiær organise tous les végétaux selon le positionnement des organes de survie (méristèmes de croissance) de la plante durant la période défavorable. On compte 2 catégories, divisées en classes (Tableau 2).

<i>Vivace ou pérenne (persistance d'une partie de l'appareil végétatif pendant la mauvaise saison)</i>	
Phanérophytes	bourgeons dormants aériens à plus de 50 cm de la surface du sol. (ex. le pin, le hêtre, l'abricotier, le noisetier)
Chamaephytes	bourgeons dormants aériens à moins de 50 cm de la surface du sol (ex. le myrtille).
Hémicryptophytes	bourgeons dormants à la surface du sol. (ex. la pâquerette est un hémicryptophyte à rosette)
Géophytes	bourgeons dormants sous la surface du sol (ex. <i>Crocus sativus</i>).
	bourgeons dormants sous l'eau, feuilles immergées
<i>Annuelle (passage de la mauvaise saison sous forme de graine)</i>	
Thérophytes	plante qui "boucle" son cycle de vie en quelques mois (généralement entre le printemps et l'automne en climats tempérés) et dont ne subsistent, à l'entrée de l'hiver, que les graines qui formeront de nouveaux individus l'an suivant (ex. mercuriale annuelle, bourse à pasteur).

Tableau 2 : Classification des types biologiques de Raunkier

Le deuxième thème est une analyse du niveau de spécialisation des espèces. L'idée est de tester l'existence d'un signal phylogénétique, c'est-à-dire la contribution de la phylogénie à l'explication de cette spécialisation. J'ai tout d'abord testé l'auto-corrélation avec la fonction « gearymoran » de la librairie 'ade4' de R. Le principe est le même que pour l'auto-corrélation spatiale, en prenant comme distance la distance phylogénétique. Il détecte une agrégation des espèces proches. J'ai ensuite estimé les paramètres lambda de Pagel (Pagel, 1999) et kappa de Blomberg (Blomberg *et al.*, 2003). Ces paramètres mesurent tous deux la capacité de la phylogénie à prédire l'évolution d'un caractère donné. S'ils ne sont pas significativement différents de zéro, le caractère évolue comme si les espèces étaient indépendantes phylogénétiquement. Si le paramètre est différent de zéro mais inférieur à 1, l'arbre surestime la covariance entre espèces (peu d'effet de l'histoire phylogénétique) et s'il est égal à 1, le caractère évolue comme attendu par la topologie de l'arbre (modèle de mouvement aléatoire dit « Brownien »). Pour tester l'effet de la topologie de

l'arbre sur nos résultats, j'ai réalisé les mêmes analyses à plusieurs reprises, d'une part en utilisant les sets de longueurs de branches alternatifs, et d'autre part en résolvant aléatoirement les polytomies en dichotomies (répété 15 fois). Enfin, j'ai aussi utilisé une approche de décomposition de la variance le long de la phylogénie (Ollier *et al.*, 2005). Cette méthode permet de détecter des structures particulières qui n'auraient pas été retenues par les tests paramétriques. Elle considère un arbre avec des longueurs de branches unitaires et réalise quatre autres tests : R2Max est fort si la variance est expliquée en grande partie par un seul score, SkR2k compare la part expliquée par les nœuds internes par rapport à celle expliquée par les feuilles, SCE et Dmax correspondent tous deux à l'accumulation de la variance pour une séquence de scores.

Résultats :

Modèle nul

Le test du modèle nul s'avère très significatif (Figure 6). Il y a donc une structuration particulière de la répartition des espèces dans les communautés qui n'est pas due au hasard. En effet la statistique calculée sur notre jeu de données est très différente de celles calculées à partir des matrices aléatoires.

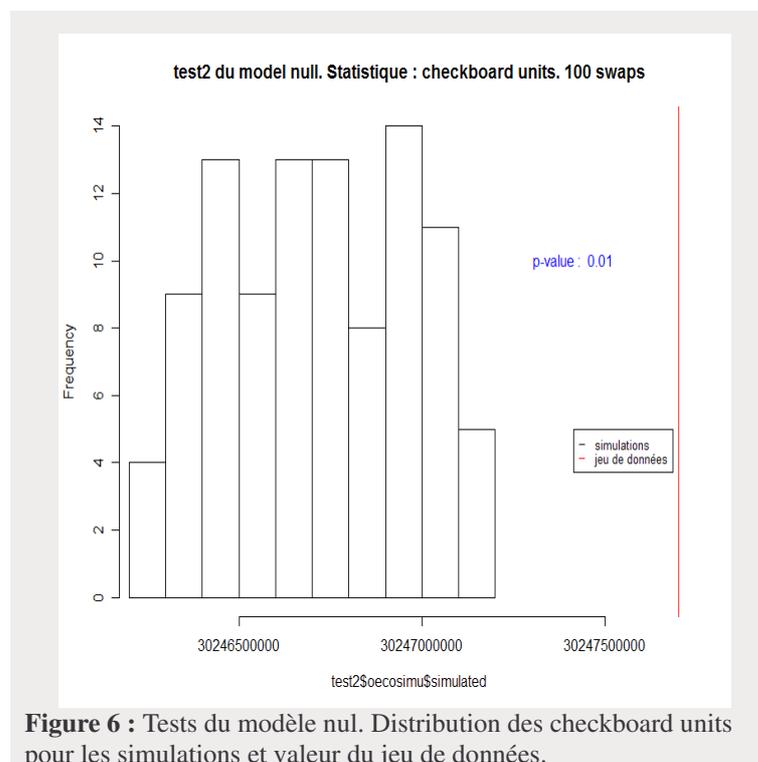


Figure 6 : Tests du modèle nul. Distribution des checkboard units pour les simulations et valeur du jeu de données.

Comparaison des méthodes

En ce qui concerne la comparaison des différents indices de spécialisation issus de l'analyse de Fridley (GS) ou de l'OMI (marginalité, taille de niche), la corrélation entre les mesures de spécialisation est significative mais pas très grande (environ 0,4). L'indice GS qui augmente avec la généralisation, a tendance à être plus élevé lorsque les espèces ont une niche assez large (taille de niche plus grande) ou qu'elles se trouvent dans un environnement aux caractéristiques climatiques moyennes (marginalité faible) (Figure 7). Ce résultat est tout à fait cohérent avec les différentes définitions de spécialisation associées aux indices.

