



MEMOIRE

Présenté par : **Sandra Berman**

MASTER : mention **Biologie** spécialité **Ecologie, Biodiversité, Evolution**

Sujet :

Méthodes de mesure de la diversité fonctionnelle : exploration des indices de Mason et application au col du Lautaret

**Pour l'obtention du DIPLÔME D'INGENIEUR AGRONOME
de l'institut national agronomique Paris-Grignon
et
du DIPLÔME de MASTER SCIENCES ET TECHNOLOGIE DU VIVANT**

Enseignant-Responsable du stage : **Thierry Spataro
Lavorel**

Maître du stage : **Sandra**

Soutenu le : 20 juin 2006



Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement Sandra Lavorel pour son accueil dans l'équipe du LECA et l'encadrement de ce stage. Je remercie aussi Karl Griguli, Marie-Pascale Colace et Cécile Bayle pour leur aide lors des mesures de trait et du travail sur les données. Merci à Matt, Jean-Christophe, Wilfried et Philippe pour les discussions et critiques. Enfin, merci à toute l'équipe du LECA pour leur accueil et l'ambiance dans l'équipe, en particulier Mihai, Cécile, Serge, Rolland, Fabien, Flore, Laure, Florence et tous les stagiaires et thésards. A bientôt sur les prairies du Lautaret !

Glossaire

Attribut	Valeur d'une mesure de trait
Biodiversité	La diversité inclut à la fois le nombre et la composition des génotypes, espèces, types fonctionnels et unités paysagères dans un système donné.
Dominance	Un attribut est dominant si sa fréquence est plus élevée que celle des autres attributs
Filtre environnemental	Facteurs environnementaux biotiques ou abiotiques qui exercent une pression sur les espèces et leurs traits, déterminant ainsi, à partir d'un ensemble possible, lesquels sont présents dans une communauté donnée.
Fonctionnement d'un écosystème	Flux de matière et d'énergie à travers les composants biotiques et abiotiques d'un écosystème. Le fonctionnement inclut les processus écosystémiques comme la production primaire, les transferts trophiques, etc.
Forme de vie	On distingue les graminoides, les dicotylédones et les légumineuses comme formes de vie des plantes
Fréquence	Abondance ou biomasse relative
Gamme	Différence entre la valeur maximale et la valeur minimale
Trajectoire	Histoire d'utilisation des terres
Type fonctionnel	Ensemble d'individus qui ont des attributs semblables
	IH Hauteur d'inflorescence
	VH Hauteur végétative
Traits	LDMC Teneur de la feuille en matière sèche
	LNC et LCC Teneur de la feuille en azote ou carbone

Méthodes de mesure de la diversité fonctionnelle :
exploration des indices de Mason et application au col du Lautaret

Introduction.....	1
1ère partie : Exploration des indices de diversité fonctionnelle de Mason	4
I. Matériel et méthodes	4
A. Présentation des indices de diversité fonctionnelle proposés par Mason	4
B. Données utilisées	7
1. Caractéristiques du site d'étude et parcelles choisies	7
2. Mesures de traits fonctionnels	7
3. Abondances et biomasses relatives pour une trajectoire	8
4. Communautés virtuelles	8
C. Plan d'expérience	10
1. Richesse fonctionnelle	10
2. Uniformité fonctionnelle	12
3. Divergence fonctionnelle	12
D. Méthodes de calcul des indices	14
1. Richesse et uniformité fonctionnelle	14
2. Divergence fonctionnelle	14
3. Tests statistiques	18
a) Comparaison des résultats obtenus par différentes méthodes.....	18
b) Séparation des trajectoires d'utilisation des terres par les indices.....	18
II. Résultats obtenus	20
A. Sensibilité des indices	20
1. FR, richesse fonctionnelle	20
2. FE, uniformité fonctionnelle	20
3. FD, divergence fonctionnelle.....	20
a) Sensibilité de l'indice à l'échelle fine : FD_{sp}	20
b) Utilisation de catégories de manière dirigée	24
c) Catégories formées par cluster.....	28
B. Efficacité des indices pour la quantification de la diversité dans les différentes trajectoires.....	30
1. Séparation des trajectoires	30
2. Comparaison des traits	30
3. Indices calculés avec les biomasses	32
4. Indices calculés en séparant les graminoides des dicotylédones	32
III. Discussion.....	32
A. Calcul des indices	34
B. Utilisation des indices.....	35
C. Recommandations	37
D. Perspectives	37

2ème partie : Une méthode rapide de mesure de la diversité fonctionnelle.....	38
I. Les outils utilisés	38
A. Les méthodes de mesure de traits	38
1. La méthode complète de relevés de traits	38
2. La méthode du relevé de trait (trait-transect method)	38
B. Les méthodes de mesure de biomasses	38
1. La méthode conventionnelle	38
2. La méthode de mesure de biomasse « Botanal »	39
a) Composition botanique	39
b) Biomasse	39
C. La méthode rapide de mesure de diversité fonctionnelle.....	39
1. Parcelles	41
2. Mesures d'abondance et de biomasse	41
3. Mesures de trait	41
II. Résultats du premier essai sur le terrain.....	43
1. Régressions linéaires de Botanal	43
2. Calcul de la richesse et de l'uniformité fonctionnelles	43
3. Calcul de la divergence fonctionnelle	43
a) Résultats pour l'abondance	43
b) Résultats pour la biomasse	45
4. Comparaison avec les résultats obtenus avec la méthode de VISTA	45
III. Discussion.....	45
Conclusion	46
Perspectives	48

Introduction

La **biodiversité** est une notion qui prend de plus en plus de place dans les préoccupations environnementales de la société, ce qui est mis en évidence par exemple par la signature de la Convention sur la diversité biologique par la plupart des pays. Le **fonctionnement des écosystèmes**¹ est lui-aussi considéré comme fondamental pour les services écosystémiques, étudiés en particulier lors du Millenium Ecosystem Assessment. Les théories écologiques prédisent que ces deux éléments sont directement dépendants (Diaz et Cabido 2001) : chaque espèce a un effet plus ou moins complémentaire des autres sur l'écosystème, et l'ensemble assure son bon fonctionnement. Cependant, cette relation reste floue et difficile à mettre en évidence empiriquement. De plus, la gestion des écosystèmes demande de mettre en place des **méthodes de mesure** (Mason et al. 2004), permettant d'évaluer l'état de ceux-ci, afin de quantifier les effets positifs ou négatifs des activités humaines. Mon travail est une contribution à la question : quelles mesures peut-on mettre en place pour évaluer la biodiversité objectivement ?

Les **indices** sont utilisés pour synthétiser les informations connues sur une communauté ou un écosystème et constituent donc une manière de mesurer la biodiversité. Beaucoup d'indices existent et sont actuellement utilisés pour la mesure du nombre d'espèces présentes dans l'écosystème, comme l'indice de Simpson ou l'indice STOC pour une application plus spécifique. Ils permettent par exemple de comparer différents écosystèmes, mais on peut aussi utiliser ces indices pour différentes applications : étudier la relation entre fonctionnement d'un écosystème et biodiversité, gérer un écosystème pour atteindre une certaine biodiversité, en faire des indicateurs de santé du milieu, etc.

Les indices utilisés actuellement sont basés sur la diversité spécifique. Mon étude s'intéresse à une autre composante de la biodiversité : la **diversité fonctionnelle**. La définition la plus récente de la biodiversité, qui provient du Millenium Ecosystem Assessment, y fait référence :

La diversité inclut à la fois le nombre et la composition des génotypes, espèces, types fonctionnels et unités paysagères dans un système donné

L'écologie fonctionnelle propose de prendre en compte la ressemblance entre les espèces pour expliquer en particulier le fonctionnement des écosystèmes. On y considère des groupes d'espèces qui sont **fonctionnellement** semblables (PFT, plant functional types), c'est-à-dire

¹ Flux de matière et d'énergie à travers les composants biotiques et abiotiques d'un écosystème. Le fonctionnement inclut les processus écosystémiques comme la production primaire, les transferts trophiques, etc.

qui agissent/réagissent de la même manière sur/à l'écosystème dont elles font partie (Lavorel et Garnier 2002).