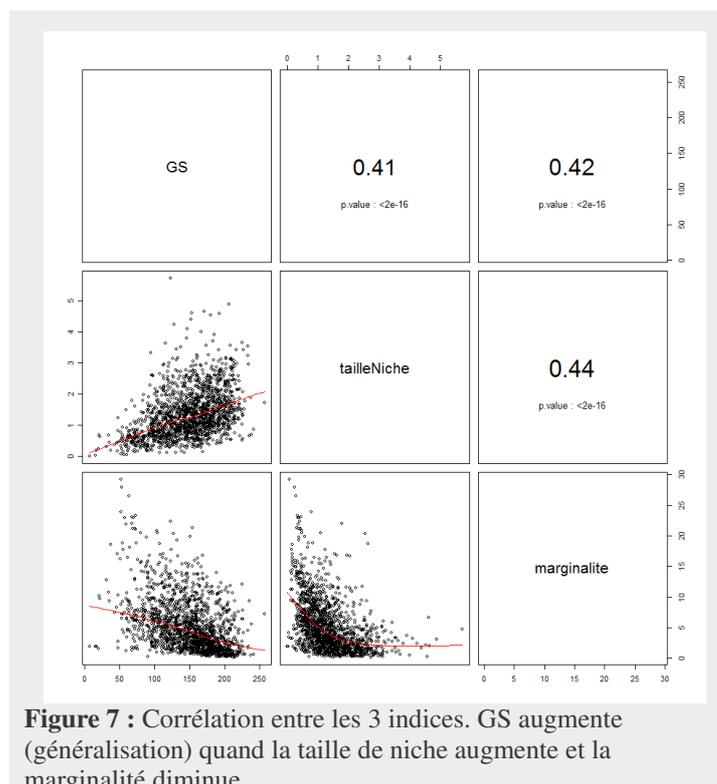


Figure 7 : Corrélation entre les 3 indices. GS augmente (généralisation) quand la taille de niche augmente et la marginalité diminue.

En regardant plus en détail, les indices sont tous en accord pour beaucoup d'espèces. Ce sont des espèces avec un 'GS' élevé et une taille de niche large centrée sur l'environnement moyen (des généralistes), ou bien des espèces avec un 'GS' faible et une niche de petite taille assez éloignée de l'environnement moyen (des spécialistes) (Annexe 4 : consensus). Cependant, pour certaines espèces, les indices sont en contradiction (Annexe 4). Des espèces avec un petit 'GS' donc spécialistes, peuvent se retrouver proches de l'environnement moyen ou bien avec une niche assez large, et des espèces avec un grand 'GS' donc généralistes peuvent être assez éloignées de l'environnement moyen ou bien avoir une niche peu tolérante. On remarque que la plupart des généralistes marginales se trouvent uniquement au Sud-Ouest de la zone d'étude (Annexe 4 : généraliste). Ces espèces ont une répartition qui n'est pas du tout centrée sur la zone d'étude et qui perturbe l'interprétation de l'OMI. L'attribution du caractère marginal est en fait biaisée par le

chorotype¹ des espèces. Les deux types d'analyses nous apportent donc clairement des informations complémentaires.

Changement d'échelle

A travers le changement d'échelle, la corrélation est toujours significative mais évolue. Plus l'échelle est grande (forte agrégation), plus la corrélation est forte (Figure 8). A l'inverse, lorsque la communauté est définie de manière plus précise, la corrélation diminue. A l'échelle la plus grande, lorsque l'on a seulement 50 groupes de relevés, la corrélation atteint plus de 0,8 selon les indices. A cette échelle, l'analyse de Fridley (GS) n'apporte presque plus d'information supplémentaire par rapport à l'analyse OMI. L'analyse de cooccurrence me semble donc plus intéressante à l'échelle de la communauté définie par le relevé phytosociologique. Cependant, il est très intéressant de noter qu'à partir d'une certaine échelle, les deux analyses convergent.

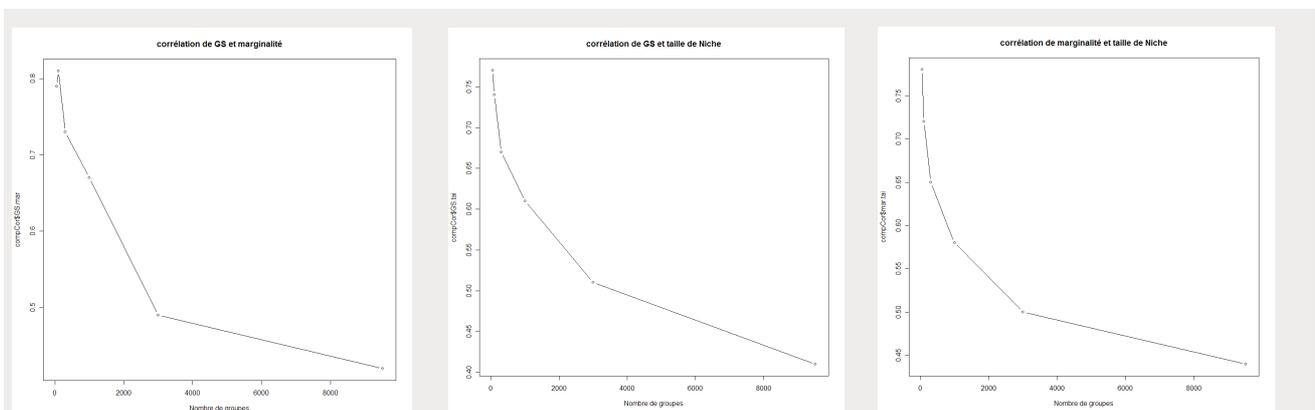
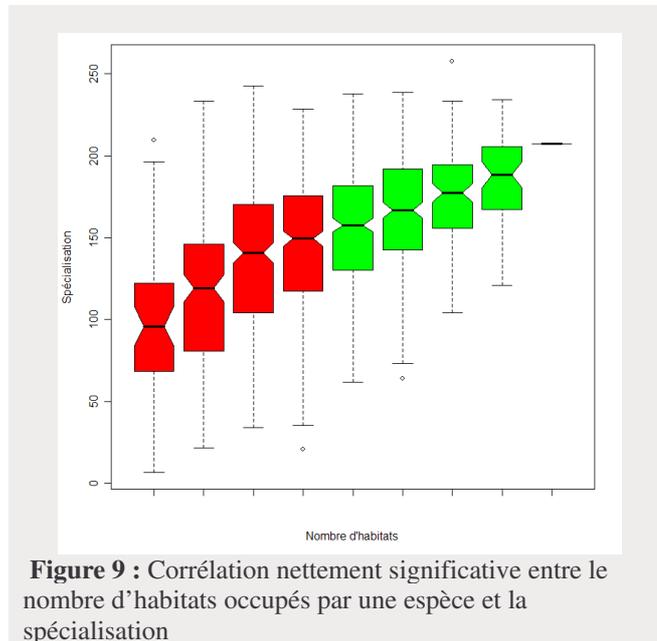


Figure 8 : Evolution de la corrélation entre les trois indices en fonction du nombre de groupes (agrégation)

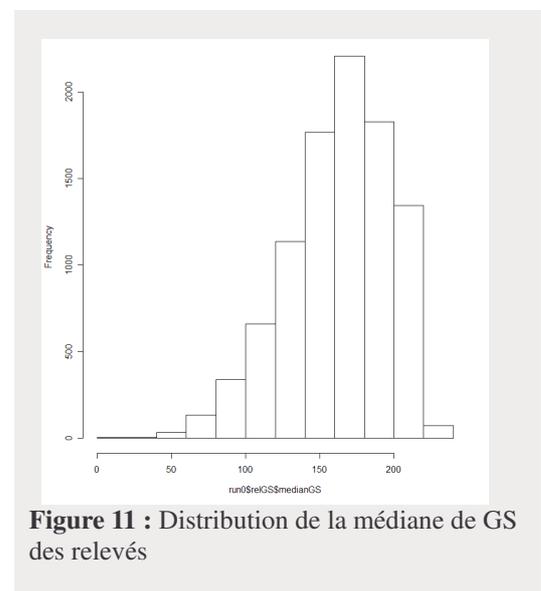
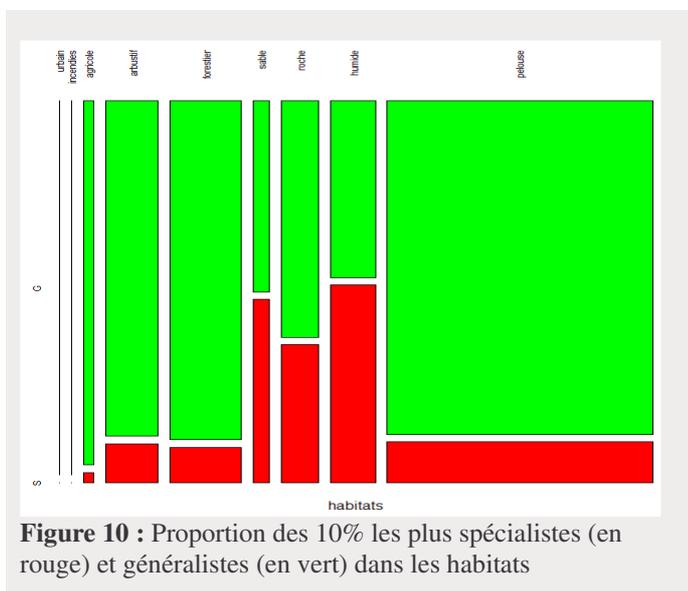
¹ Type de répartition. Ex : alpin, européen, méditerranéen

Répartition dans les habitats

Comme on s'y attendait, les spécialistes se trouvent globalement dans peu de milieux différents alors que l'on a des généralistes qui colonisent aussi bien les 9 types d'habitats (Figure 9).



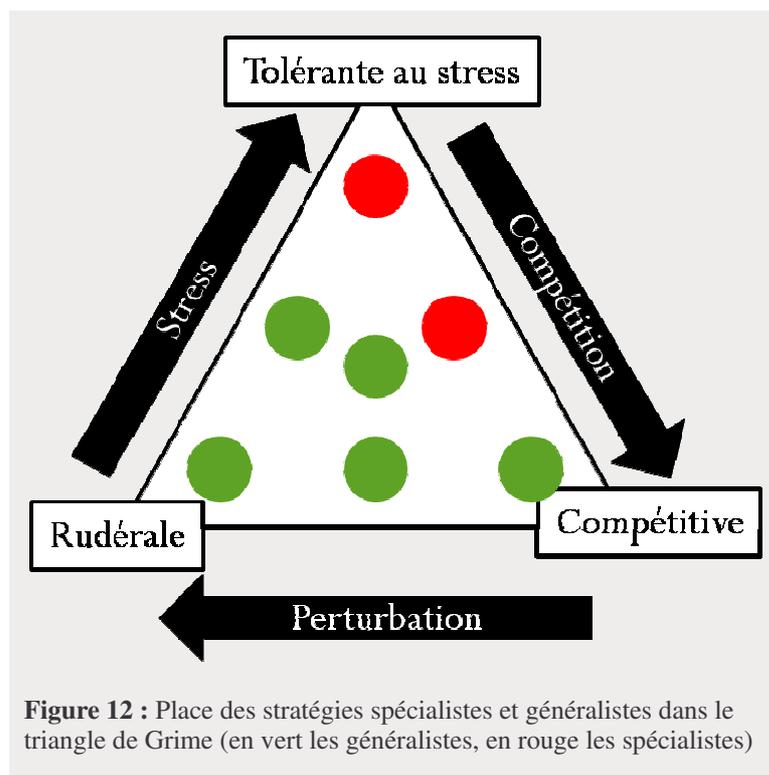
A propos de la répartition des espèces les plus généralistes ou les plus spécialistes, on peut dire que tous les types d'habitats accueillent les uns et les autres (Figure 10). En rouge, les 10% les plus spécialistes et en vert les 10% les plus généralistes, se trouvent dans presque tous les types de milieux. Malgré tout, certains habitats se démarquent des autres. Les milieux urbains, agricoles, les lisières de forêts et les zones incendiées sont plus riches en généralistes que les autres alors que les milieux humides, sableux ou rocheux sont ceux qui accueillent le plus de spécialistes.



Cette répartition semble cohérente, même si pour les pelouses, on imagine qu'une définition plus fine du milieu aurait permis de différencier des types de pelouses de composition différentes en spécialistes et généralistes. Enfin, on note que les généralistes sont globalement plus nombreuses. En effet, si l'on considère la médiane de l'indice 'GS' pour chaque relevé, on remarque que sa répartition est décalé vers les forts 'GS' (Figure 11).

Caractéristiques des espèces

La comparaison avec les stratégies de Grime est particulièrement intéressante. (Figure 12). Les spécialistes sont décrites comme les tolérantes au stress, ce qui correspond parfaitement à leur définition, et les généralistes sont les rudérales. Ce résultat est totalement cohérent avec les précédents. Les habitats urbains, agricoles et incendiés sont en effet des endroits où la perturbation est très importante. En ce qui concerne les formes de vie, on retrouve aussi l'idée que les hydrophytes sont particulièrement spécialistes.



Structure phylogénétique

La structuration phylogénétique est différente pour les trois indices mais elle existe. Les tests d'auto-corrélation de Moran sont en effet significatifs ($p\text{-value}=0,01$). Ils concluent à l'existence d'une structure phylogénétique.