La fonctionnalité des espèces est reflétée par les mesures de traits (e.g. Tilman et al 2001). Ces traits peuvent être morphologiques, comme la taille de l'espèce, reproducteurs, comme le mode de reproduction, écophysiologicals, comme la teneur en RubisCo, etc. Ils sont le reflet de stratégies de survie ou de colonisation des espèces. On différencie les traits « hard », qui donnent une explication beaucoup plus précise du fonctionnement (par exemple la teneur en RubisCo des chloroplastes) mais sont difficiles à obtenir. Au contraire, les traits « soft » sont moins directement reliés au fonctionnement, mais sont plus faciles à obtenir (par exemple la surface spécifique des feuilles pour la photosynthèse). Les exemples ci-dessus montrent aussi que les traits peuvent être catégoriels (par exemple le type de reproduction) ou continus (par exemple la taille). Une valeur de trait est appelée **attribut** en terminologie fonctionnelle.

Une première approche pour mesurer la diversité est de ne prendre en compte que la moyenne des attributs (Lavorel et Garnier 2002), en utilisant par exemple la méthode de trait agrégé (Garnier et al. 2004). L'hypothèse est que les espèces dominantes ont un effet bien plus important sur la diversité que les autres (Grime 1998). La moyenne pondérée par les fréquences relatives suffit à obtenir un bon indicateur pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème. Une autre approche consiste à dire qu'il faut intégrer toutes les espèces dans la mesure, car chacune a un rôle dans l'écosystème (Tilman et al., 2001). C'est aussi le débat entre redondance (qui suppose que plusieurs espèces jouent le même rôle, pouvant ainsi se remplacer mutuellement) et complémentarité (toutes sont différentes et leurs actions se complètent) (Schulze et Mooney 1993). Les indices permettront peut-être de créer une « rencontre » entre les deux approches, car la réalité est probablement un subtil mélange entre ces deux pensées.

Le nombre d'indices proposés dans la littérature est déjà assez important : Functional Group Richness, Functional Attribute Diversity (Walker et al. 1999), Functional Diversity (Petchey & Gaston 2002), FDvar (Mason et al. 2003), Functional Regularity (Mouillot et al. 2005), Entropie quadratique (Rao 1982, Botta-Dukát 2005). Chaque indice proposé se base sur différentes manières de mesurer la biodiversité et sur l'utilisation d'un ou plusieurs traits pour la mesure. Cependant, Mason (2003) note qu'un certain nombre de critères doivent être respectés pour construire un indice. Il teste les différents indices selon ces critères pour évaluer leur pertinence, en déterminant les avantages et inconvénients de chacun. D'après

cette étude, j'ai choisi de m'intéresser aux indices de Mason et al. (2005), qui comportent de plus l'avantage de mesurer différentes composantes de la diversité fonctionnelle.

Beaucoup d'analyses théoriques ont été faites sur les indices existants (Petchey et Gaston 2006, Ricotta 2006, Petchey et al. 2004, Purvis and Hector 2000). Elles donnent des réponses intéressantes sur les indices à utiliser ou sur les améliorations possibles des indices, mais les indices ont été très peu appliqués à des jeux de données réels pour analyser leur sensibilité ou les différentes manières de les calculer.

D'autre part, les données obtenues lors des campagnes de mesures de traits sur le terrain sont un reflet de la communauté, mais on n'aura jamais les valeurs de tous les individus. Il faut alors réfléchir à l'utilisation des données dans les calculs. C'est une question à laquelle je vais m'intéresser, d'abord en utilisant des données préexistantes, ensuite en définissant quelle sorte de données j'aurais besoin pour le calcul des indices de manière plus pratique et en appliquant une nouvelle méthode, actuellement en test, pour les obtenir.

De façon plus détaillée, les objectifs de mon travail au laboratoire d'écologie alpine (LECA) sont donc :

- *comprendre le fonctionnement des indices de Mason ;*
- *savoir comment les calculer pratiquement avec les données disponibles ;*
- *explorer s'il existe des méthodes pour simplifier les calculs ;*
- *déterminer si les trois indices sont à utiliser ensemble ou si l'un est plus intéressant à utiliser que les autres et pourquoi ;*
- *tester une méthode de terrain pour obtenir les informations nécessaires et évaluer sa pertinence et sa rapidité.*

1ère partie : Exploration des indices de diversité fonctionnelle de Mason

La première partie de mon projet consiste à tester différentes manières de calculer les indices de diversité proposés par Mason et al. (2005). Je souhaite étudier leur effet sur la valeur de biodiversité donnée par ces indices pour différentes communautés végétales étudiées dans les prairies du col du Lautaret (Quétier et al. 2006).

I. Matériel et méthodes

A. Présentation des indices de diversité fonctionnelle proposés par Mason

Dans son article « Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity », Mason introduit les trois concepts :

- d'uniformité fonctionnelle (FE, functional evenness),
- de richesse fonctionnelle (FR, functional richness),
- de divergence fonctionnelle (FD, functional divergence)

Ce sont les pendants des mêmes concepts appliqués aux espèces (Purvis and Hector 2000).

Définition : La diversité fonctionnelle est la valeur et la gamme de valeurs des traits fonctionnels des organismes d'un écosystème donné.

- pour démontrer les liens entre diversité fonctionnelle et processus écosystémiques, assemblages biologiques, etc., il faut pouvoir mesurer la diversité fonctionnelle.

Différentes démarches sont possibles pour cette mesure:

- la formation de groupes fonctionnels (plant functional type, PFT)

On détermine, grâce aux connaissances biologiques sur les espèces et aux ressemblances entre elles pour certains traits, des groupes fonctionnels. Le nombre de groupes fonctionnels présents permet alors de mesurer la diversité dans le site étudié.

Cependant, cette méthode pose problème car la formation des groupes reste subjective. De plus, elle est théoriquement inférieure à la mesure continue des traits (Mason et al. 2005).

- le concept de niche écologique

Deux aspects de la niche écologique peuvent être distingués (Wilson 1999) :

- l'utilisation des ressources (α -niche) : la complémentarité des espèces permet d'utiliser toutes les ressources de l'écosystème ;
- la réponse environnementale (β -niche) : les espèces, en répondant différemment aux perturbations, jouent un rôle tampon contre les variations climatiques par exemple.

L'idée est ici d'utiliser la distribution des attributs dans une niche comme mesure de la diversité. On utilise pour cela la **présence** de l'attribut dans la niche écologique, sa **fréquence** (abondance ou biomasse relative) et la **ressemblance** entre les attributs. Ces distinctions correspondent aux différentes composantes de la diversité : la richesse, l'uniformité et la divergence. Ces composantes sont perpendiculaires, donc indépendantes, et s'appliquent au même niveau d'organisation (celui de l'espèce).

Les trois indices correspondants sont alors :

- **FR, la richesse fonctionnelle**, est la part de niche occupée : $FR_{ci} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$

où SF_{ci} = espace de niche occupé par la communauté i et R_c = gamme absolue de l'attribut c

Pour cet indice, même si la fréquence est faible, ce qui importe est la présence de l'attribut.

- **FE, l'uniformité fonctionnelle**, est l'uniformité de la distribution de la fréquence dans l'espace de niche occupé. Pour la calculer, on divise l'espace de niche occupé en un grand nombre de catégories et on lui applique un indice d'uniformité. L'indice d'uniformité que j'ai choisi ici est l'indice E_{var} , conseillé pour un usage général (Smith and Wilson, 1996) :

$$\text{Indice d'uniformité } E_{var} : \quad E_{var} = 1 - \frac{2}{\pi} * \text{Arc tan} \left[\frac{\sum_{s=1}^S \left(\ln(x_s) - \frac{\sum_{t=1}^S \ln(x_t)}{S} \right)^2}{S} \right]$$

où S = nombre d'espèces fonctionnelles (nombre d'attributs) et x_s = fréquence de l'attribut s

On suppose ici que la distribution des ressources est uniforme dans l'espace de niche, une FE faible indique donc que certaines parties de la niche, même si elles sont occupées, sont sous-utilisées. L'hypothèse émise alors est que ceci tend à diminuer la productivité et la stabilité et augmente les possibilités d'invasion (espèces invasives) (Hooper et al. 2005).

- **FD, la divergence fonctionnelle**, est le degré auquel la distribution de la fréquence de l'attribut dans l'espace de niche maximise la variation des attributs de la communauté

entière :

$$FD = \frac{2}{\pi} * \text{Arc tan} \left[5 * \sum_{i=1}^N \left[\left(\ln(c_i) - \overline{\ln(x)} \right)^2 * A_i \right] \right]$$

où N = nombre de catégories, c_i = attribut c pour la catégorie i , A_i = fréquence relative de la catégorie i et $\overline{\ln(x)}$ = moyenne, pondérée par la fréquence, des attributs, pour la catégorie i .

On suppose ici que des espèces dont les attributs sont différents pourront utiliser des ressources différentes et seront donc complémentaires.