Contrairement à ce que l'on attendait, les tests de Pagel et Blomberg ne détectent aucun signal phylogénétique. Il semblerait que ces tests paramétriques soient limités dans notre cas particulier. Les résultats sont sensiblement similaires dans le cas de longueurs de branches unitaires, sauf que l'histoire phylogénétique semble avoir plus d'effet sur la marginalité – on peut cependant douter de l'utilité de tests paramétriques réalisés sur des arbres avec des longueurs de branches arbitraires. Par ailleurs, les analyses de sensibilité montrent que la mauvaise résolution de l'arbre n'a pas d'effet sur les conclusions.

trait	Branch length	Pagel lambda	Blomberg kappa
GS	Grafen	0,014	0,004
	1	0,031	0,14
tai	Grafen	0,06	0,004
	1	0,20	0,11
mar	Grafen	1e-7	0,004
	1	0,77	0,09

Tableau 3 : Valeurs du signal phylogénétique pour les 3 indices avec et sans longueur de branche explicite

L'orthogramme, analyse non paramétrique, nous en dit un peu plus sur la structure. Il est le seul test à vraiment différencier l'histoire évolutive des trois indices. L'indice de cooccurrence GS a une structure très nette où la variance est majoritairement contenue dans les nœuds anciens, ce qui signifie que la spécialisation décrite par GS est conservée phylogénétiquement depuis les nœuds les plus anciens de l'arbre. Pour les deux autres indices, la structure est plus diffuse. Il semblerait y avoir des changements à plusieurs niveaux taxonomiques, mais très hétérogènes selon les lignées et dans le temps. Au final, l'adaptation au climat serait due à une évolution discontinue partiellement récente, alors que l'adaptation plus généralement à l'habitat et aux voisins serait conservée.

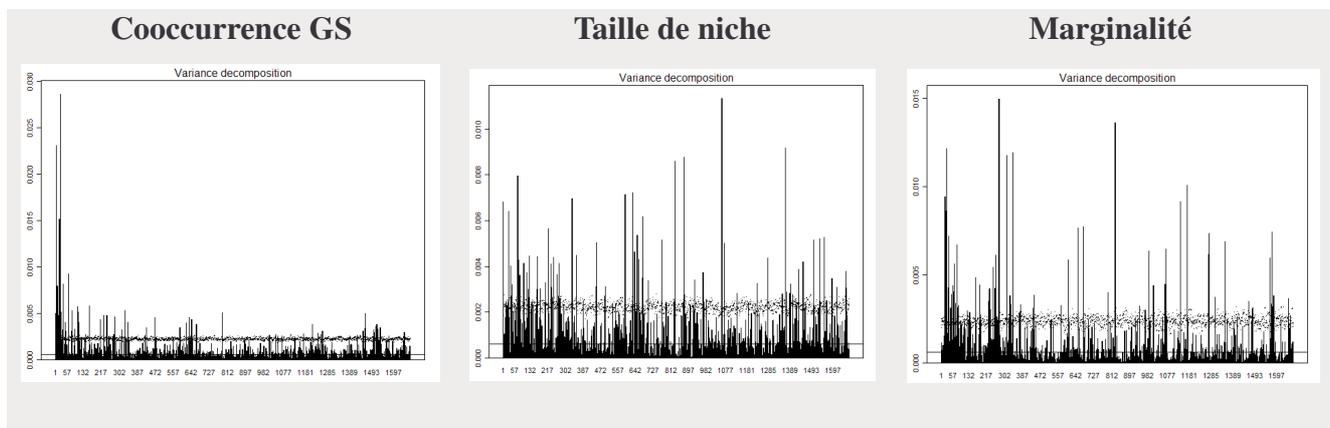


Figure 13 : De la gauche vers la droite, variance correspondante aux nœuds anciens vers les nœuds récents.

Discussion

Si la spécialisation est peu étudiée chez les végétaux, c'est parce que les méthodes jusqu'à présent utilisées ne permettent pas de détecter les mécanismes fins qui déterminent les niches des espèces. Cette étude met en évidence l'intérêt d'une méthode qui n'est pas basée sur des facteurs supposés expliquer en grande partie la niche des espèces. En effet, lorsque l'on utilise comme facteurs certains gradients topographiques ou climatiques, on restreint la caractérisation de la niche à ces axes là. Or, même si le climat est l'un des facteurs qui explique le mieux la répartition des espèces, il est évident qu'il n'est pas le seul facteur structurant des communautés. Cette approche est donc limitée par le fait que l'on se base uniquement sur un petit nombre d'axes de ressource potentiels. Si l'on veut quantifier la spécialisation, l'information sera incomplète et n'intégrera que les caractères liés aux facteurs choisis. D'un autre côté, une approche comme celle de Fridley, qui s'affranchit de toute hypothèse concernant le choix d'axes de niche importants, permet d'intégrer sans les connaître tous les facteurs susceptibles d'expliquer la spécialisation. Notre étude à travers le changement d'échelle montre bien que l'approche par cooccurrence apporte de l'information supplémentaire, surtout à l'échelle de la communauté. D'autre part, il est intéressant de noter la redondance d'information à grande échelle (forte agrégation). Cette méthode pourrait être utilisée à la place de l'autre lorsque les données climatiques ne sont pas disponibles.

Notre étude nous a permis de tester plusieurs hypothèses sur un jeu de données exceptionnel. Comme attendu, les spécialistes se trouvent dans peu de milieux alors que certaines généralistes poussent n'importe où. Comme attendu, les spécialistes sont tolérantes au stress et les généralistes sont adaptées aux milieux perturbés. Les zones humides et les zones rocheuses (falaises, éboulis...) sont effectivement considérées comme stressés alors que les zones urbaines, agricoles ou incendiées sont considérées comme perturbés. Nous n'avons pas pu aller plus loin dans le détail à cause d'une description des habitats trop grossière et mal adaptée, notamment en ce qui concerne les pelouses et les milieux arbustifs. Dans une étude géographiquement restreinte, il serait intéressant de déterminer plus précisément les habitats et de regarder les différences fines. On pourrait aussi, par cette approche, quantifier le stress ou la perturbation des milieux et l'utiliser comme indice spatial pour l'étude d'un paysage. Les traits fonctionnels jouant un rôle a priori important dans la spécialisation, il serait envisageable de déterminer lesquels sont le plus impliqués. Puis, à l'échelle d'un paysage, on pourrait étudier la relation entre la variabilité des traits et le stress ou la perturbation de l'habitat, en utilisant la quantification expliquée précédemment. De nombreuses applications sont possibles.

La spécialisation, héritage ou adaptation récente ? Les deux, bien sûr, mais en quelle proportion, pour quels caractères ? Nos résultats confirment la présence d'une structure phylogénétique, c'est-à-

dire que la spécialisation a bien une part d'héritage ancestral. Cela signifie qu'indépendamment du milieu pour lequel une espèce est spécialisée, la stratégie de spécialisation peut être fortement liée à sa place dans la phylogénie. Ce conservatisme reflète les opportunités de diversification des ancêtres (Prinzing *et al.*, 2001). D'autre part, l'évolution plus étalée des caractères liés à la tolérance climatique des espèces indique une certaine adaptation plus rapide, ponctuelle, qui aurait eu lieu à certains nœuds de la phylogénie. Ce résultat émet l'hypothèse que certains traits liés à la spécialisation et au climat auraient divergé récemment. Ceci est en accord avec l'étude d'Ackerly qui montre que des traits liés à la tolérance climatique ont divergé plus tard que d'autres liés à la coexistence au sein de la communauté (Ackerly *et al.*, 2006). On aurait donc une spécialisation très ancienne qui prédéterminerait les espèces à leur capacité à coexister avec peu ou beaucoup de voisins, et divers événements plus tardifs et ponctuels aboutissant à des spécialisations dans des habitats climatiques différents (ex : falaises, éboulis, marais,...). Seule une détermination des traits impliqués dans la spécialisation et leur étude évolutive pourrait séparer les mécanismes et les types de spécialisation.

Conclusion/Perspectives

L'indice de Fridley basé sur la cooccurrence est particulièrement intéressant pour mesurer et quantifier la spécialisation. Il permet de détecter des mécanismes assez fins qui se déroulent à l'échelle de la communauté et ne nécessite pas de données environnementales.

Avec cette mesure, de nombreuses études complémentaires sont possibles, notamment à partir de la détermination des traits fonctionnels impliqués dans la spécialisation. Avec l'aide d'un arbre phylogénétique mieux déterminé, nous pourrions étudier plus en détail l'évolution de la spécialisation et des traits associés.

Dans un contexte de changement de pratiques agricoles et de climat, les Alpes et les habitats qu'elles contiennent sont particulièrement la cible de modifications importantes. Tous ces travaux permettent d'anticiper les extinctions et les invasions favorisés par ce bouleversement.

Bibliographie

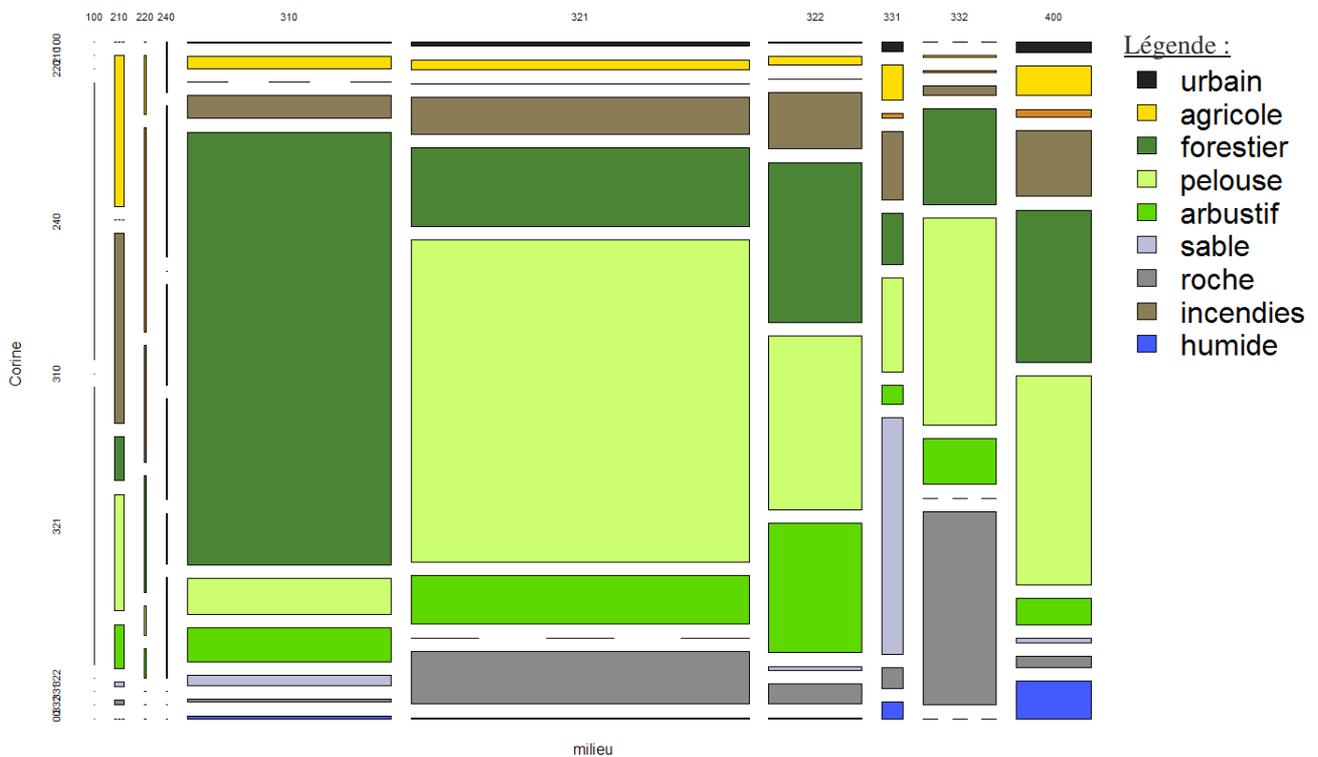
- Ackerly, D.D., Schilck, D.W., & Webb, C.O. (2006) Niche evolution and adaptive radiation: Testing the order of trait divergence. *Ecology*, **87**, S50-S61.
- Attum, O., Eason, P., Cobbs, G., & Baha El Din, S.M. (2006) Response of a desert lizard community to habitat degradation: Do ideas about habitat specialists/generalists hold? *Biological Conservation*, **133**, 52-62.
- Blomberg, S.P., Garland, T.J., & Ives, A. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**, 717-745.
- Bonesi, L. & Macdonald, D.W. (2004) Differential habitat use promotes sustainable coexistence between the specialist otter and the generalist mink. *OIKOS*, **106**, 509-519.
- Chase, J.M. (2005) Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology*, **19**, 182-186.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343-366.
- Dolédec, S., Chessel, D., & Gimaret-Carpentier, C. (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, **81**, 2914-2927.
- Evans, K.L., Greenwood, J.J.D., & Gaston, K.J. (2005) Dissecting the species–energy relationship. *Proceeding of the royal society B*, **272**, 2155-2163.
- Fridley, J.D., Vandermaast, D.B., Kuppinger, D.M., Manthey, M., & Peet, R.K. (2007) Co-occurrence based assessment of habitat generalists and specialists: a new approach for the measurement of niche width. *Journal of Ecology*, **95**, 707-722.
- Frohlich, M.W. & Chase, M.W. (2007) After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. *Nature*, **450**, 1184-1189.
- Garland, T., Harvey, P.H., & Ives, A.R. (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, **41**, 18-32.
- Gersani, M., Abramsky, Z., & Falik, O. (1998) Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology*, **12**, 223-234.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001) Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia*, **129**, 281-291.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2003) Swap algorithms in null model analysis. *Ecology*, **84**, 532-535.
- Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N., & Vellend, M. (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, **11**, 609-623.
- Hughes, J.B., Daily, G.C., & Ehrlich, P.R. (1997) Population Diversity: Its Extent and Extinction. *Science*, **278**, 689-691.
- Mason, N.W.H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D., & Argillier, C. (2008) Evidence that niche specialization explains species–energy relationships in lake fish communities. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 285-296.
- Ollier, S., Couteron, P., & Chessel, D. (2005) Orthonormal Transform to Decompose the Variance of a Life-History Trait Across a Phylogenetic Tree. *Biometrics*, **62**, 471-477.
- Pagel, M. (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, **401**, 877-884.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society London B*, **268**, 2383-2389.
- Rooney, T.P., Wiegmann, S.M., Rogers, D.A., & Waller, D.M. (2004) Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, **18**, 787-798.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 605-611.
- Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., & Wolf, P.G. (2006) A classification for extant ferns. *Taxon*, **55**, 705-731.
- Webb, C. & Donoghue, M. (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular ecology notes*, **5**, 181-183.
- Wilson, S.K., Burgess, S.C., Cheal, A.J., Emslie, M., Fisher, R., Miller, I., Polunin, N.V.C., & Sweatman, H.P.A. (2008) Habitat utilization by coral reef fish: implications for specialists vs. generalists in a changing environment. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 220-228.