Figure 1 : Photo du site d'étude : l'adret de Villar d'Arène



Photo : Fabien Quétier

Tableau 1 : Trajectoires d'utilisation des terres du site d'étude

Trajectoire	Histoire des pratiques agricoles
1	Terrasse anciennement labourée, aujourd'hui fauchée et régulièrement fertilisée
2	Terrasse anciennement labourée, aujourd'hui fauchée et non fertilisée
3	Terrasse anciennement labourée, puis fauchée, aujourd'hui pâturée
4	Parcelle n'ayant jamais été labourée, toujours fauchée
5	Parcelle n'ayant jamais été labourée, autrefois fauchée, aujourd'hui pâturée

B. Données utilisées

1. Caractéristiques du site d'étude et parcelles choisies

Les données exploitées pour mon étude ont été acquises en 2003-2004, dans le cadre du projet européen VISTA (Vulnerability of Ecosystem Services to Land Use Change in Traditional Agricultural Landscapes). Ce projet cherchait à estimer les biens et services rendus par différents types de milieux ruraux reposant sur une agriculture traditionnelle, ainsi que leur vulnérabilité face aux changements d'utilisation des terres.

J'ai utilisé les données de l'un des 11 sites choisis pour ce projet, celui de l'adret de Villar d'Arène (*Fig. 1*), dans le Hautes-Alpes (05). Il se trouve dans l'étage subalpin, entre 1200 et 2000 mètres d'altitude. Le paysage est dominé par des prairies en terrasses, qui témoignent d'une ancienne activité agricole intense. Aujourd'hui, ce sont les activités d'élevage, avec la fauche et le pâturage, qui dominent, bien que quelques cultures subsistent, permettant une production locale. La proximité du Parc National des Ecrins et le classement en zone Natura 2000 (site Lautaret-Combeynot-Ecrins) obligent aussi le maintien de la fauche. C'est un espace d'une très grande richesse floristique : on estime que près de 1500 plantes différentes sont présentes à proximité du col du Lautaret, ce qui constitue un tiers de la richesse floristique du territoire français métropolitain. Le projet s'intéresse plus spécifiquement aux prairies subalpines.

On appelle « trajectoire d'utilisation des terres » l'histoire des pratiques agricoles réalisées sur une parcelle donnée (*Tabl. 1*). Pour étudier les effets de ces pratiques sur la diversité, nous avons choisi trois parcelles représentatives de chaque trajectoire, qui constituent des répétitions, nécessaires au test statistique des effets. Ces parcelles ont été choisies afin de limiter les variations inter et intra parcelles et après accord des agriculteurs concernés. Il y a 5 trajectoires et donc 15 parcelles, qui correspondent à différents usages. On pose comme hypothèse, au vu des différences de composition des prairies, qu'elles sont différentes au niveau fonctionnel aussi. On voudrait alors vérifier que les indices nous permettent de mettre en évidence cette différence.

2. Mesures de traits fonctionnels

Les traits que j'ai utilisés sont des traits foliaires : la teneur en matière sèche de la feuille (LDMC, Leaf Dry Matter Content) et sa teneur en azote (LNC, Leaf Nitrogen Content), morphologiques : la hauteur d'inflorescence (IH, Inflorescence Height) (*Fig. 2*) ou liés à la

reproduction : la masse des graines (SW, Seed Weight). Ils ont été mesurés en 2003 selon le protocole standardisé décrit par Cornelissen et al. (2003).

La LDMC est le rapport du poids sec de la feuille (en mg) sur le poids frais de cette même feuille (en g). Ce trait donne une approximation de la densité des tissus foliaires et est corrélé à la stratégie de conservation des nutriments au sein de la plante (Garnier et al., 2004). La LNC a été mesurée par des analyses chimiques. Elle reflète la stratégie de gestion des nutriments de la plante (Wright et al. 2004). Ces traits foliaires semblent répondre aux gradients de ressources du sol et révèlent des stratégies de gestion des ressources de la plante (Lavorel et Garnier, 2002). Les traits morphologiques apparaissent bien corrélés à la réponse des espèces aux perturbations (Lavorel et al., 1997) et les traits liés à la reproduction reflètent la stratégie de dispersion de la plante.

L'ensemble des traits d'une espèce décrit globalement la « stratégie » des plantes et leur adaptation au milieu physique (Westoby 1998, Westoby et al. 2002).

3. Abondances et biomasses relatives pour une trajectoire

Lors des campagnes de VISTA, les abondances des espèces relevées ont été évaluées pour chaque parcelle le long de trois transects linéaires de 8 mètres de long, en prenant une mesure tous les 20 cm (Quétier 2006). Ces protocoles ont été établis sur la base des relevés passés (pour les transects linéaires, Daget et Poissonet 1969) et de la littérature (pour la biomasse, Wiegert 1962) et sont sensés être représentatifs. On calcule les abondances relatives par parcelle, puis par trajectoire en prenant la moyenne des 3 parcelles de la trajectoire.

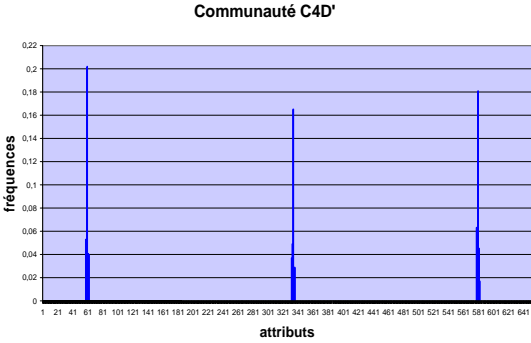
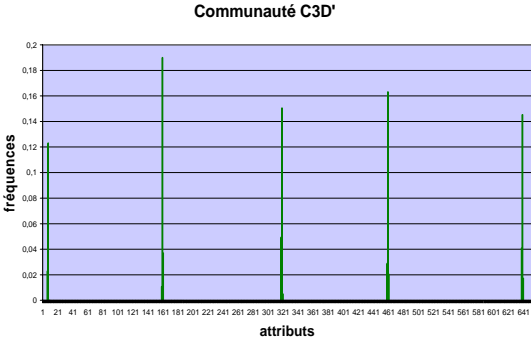
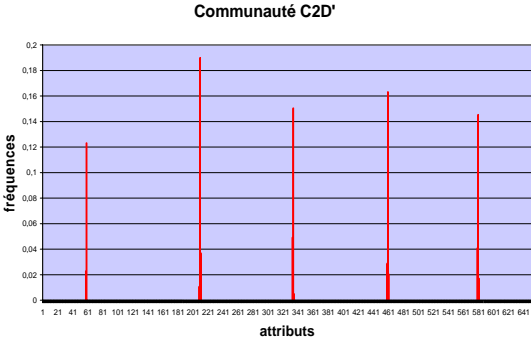
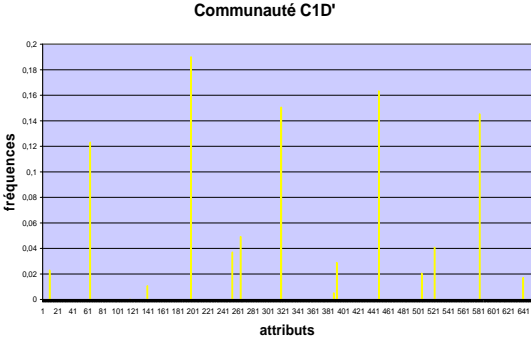
Les biomasses ont été obtenues en coupant à ras à la fois les plantes et la litière contenues dans des quadrats de 50*50cm, puis en triant la biomasse à l'espèce. La pesée de chacune de ces parties donne la biomasse pour chacune des espèces.

NB : Par la suite, j'utilise les **abondances** des espèces pour faire les calculs de sensibilité des indices, sauf indication contraire.

4. Communautés virtuelles

Pour bien comprendre la sensibilité des indices, j'ai construit des communautés virtuelles, constituées de données obtenues de manière contrôlée. Elles m'ont permis de manipuler plus facilement les **attributs** et les **fréquences** afin de bien comprendre la sensibilité des indices. Les attributs de 15 individus ont été générés dans une gamme de valeur allant de 0 à 6,5 (choix au hasard). Les valeurs de quantités ont été générées d'abord aléatoirement, puis ajustées afin d'obtenir un total de 100%, contenant ou pas des **dominances** (des attributs sont dominants s'ils sont plus fréquents que les autres).

Figure 2 : Communautés virtuelles utilisées pour l'étude des indices



J'ai construit plusieurs **familles de communautés**. Dans chacune, il y a cinq communautés différentes, qui ont chacune les caractéristiques de la famille et qui constituent les répétitions. La première famille de communautés évaluée, C0, contient des attributs complètement aléatoires et des fréquences régulièrement réparties.

J'ai ensuite utilisé des communautés dont les attributs étaient contraints (*Fig. 2*)². J'ai choisi cinq attributs, répartis entre 0 et 6,5, constituant les « valeurs principales ». Ces valeurs principales sont chacune entourées de deux « valeurs secondaires », plus ou moins proches de la principale. La première communauté (C1) contient des attributs régulièrement répartis entre 1 et 6,5, les valeurs secondaires étant alors relativement éloignées de la principale. La deuxième (C2), est caractérisée par des attributs principaux identiques à ceux de C1, mais où les valeurs secondaires sont plus regroupées vers celle-ci. La troisième (C3) a la même gamme de valeurs que C1, et avec le même regroupement que C2, mais ses valeurs principales (sauf la médiane) ne sont pas respectées. C4 contient la même gamme d'attributs, la même valeur médiane et le même rapprochement que C2, mais autour de 3 attributs seulement (C2 a 5 attributs principaux).

Dans ces communautés, j'ai utilisé différentes distributions de fréquences : sans dominance (S) ou avec dominance (D, si les dominances correspondent à un attribut aléatoire et D', si elles correspondent aux valeurs principales d'attribut), formant des pics de dominance rapprochés (P, de 0 à 4 valeurs d'écart) ou éloignés (E, de 9 à 13 valeurs d'écart).

C. Plan d'expérience

Je veux tout d'abord évaluer la sensibilité des indices aux différentes communautés virtuelles, afin de comprendre comment les utiliser par la suite sur des communautés réelles.

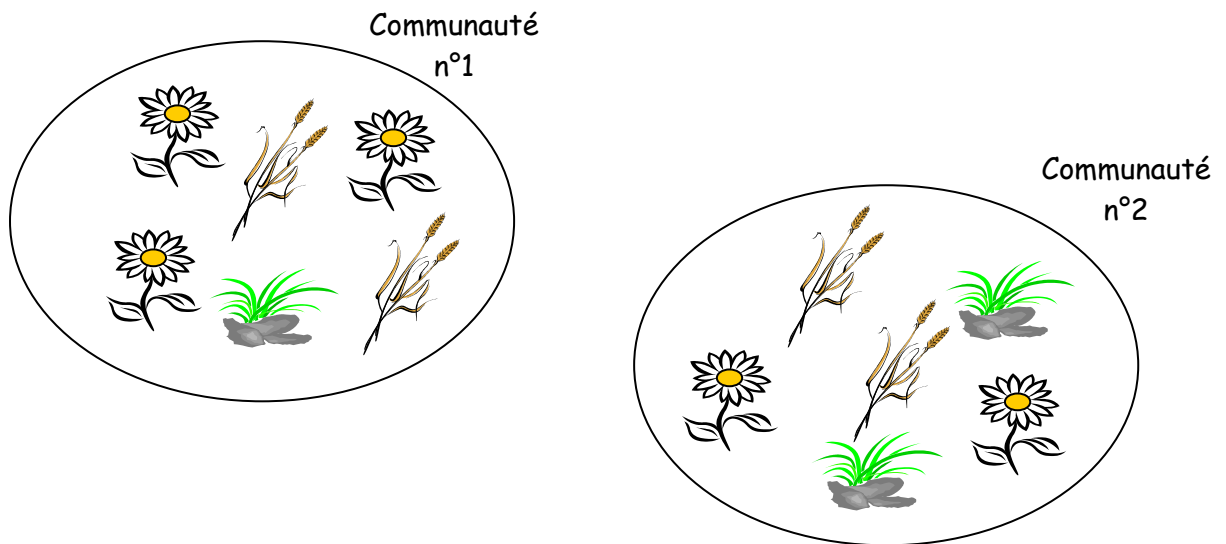
1. Richesse fonctionnelle

La richesse fonctionnelle (*Fig. 3*) mesure quels attributs sont présents dans la communauté, indépendamment de leur fréquence. Pour celle-ci, on aimerait vérifier si elle répond correctement à l'augmentation ou au retrait d'une espèce dans la communauté. En effet, c'est la critique principale faite à beaucoup d'indices de richesse. Je veux alors vérifier si :

- 1) *l'ajout d'un individu différent aux individus de la communauté augmente bien la FR*
- 2) *l'ajout d'une espèce identique garde effectivement la FR constante*

² La notation pour une famille de communautés est la combinaison entre le chiffre représentant la distribution des attributs et de la lettre, représentant la distribution des fréquences, ici la communauté contient une distribution d'attributs C0, sans dominance, elle est donc notée C0S.

Figure 3 : Richesse et Uniformité fonctionnelles : FR et FE



Dans ces deux communautés, le nombre d'espèces avec le même attribut pour la hauteur est le même, mais pas leurs abondances respectives.
Donc $FR(1) = FR(2)$, mais $FE(1) \neq FE(2)$

2. Uniformité fonctionnelle

Cet indice mesure si la communauté est dominée par certains attributs ou pas. *Je veux vérifier cette affirmation.* Le choix de l'indice E_{var} se base sur la recommandation de Smith et Wilson (1996). Dans leur article, les auteurs comparent différents indices d'uniformité selon 14 critères, qu'un indice d'uniformité doit remplir. E_{var} remplit tous les critères considérés. Il compare en fait la fréquence de chaque attribut à la fréquence moyenne dans la communauté, $\sum_{t=1}^S \frac{\ln(x_t)}{S}$ (Fig. 5). Il ne prend pas en compte explicitement les attributs, c'est-à-dire que deux communautés dont les attributs diffèrent, mais où le même nombre d'attributs dominant, auront la même FE (Fig. 5). Je l'ai étudié très rapidement, car l'article de Smith et Wilson est très complet.

3. Divergence fonctionnelle

Cet indice doit mesurer si les individus de la communauté ont des attributs qui se ressemblent. FD correspond, plus intuitivement, à la probabilité, en prenant deux individus au hasard, qu'ils se ressemblent pour le trait considéré (Fig. 4). Il prend en compte à la fois les attributs des individus et leur fréquence. L'indice proposé par Mason compare chaque attribut à une moyenne logarithmique, $\overline{\ln(x)}$, ce qui mesure la similarité entre cet individu et le reste de la communauté pour le trait considéré.

Les communautés virtuelles que j'ai constituées ont des caractéristiques qui me permettent d'évaluer la sensibilité de FD à différents paramètres, pour savoir s'il sépare bien des communautés :

- 1) *qui ont des distributions de fréquences différentes, les communautés CxS et CxD,*
- 2) *qui ont des gammes de valeurs différentes, C1 et C2,*
- 3) *qui ont des attributs proches ou éloignés, CxP et CxE,*
- 4) *où les attributs sont très marqués de celles où ils le sont peu, C2, C3 et C4, par rapport à C1.*