ANNEXE 1 : CODES DES MILIEUX

Code	Type
110	Territoires artificialisés (urbain) Les bâtiments, la voirie et les surfaces artificiellement recouvertes peuvent coexister avec des surfaces végétalisées et du sol nu, qui occupent de manière discontinue des surfaces non négligeables. Autoroutes, voies ferrées, y compris les surfaces annexes (gares, quais, remblais). Extraction de matériaux à ciel ouvert (sablères, carrières) ou d'autres matériaux (mines à ciel ouvert). Y compris gravières sous eau, à l'exception toutefois des extractions dans le lit des rivières. Décharges et dépôts des mines, des industries ou des collectivités publiques. Espaces en construction, excavations et sols remaniés. Espaces végétalisés inclus dans le tissu urbain. Y compris parcs urbains et cimetières avec végétation. Infrastructures des terrains de camping, des terrains de sport, des parcs de loisirs, des golfs, des hippodromes... y compris les parcs aménagés non inclus dans le tissu urbain.
210	Terres arables (agricole) Céréales, légumineuses de plein champ, cultures fourragères, plantes sarclées et jachères. Y compris les cultures florales, forestières (pépinières) et légumières (maraîchage) de plein champ, sous serre et sous plastique, ainsi que les plantes médicinales, aromatiques et condimentaires. Non compris les prairies. Cultures irriguées en permanence ou périodiquement, grâce à une infrastructure permanente (canal d'irrigation).
220	Cultures permanentes (agricole) Surfaces plantées de vignes. Parcelles plantées d'arbres fruitiers ou d'arbustes fruitiers : cultures pures ou mélange d'espèces fruitières, arbres fruitiers en association avec des surfaces toujours en herbe. Y compris les châtaigneraies et les noiseraies. Surfaces plantées d'oliviers.
240	Zones agricoles hétérogènes (agricole) Cultures temporaires (terres arables ou prairies) en association avec des cultures permanentes sur les mêmes parcelles. Juxtaposition de petites parcelles de cultures annuelles diversifiées, de prairies et / ou de cultures permanentes complexes. Surfaces essentiellement agricoles, interrompues par de la végétation naturelle. Cultures annuelles ou pâturages sous couvert arboré composé d'espèces forestières.
311	Forêts de feuillus (forêt) Formations végétales principalement constituées par des arbres, mais aussi par des buissons et arbustes, où dominent les espèces forestières feuillues.
312	Forêts de conifères (forêt) Formations végétales principalement constituées par des arbres, mais aussi par des buissons et arbustes, où dominent les espèces forestières de conifères.
313	Forêts mélangées (forêt) Formations végétales principalement constituées par des arbres, mais aussi par des buissons et arbustes, où ni les feuillus ni les conifères ne dominent.
314	Lisières de forêts (forêt)
321	Pelouses, prairies, pâturages (321,231,333) (pelouse) Herbages de faible productivité. Souvent situés dans des zones accidentées. Peuvent comporter des surfaces rocheuses, des ronces et des broussailles. Surfaces enherbées denses de composition floristique composées principalement de graminacées, non incluses dans un assolement. Principalement pâturées, mais dont le fourrage peut être récolté mécaniquement. Y compris des zones avec haies (bocages). Végétation clairsemée. Comprend les steppes, toundras et "bad lands" (zones sèches avec peu de végétation et présence de roches nues). Végétation éparse de haute altitude.
322	Landes et buissons (322,323,324) (arbustif) Formations végétales basses et fermées, composées principalement de buissons, d'arbustes et de plantes herbacées (bruyères, ronces, genêts, ajoncs, cytises, etc.). Végétation arbustive persistante, aux feuilles relativement petites, coriaces et épaisses. Y compris maquis et garrigues. Maquis: associations végétales denses composées de nombreux arbrisseaux qui couvrent les terrains siliceux acides en milieu méditerranéen. Garrigues : associations buissonnantes discontinues des plateaux calcaires méditerranéens. Elles sont souvent composées de chênes kermès, d'arbousiers, de lavande, de thym et de cistes blancs. Quelques arbres isolés peuvent être présents. Végétation arbustive ou herbacée avec arbres épars. Formations pouvant résulter de la dégradation de la forêt ou d'une re-colonisation / régénération par la forêt.
331	Plages, dunes et sable (sable) Les plages, les dunes et les étendues de sable ou de galets du milieu littoral et continental, y compris les lits mineurs des rivières à régime torrentiel.
332	Roches nues (roche) Éboulis, falaises, rochers, affleurements.
334	Zones incendiées (incendies) Zones affectées par des incendies récents. Les matériaux carbonisés étant encore présents.
410	Zones humides intérieures (humide) Terres basses généralement inondées en hiver et plus ou moins saturées d'eau en toutes saisons. Terrains spongieux humides dont le sol est constitué principalement de mousses et de matières végétales décomposées. Tourbières exploitées ou non.
500	Eaux continentales (humide) Cours d'eau naturels ou artificiels qui servent de chenal d'écoulement des eaux. Y compris les canaux. Largeur minimale de prise en compte : 100 m. Étendues d'eau, naturelles ou artificielles, de plus de 25 hectares.

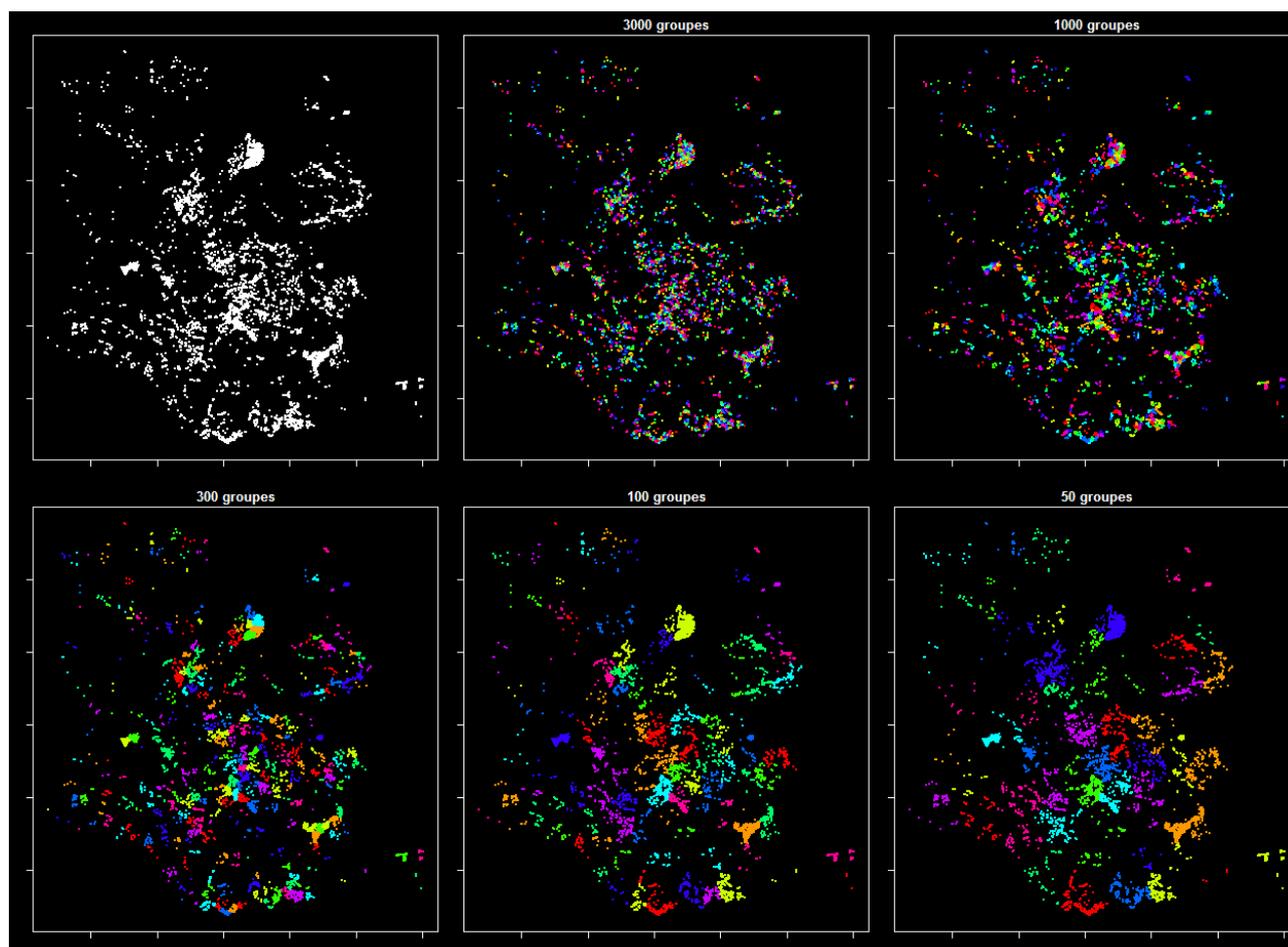
ANNEXE 2 : COMPARAISON DES CODES MILIEUX ET DU RECOUVREMENT CORINE LANDCOVER

Les codes sont issus de la description qu'a faite le botaniste lors du relevé phytosociologique. Ils sont pour cela beaucoup plus précis que la carte de Corine Landcover réalisée par l'analyse d'images satellites. Nous avons ici une comparaison des deux annotations pour les relevés qui nous concernent.



On s'aperçoit que la plupart des forêts et des pelouses sont en accord mais il existe de nombreuses divergences. De plus, les zones très particulières comme les zones rocheuses (332), sableuses (331) ou humides (400) sont très mal détectées par Corine Landcover. A l'échelle de la communauté, il semble donc très insuffisant de travailler avec les données de Corine Landcover.