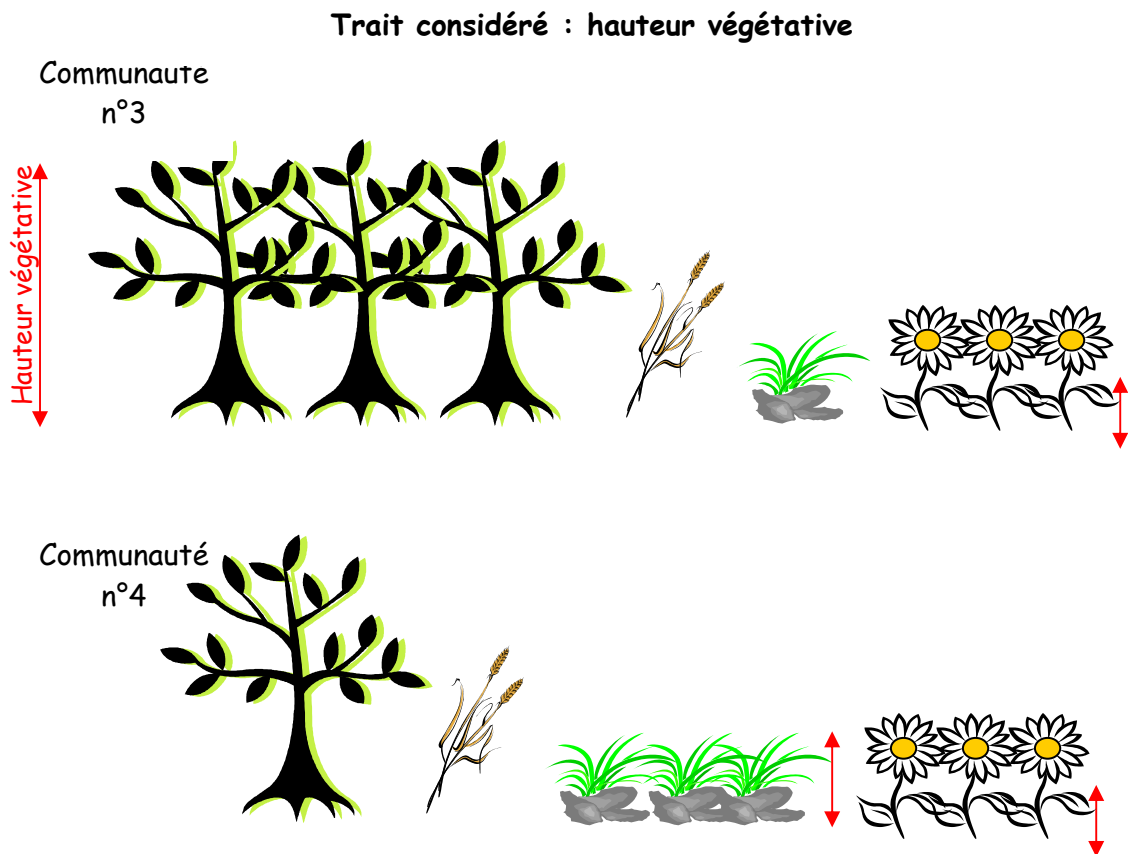
On veut aussi connaître :

- 5) *l'importance relative des différents paramètres, grâce aux différentes communautés.*

Et enfin connaître sa sensibilité aux méthodes de calcul (cf. ci-après) :

- 6) *en utilisant ou pas des catégories (nombre et type de catégories),*
- 7) *selon le type et le nombre de catégories.*

Figure 4 : Divergence fonctionnelle, FD



Dans ces deux communautés, la richesse est la même, l'uniformité aussi, mais pas la divergence, car les espèces qui ont des attributs proches pour la hauteur ne sont pas du tout les mêmes.

Donc $FR(3)=FR(4)$, $FE(3)=FE(4)$, mais $FD(3) \neq FD(4)$

D. Méthodes de calcul des indices

1. Richesse et uniformité fonctionnelle

Plusieurs méthodes sont possibles pour calculer FR, car on peut utiliser :

- le **nombre d'attributs**, mais on omet alors la proximité des attributs entre eux ;
- la **gamme de valeurs des attributs** (la différence entre les valeurs extrêmes) ;

Il faut ensuite choisir la valeur de référence utilisée (R_c dans la formule), afin d'obtenir un indice entre 0 et 1 :

- soit la **valeur maximale** lors de l'étude, mais ceci pose ensuite problème si on veut comparer différentes études ;
- soit une valeur maximale calculée à partir de données bibliographiques sur les **valeurs possibles** du trait dans une communauté herbacée.

Ici, j'ai choisi de le calculer en utilisant la gamme de valeurs des attributs et en prenant comme référence celle de toutes les communautés de l'étude.

Le calcul de l'uniformité n'est pas détaillé, car il ne présente pas de difficultés.

2. Divergence fonctionnelle

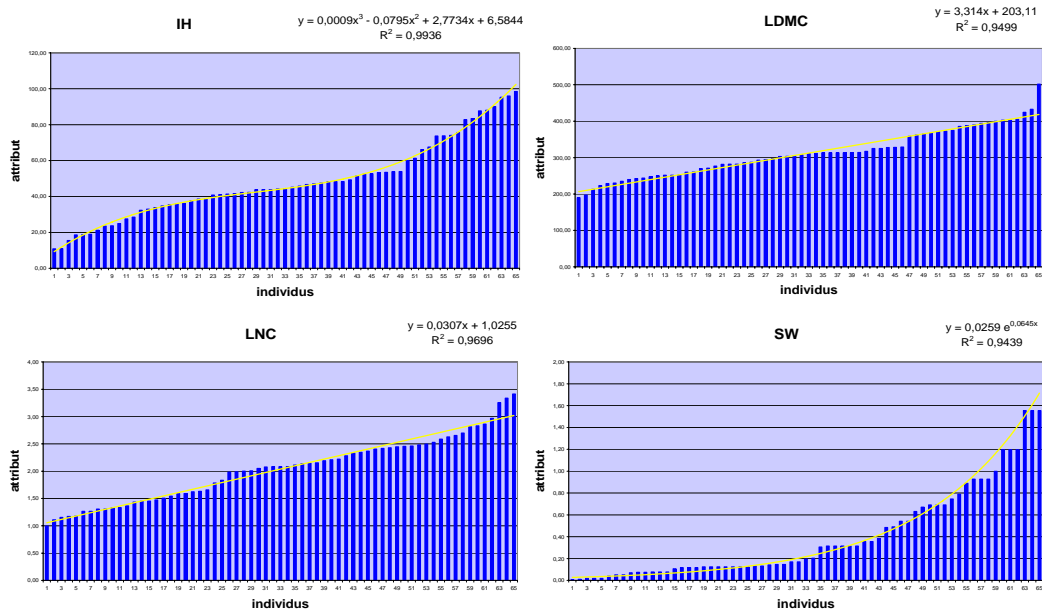
On utilise pour cette mesure des catégories de caractère fonctionnel (Mason et al. 2005). On peut interpréter ces catégories de plusieurs manières :

- soit en prenant **chaque attribut** mesuré comme une catégorie
- soit en **regroupant** les attributs en catégories, qu'on doit alors déterminer.

L'idéal serait bien évidemment de mesurer les attributs de tous les individus présents, de manière à avoir un relevé exhaustif des attributs et de la fréquence de chacun. Ceci demanderait cependant une charge de travail beaucoup trop importante sur le terrain. Pour les mesures de VISTA, on a pris en compte les espèces dominantes jusqu'à atteindre environ 80% de la biomasse totale (Pakeman and Quasted 2006, Garnier et al. 2004). On remarque que les données récoltées sur le terrain constituent de fait des catégories, chacune correspondant à une espèce. En effet, dans la méthode utilisée, l'attribut correspondant à chaque espèce est une moyenne des attributs de 10 individus (Cornelissen et al. 2003). La FD obtenue est donc biaisée par l'espèce. C'est la valeur qu'on retiendra comme **référence** par rapport aux autres méthodes, car c'est l'échelle la plus fine qu'on puisse obtenir ici. On la note FD_{sp} . La méthode de terrain présentée en deuxième partie permet de faire abstraction de ce biais, car elle ne se préoccupe plus des espèces, mais seulement des individus.

Le regroupement des données permet de simplifier les calculs et permettrait éventuellement d'alléger le travail de terrain, mais pose plusieurs questions d'application. Il faut en effet, pour

Figure 5 : Distribution des 4 traits dans les données VISTA



IH : distribution polynomiale

LDMC et LNC : distribution linéaire, on utilisera à priori des catégories régulières

SW : distribution exponentielle, on utilisera à priori des catégories géométriques

Tableau 2 : Catégories utilisées dans l'étude

catégories	nombre de groupes	échelle	quantités
régulières	3	par trajectoire par parcelle	abondance
par quantile	5		biomasse
géométriques	7		

former des catégories, faire beaucoup plus de choix, souvent subjectifs (Petchey & Gaston 2006). J'ai testé ici un certain nombre des choix nécessaires :

➤ **Les catégories utilisées**

L'idée de faire des catégories permet de construire un « **type fonctionnel** » rassemblant plusieurs espèces qui ont des attributs fonctionnels semblables. C'est aussi l'idée des PFT présentés en introduction.

Pour faire des catégories rassemblant les espèces taxonomiques, on doit répondre à certaines interrogations : comment assigner les espèces à une catégorie, combien de catégories former, comment les délimiter ? Pour finir, il faut bien sûr vérifier si cette méthode est plus intéressante ou pas que celle correspondant aux espèces.

J'ai utilisé plusieurs méthodes pour construire des catégories : d'abord en constituant les groupes selon des critères définis préalablement, ensuite en utilisant une méthode mathématique de détermination des groupes (cluster).