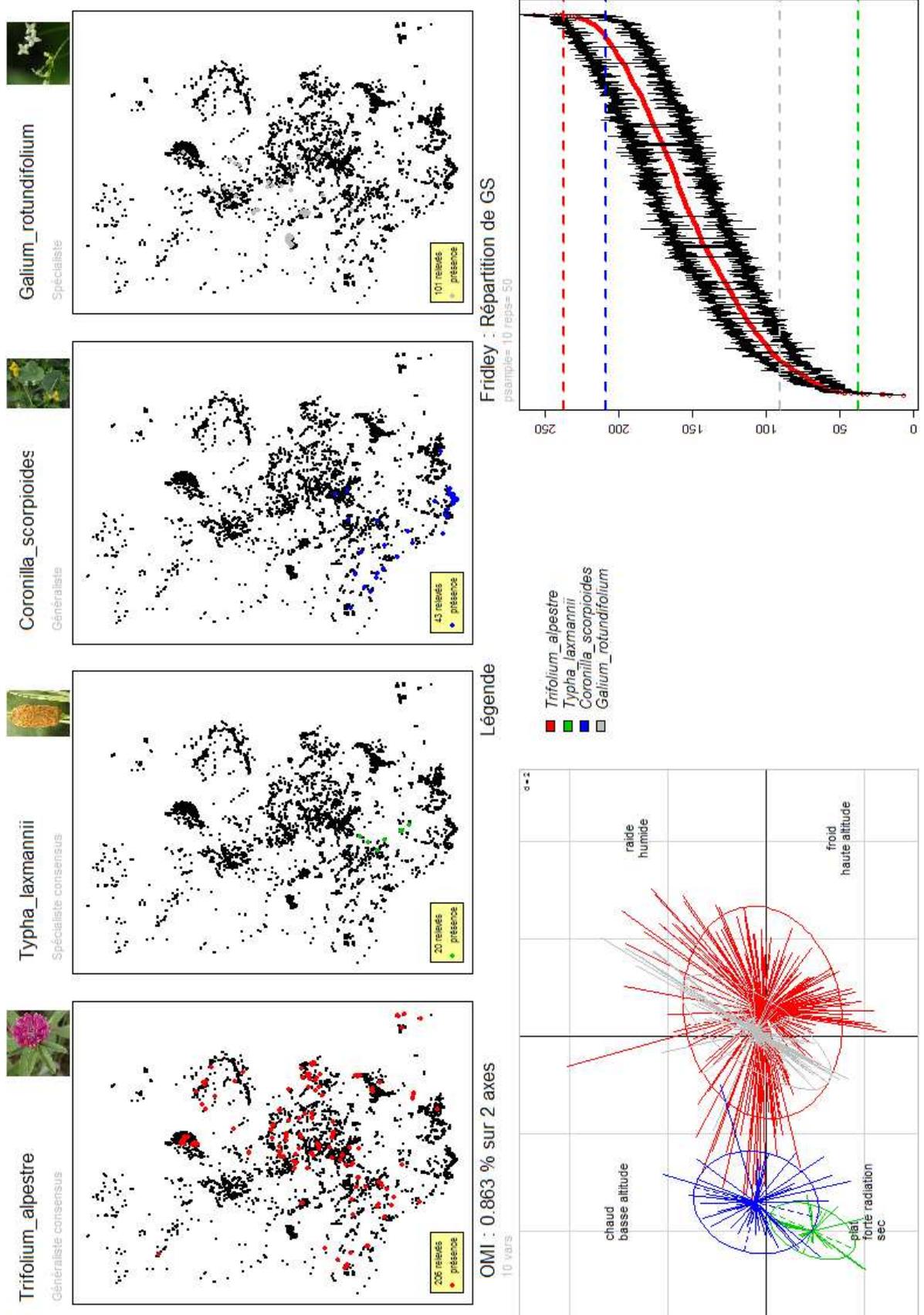
ANNEXE 3 : AGREGATION SPATIALE



L'agrégation spatiale a été déterminée par un clustering sur la matrice de distance (géographique) des relevés. A chaque relevé, on a ensuite associé les valeurs moyennes des variables climatiques et des coordonnées. Pour chaque échelle, on a reconstruit une matrice de présence en considérant les groupes comme sites.

ANNEXE 4: EXEMPLES D'ESPECES ET LEURS INDICES

On peut observer la répartition de l'espèce, sa position sur les gradients environnementaux (OMI : le centre est l'environnement moyen, les cercles représentent la niche des espèces) et la valeur de l'indice de Fridley (comparée à la distribution cumulée des valeurs de GS).



Abstract

In a global change context, and so habitat deletions or modifications, a better understanding of the ecological factors that distinguish specialist species from generalists is crucial to estimate species' vulnerability. Indeed, a habitat specialist species is expected to have a stronger response to various changes than a generalist, and will generally be more sensitive to extinction. The French Alps contain a wide range of habitats, species and climates providing an interesting context to investigate the specialization of plants under various environmental conditions.

I investigated patterns of plant specialists and generalists using two different approaches ("outlying mean index" and "Fridley index"), and analyzed their repartition in particular habitats, from the local community to the meta-community. I also tested for the existence of phylogenetic conservatism of different specialization indexes and the relationship between specialization and some characteristics linked to functional traits. The first approach ("outlying mean index") is based on macro-gradients (e.g. climate variables) which are known to well determine species' repartitions. The second ("Fridley index") is particularly interesting because it is only based on species co-occurrence and makes no hypothesis about the environmental factors controlling species' distribution. I used a remarkable data set comprising 9500 plots of plants communities in the French Alps, with associated habitat information to estimate the specialization index of more than 1600 species.

The different measures of specialization bring complementary information at the community scale and become very similar analysis at the meta-community scale (ie. regional scale). I raised that specialization mechanisms linked to macro-gradients have a punctual and heterogeneous evolutionary divergence and that another part of specialization has been ancestrally conserved .

Résumé

Mieux comprendre les mécanismes et facteurs qui différencient les espèces spécialistes des généralistes est crucial dans un contexte de changement global et plus particulièrement de modification des habitats. En effet, les spécialistes, adaptées à un environnement plus restreint, sont a priori plus sensibles aux changements que les généralistes, et sont donc potentiellement en danger d'extinction. Les Alpes Françaises, pour leur diversité de climats, d'habitats et d'espèces, sont une zone d'étude très intéressante pour étudier la spécialisation des plantes dans diverses conditions environnementales.

J'ai utilisé deux approches pour attribuer un indice de spécialisation aux espèces, et j'ai procédé à une étude d'échelle spatiale en agrégeant les communautés, puis j'ai analysé la répartition des espèces dans les habitats. J'ai aussi testé l'existence d'un signal phylogénétique pour les différents indices et des hypothèses concernant quelques caractéristiques des espèces et la spécialisation. Le premier indice, « outlying mean index » est basé sur des gradients macro-écologiques (ex : climat) qui sont connus pour bien déterminer la répartition des espèces. Le second, « Fridley index » est particulièrement intéressant parce qu'il est basé uniquement sur la co-occurrence des espèces et n'a besoin d'aucune hypothèse concernant les facteurs qui contrôlent la distribution des espèces. J'ai utilisé un jeu de données remarquable comprenant 9500 relevés de communautés de plantes répartis dans toutes les Alpes Françaises avec une information sur l'habitat, pour estimer la spécialisation pour environ 1700 espèces.

Les différentes mesures de spécialisation apportent des informations complémentaires à l'échelle de la communauté et deviennent des analyses similaires à l'échelle régionale. J'ai mis en évidence qu'une partie de la spécialisation liée aux gradients macro-écologiques est ponctuelle et hétérogène le long de la phylogénie, alors qu'il y a aussi une part d'héritage ancestral.