➤ **Les catégories établies selon des critères prédéfinis**

Plusieurs possibilités existent (*Fig. 5*):

- une classification **régulière**, où on divise la gamme de valeurs du trait en un certain nombre de catégories égales, par exemple en des plantes petites, moyennes ou grandes ;
- une classification par **quantile**, où on met dans chaque catégorie le même nombre d'espèces. Ceci est théoriquement plus robuste, mais les catégories sont moins interprétables et elles varient selon le jeu de données utilisé ;
- une classification **géométrique**, qui permet de considérer des communautés où la précision nécessaire diffère selon l'attribut, par exemple si beaucoup de plantes sont petites (précision nécessaire élevée) et peu sont grandes (précision plus faible suffisante)

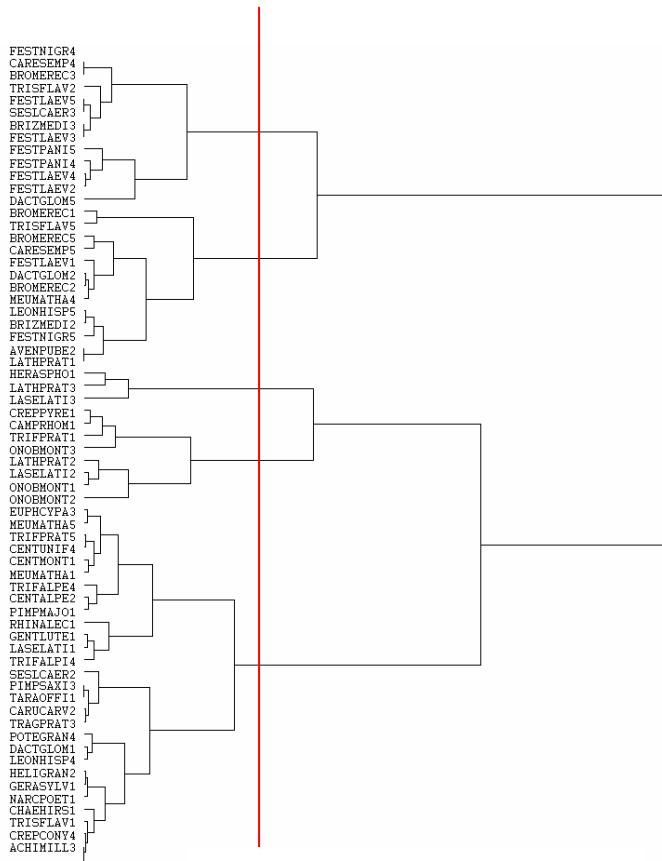
La question suivante est de déterminer le nombre de catégories utilisées pour séparer les données. Dans les parcelles VISTA, on a mesuré les traits de 39 espèces (avec au plus 18 espèces présentes dans une même parcelle) ; j'ai choisi de séparer les données en 3, 5 et 7 groupes de valeurs, afin d'étudier la sensibilité de l'indice à ce paramètre.

Enfin, on peut calculer les indices à l'échelle de la parcelle ou à l'échelle de la trajectoire et on peut utiliser des données d'abondance ou de biomasse (*Tabl. 2*).

➤ **Choix d'une méthode de classification statistique**

On veut séparer les espèces en maximisant la différence inter-groupes et en minimisant la différence intra-groupe. Plusieurs méthodes de classification existent pour délimiter les groupes dont on a besoin : les clusters, les arbres de décision, les analyses discriminantes, les réseaux de neurones, la méthode du k^{ième} voisin, etc. (Kiang 2002).

Figure 6 : Cluster des espèces
présentes sur les parcelles
VISTA pour le trait LNC



Limite pour obtenir 5 groupes

J'ai choisi d'utiliser un **cluster** des espèces (Fig. 4), en fonction de la distance entre leurs attributs, qui permet de bien séparer les espèces dont les attributs sont proches ou éloignés. Cette méthode a l'avantage de ne pas nécessiter de décision préalable sur le nombre de groupes obtenus et est assez simple d'utilisation.

Le cluster a été effectué grâce au logiciel ADE-4 (Thioulouse et al. 1997). J'ai choisi d'utiliser une distance euclidienne, adaptée aux variables quantitatives et un « single linkage » (si x et y sont regroupés dans un même groupe, alors la distance entre ce groupe et un élément z est la distance minimale entre x et z ou y et z) qui correspond le mieux à mes données.

3. Tests statistiques

a) Comparaison des résultats obtenus par différentes méthodes

Lors des comparaisons, on peut comparer les indices, les parcelles, ou les résultats obtenus par les méthodes de calcul. Ici, je me suis surtout intéressée aux méthodes de calcul, afin de voir si celles-ci ont un effet sur les résultats de diversité et de faire des recommandations sur l'utilisation des indices et leur calcul pratique.

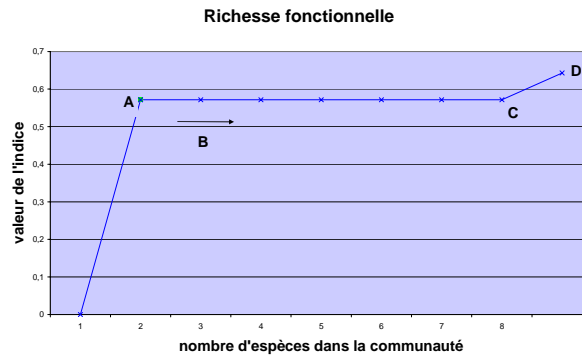
J'ai utilisé des méthodes statistiques pour valider les résultats que j'ai obtenus :

- le **test de Friedman**, qui permet de tester si les rangs sont les mêmes pour les différents calculs. C'est un test non-paramétrique. La donnée est une matrice qui contient les valeurs de chaque calcul (par exemple chaque trajectoire) en colonne et de chaque méthode en ligne. Il donne à chaque valeur des lignes un rang, puis fait leur somme pour chaque colonne et teste si la distribution de ces sommes est aléatoire ou pas. Si elle ne l'est pas, la matrice est rangée de la même manière pour toutes les méthodes. L'hypothèse nulle est que la distribution est aléatoire ;
- le **test de corrélation de Spearman** est une corrélation de rang, c'est-à-dire qu'il permet de mesurer à quel point les rangs de deux variables varient simultanément. Il est le plus adapté à mes données par rapport à d'autres tests de corrélation, puisqu'il donne moins de poids aux rangs proches entre eux. Or, je considère que quand ces valeurs d'indice sont très proches (donc ont un rang proche), l'indication donnée par cet indice est semblable pour les deux communautés d'herbacées.

b) Séparation des trajectoires d'utilisation des terres par les indices

J'ai testé statistiquement, grâce au logiciel R-2.2.1, l'efficacité des indices pour séparer les différentes trajectoires. J'ai pour cela utilisé des **ANOVA** (analyse de la variance), qui permettent de tester si on peut séparer des groupes de parcelles en comparant leurs moyennes. Elles nécessitent cependant de valider les hypothèses de normalité, d'indépendance et

Figure 7 : Valeurs de FR pour différentes communautés, en fonction du nombre d'espèces



La gamme de valeur du trait est 7 (les attributs possibles sont entre 0 et 7)

- A** : en bleu : Communauté de deux espèces, dont les attributs valent 1 et 5
en vert : Communauté de deux espèces, dont les attributs valent 0,5 et 4,5.
- B** : Ajout d'une espèce à la fois, dont la valeur d'attribut est 1 ou 5.
- C** : Ajout d'une espèce dont la valeur d'attribut est entre 1 et 5.
- D** : Ajout d'une espèce dont l'attribut vaut 0,5.

d'homoscédasticité³, qui ne sont pas forcément réalisées. Pour pallier ceci, j'ai aussi utilisé le **test de Kruskal-Wallis** (noté test KW), qui est le test équivalent, mais non-paramétrique.

On peut séparer les trajectoires en les prenant toutes en compte, ou en les séparant selon les différences dans l'utilisation des terres (*Tabl. 1*) : un groupe (1, 2, 3) et un groupe (4, 5), enfin on peut séparer les trajectoires à l'intérieur de chacun de ces deux groupes.

II. Résultats obtenus

A. Sensibilité des indices

Pour bien comprendre le fonctionnement des indices et leur sensibilité, j'ai tout d'abord utilisé les communautés virtuelles, ce qui me permet de contrôler la communauté sur laquelle je réalise les calculs d'indice et de tester des hypothèses.

1. FR, richesse fonctionnelle

Grâce à l'utilisation de la gamme de valeurs de trait, FR augmente ou reste constant lors de l'ajout d'un individu, puisque seules les valeurs extrêmes sont prises en compte (*Fig. 7*).

On remarque cependant que si un nouvel attribut est ajouté qui s'intercale entre des valeurs déjà présentes, FR n'augmente pas.

2. FE, uniformité fonctionnelle

On veut évaluer comment l'indice d'uniformité répond à différentes communautés, comportant des dominances ou pas.

FE donne des valeurs élevées quand les abondances sont réparties très régulièrement et des valeurs plus faibles quand les communautés sont dominées par certains attributs (Tabl.3 ①).

On note que, par définition, la position de la dominance sur la gamme d'attributs n'est pas du tout prise en compte par cet indice (*Tabl. 3 ②*). Ceci implique que deux espèces dominantes proches ou éloignées fonctionnellement ont le même effet sur l'indice (cf. *Fig. 4*).

3. FD, divergence fonctionnelle

a) Sensibilité de l'indice à l'échelle fine : FD_{sp}

L'indice, pour la famille C0S et C0D, utilise l'ensemble des valeurs possibles (de 0 à 1) (*non présenté*). C'est le résultat auquel on s'attend, puisque les communautés sont aléatoires.

La distribution des fréquences joue un rôle : pour C0D, la FD_{sp} est inférieure à celle de la famille C0S (*Tabl. 3 ③*). C'est la réponse voulue, puisque pour des attributs répartis de

³ Egalité des variances entre les populations

Tableau 3 : Moyenne et écart-type, sur les 5 communautés de chaque famille, des indices obtenus avec les communautés virtuelles

Indice	Communauté virtuelle	Moyenne	Ecart-type	Comparaison
FE	CxS	0,68339186	0,15380221	① FE(CxS) > FE(CxD1) > FE(CxD5)
	CxD (1 attribut dominant)	0,23394381	0,04593416	
	CxD (5 attributs, répartis, dominants)	0,20413624	0,03700799	② FE(CxD5r _{ép}) = FE(CxD5pr)
	CxD (5 attributs, proches, dominants)	0,20413624	0,03700799	
FD	COS	0,73310344	0,14481177	③ FD(COS) > FD(COD2)
	COD (2 attributs dominants)	0,6877487	0,10614762	
	Gamme large	0,93192763	0,03392523	④ FD(g.large) > FD(g. restr.)
	Gamme restreinte	0,1899115	0,00449197	
	C1E	0,86033235	0,0542887	⑤ FD(CxE) > FD(CxP)
	C2E	0,85906206	0,00799857	
	C3E	0,96806264	0,0064184	
	C1P	0,7329194	0,14951444	
	C2P	0,61883849	0,010403568	
	C3P	0,86791771	0,11068915	⑥ FD(C3S) > FD(C1S) > FD(C2S)
	C1S	0,91411771	0,01685818	
	C2S	0,8015701	0,00802211	
	C3S	0,95556133	0,00932879	
	C4S	0,85968551	0,00596565	⑦ FD(C4S) > FD(C2S)
	C1D'	0,90051168	0,3362518	⑧ FD(C3D') > FD(C1D') >FD(C2D')
	C2D'	0,81162693	0,02095836	
	C3D'	0,95772475	0,01348568	

manière identique, on considère qu'une communauté où un seul attribut est très dominant est moins diverse qu'une communauté où plusieurs attributs ont une fréquence élevée.

J'ai ensuite testé la gamme de valeurs de trait. Je suppose que si elle est restreinte, l'indice donnera des valeurs beaucoup plus faibles que si elle est large. Cette hypothèse a été testée pour deux gammes : entre 2 et 4,5 et entre 0 et 6,5. L'indice calculé est effectivement plus élevé pour une gamme large (Tabl.3 ④).

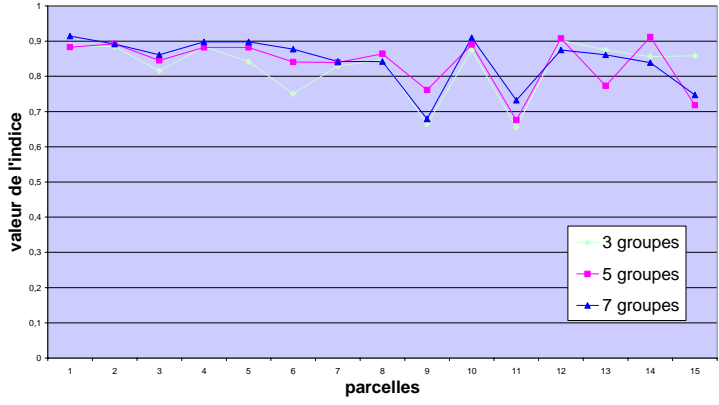
Jusqu'ici, on considère que la position des dominances n'est pas importante. L'étape suivante consiste à déterminer si la position des dominances dans l'espace de trait change FD_{sp} . On s'attend, d'après la définition de FD, à ce que des communautés ayant des attributs dominants proches (CxP) aient des valeurs de FD_{sp} plus faibles que des communautés où ces attributs dominants sont éloignés (CxE). On peut aussi se demander quel est l'effet du rapprochement des attributs (C1 vs. C2 et C3) sur la sensibilité de FD_{sp} . Le calcul montre que $FD_{sp}(C1E)$ est plus variable que $FD_{sp}(C2E)$ et $FD_{sp}(C3E)$ et que $FD_{sp}(C3E) > FD_{sp}(C1E)$ et $FD_{sp}(C2E)$. D'autre part, $FD_{sp}(C3P) > FD_{sp}(C1P) > FD_{sp}(C2P)$. Enfin, $FD_{sp}(CxP)$ est beaucoup plus variable que $FD_{sp}(CxE)$ et pour chacune des communautés, $FD_{sp}(CxP) < FD_{sp}(CxE)$ (Tabl. 3 ⑤).

La FD_{sp} pour des attributs dominants proches est inférieure à celle calculée pour des attributs dominants éloignés.

Ceci est conforme aux résultats attendus. Ils sont expliqués par les caractéristiques des communautés. En effet, C1E donne des valeurs d'indice plus variable car les attributs correspondants aux dominances sont plus étalés. La distance effective entre les pics de fréquence est donc la plus variable. Au contraire, pour C2 et C3, les attributs sont rassemblés autour de valeurs principales, changeant peu cette distance. C3 donne un indice plus élevé car sa gamme d'attributs est supérieure, augmentant la distance entre les pics. Ici, c'est donc la distance entre les pics qui prime, puisque C2 donne une valeur inférieure. Les pics proches font plus varier l'indice, car ils correspondent moins aux regroupements en valeurs principales.

Grâce à C1, C2 et C3, j'ai voulu savoir s'il y a un effet de l'étalement des attributs et si l'indice est plus sensible à ceci ou à la gamme de valeurs. La comparaison des trois familles pour des fréquences uniformes montre que $FD_{sp}(C1S) > FD_{sp}(C3S) > FD_{sp}(C2S)$ (Tabl. 3 ⑥). Or, C1 contient les attributs les plus étalés et donne la valeur d'indice la plus élevée, alors que C2 a une gamme de valeurs plus faible que les autres, et donne la valeur de FD_{sp} la plus

Figure 8 : Comparaison des FD obtenues avec 3, 5 ou 7 groupes de valeurs, pour le trait SW (les autres traits donnent des graphes semblables)



faible. Vu les caractéristiques de C3, c'est donc la gamme de valeurs qui joue le rôle le plus important sur la sensibilité de FD.

*Il y a bien un effet de l'étalement des attributs,
mais qui est moins fort que l'effet de l'étendue de la gamme de valeurs dans ce cas.*

La réponse est la même pour C1D', C2D' et C3D' (Tabl.3®). Ce résultat est intéressant puisqu'il met en évidence le critère considéré comme le plus important lors du calcul de l'indice. Cette conclusion est peut-être dépendante du rapport entre écart-type et gamme de valeurs. Pour le déterminer, il faudrait étudier une nouvelle famille de communautés.

Enfin, si on compare le nombre d'attributs principaux considérés grâce à C2 et C4, on observe que 5 valeurs principales donnent une FD_{sp} inférieure à une communauté contenant 3 valeurs principales (Tabl.3 ©). En effet, comme la gamme de traits est la même pour ces deux communautés, lorsqu'il y a 5 valeurs, elles sont plus rapprochées que s'il n'y en a que 3, même si à priori 5 valeurs donnent une diversité plus grande. L'information sur les valeurs dominantes est donnée par FE, ce qui montre bien la complémentarité entre les indices.

D'autre part, j'ai voulu savoir si l'indice restait identique en utilisant des unités différentes. Si on multiplie ou divise par une constante (c'est-à-dire qu'on passe d'une mesure en centimètres à une mesure en mètres), FD_{sp} garde la même valeur. Par contre, si on décale les valeurs de trait de quelques unités, les valeurs de FD_{sp} sont beaucoup plus faibles.

b) Utilisation de catégories de manière dirigée

Le calcul de FD est cette fois effectué en prenant la valeur moyenne des attributs et la somme des fréquences dans une catégorie. Il est noté FD_{Xcat} , X étant le nombre de catégories utilisé.

➤ **Nombre de catégories**

La première question que l'on se pose lors de l'utilisation de catégories est de savoir si elle a un effet sur les calculs d'indices. La comparaison des communautés de VISTA en les séparant en 3, 5 ou 7 catégories montre des différences très peu importantes. Le test de Friedman n'est pas significatif (Fig. 8). Deux hypothèses sont possibles : soit les catégories « briment » trop la divergence à l'intérieur d'une catégorie, soit les communautés sont très peu diverses et cette distinction ne les affecte pas.

Pour y répondre, j'ai fait l'étude de sensibilité pour des populations virtuelles. Dans ce cas, l'augmentation du nombre de groupes fait augmenter FD, puisqu'on prend en compte plus d'attributs différents. Je me suis aussi posé la question de savoir si c'est le nombre de catégories ou le nombre d'espèces par catégorie qui permet le mieux de comparer des

Figure 9 : Comparaison des FD obtenues avec les différentes catégories, pour le trait LDMC, comparé à la valeur de FD_{sp} (les autres traits donnent des graphes semblables)

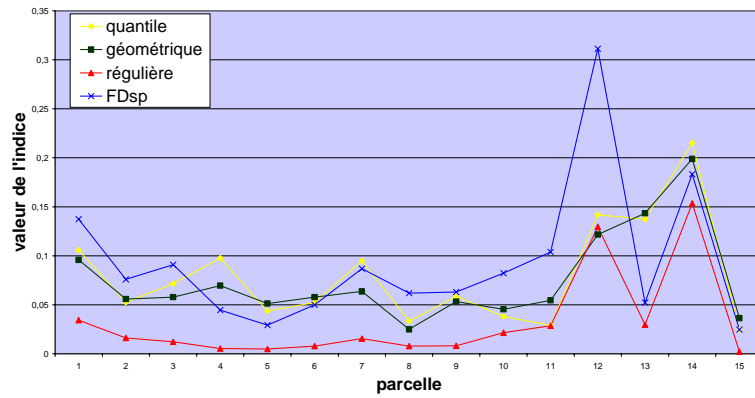
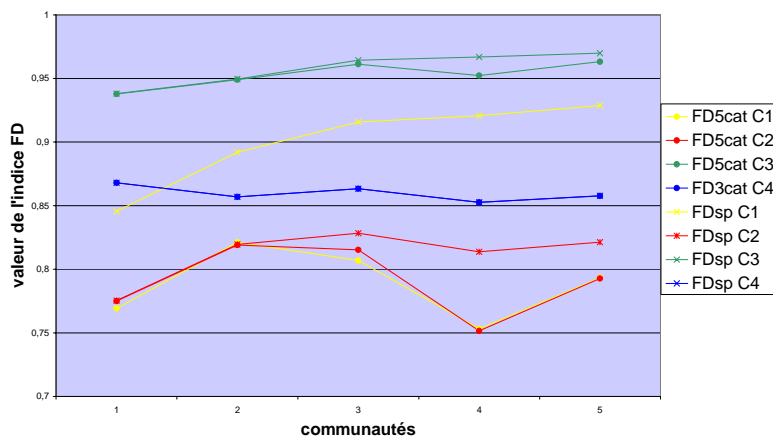


Figure 10 : Indices FD_{sp} et $FD_{X_{cat}}$ des communautés C1, C2, C3 et C4



communautés avec des richesses différentes. En fait, FD est globalement supérieur quand il y a 3 espèces par catégorie que quand il y en a 5. D'autre part, si le nombre d'espèces par catégorie est constant, l'indice varie peu si le nombre total d'espèces change. C'est donc le nombre d'espèces par catégorie qui permet apparemment de mieux comparer des communautés avec des richesses fonctionnelles différentes.

➤ **Type de catégorie**

D'autre part, on obtient des résultats différents pour VISTA selon que l'on utilise des catégories régulières, ou les autres, les catégories géométriques ou par quantile donnant des résultats très semblables, ce qui est confirmé par le test de Friedman et une ANOVA à deux facteurs (*Fig. 9*).

La comparaison entre les indices obtenus grâce aux catégories et grâce à FD_{sp} (*non présenté*) montre que la catégorie régulière est la plus proche de FD_{sp} pour LDMC et LNC, alors que les catégories par quantile ou géométrique semblent plus appropriées pour SW, ce qui est un résultat attendu d'après la distribution des attributs (*Fig. 5*).

Pour le nombre de groupes, il est plus difficile de déterminer lequel donne une ressemblance plus forte entre les deux indices (*résultats non présentés*), soit parce que la différence entre nombre de groupes est faible, soit parce que le calcul a été fait sur les groupes par quantile, peu adéquat pour trois des traits.

➤ **Délimitation des groupes**

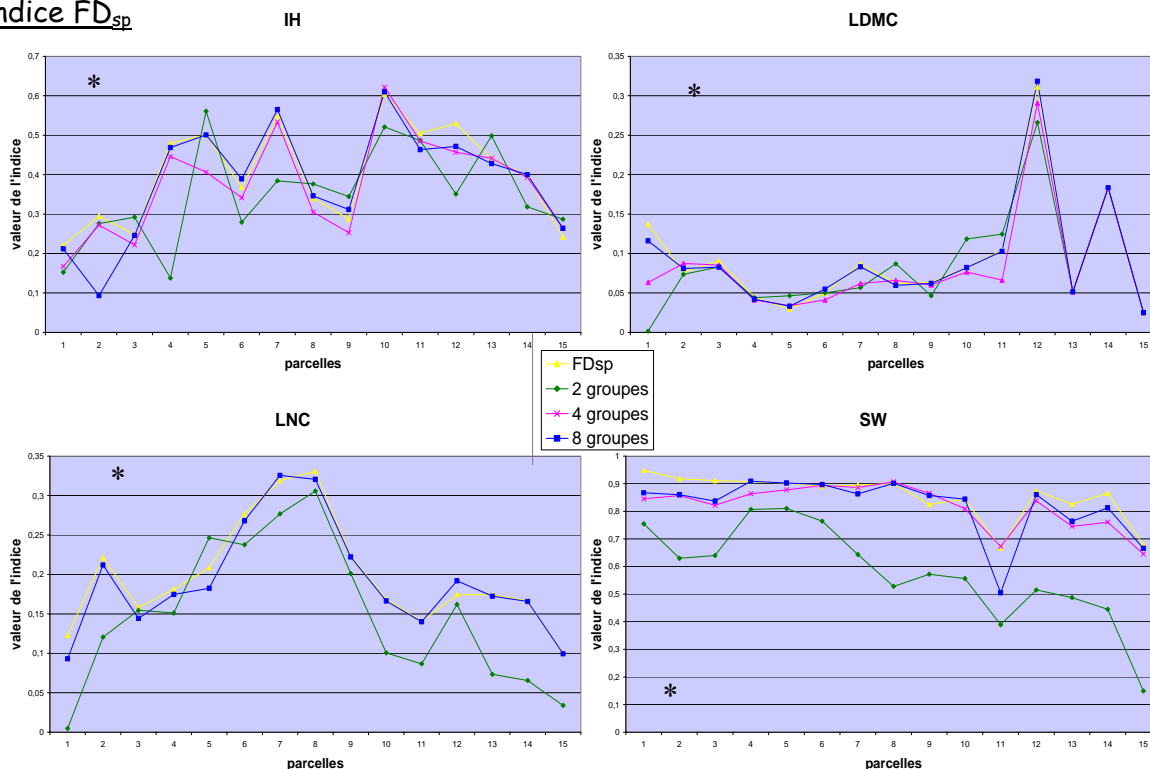
La question des nombres de groupes et de quels groupes former est donc pertinente, elle change effectivement le calcul de l'indice. Il reste à savoir comment délimiter ces groupes afin qu'ils soient cohérents pour la formation de « types fonctionnels ».

Pour cela, j'ai réutilisé les communautés C1, C2, C3 et C4 (S ou D). J'ai calculé l'indice de ces communautés avec 3 ou 5 catégories. Je suppose alors que l'indice calculé est plus précis avec 5 catégories pour C1, C2 et C3 et avec 3 catégories pour C4, puisqu'il correspond mieux aux regroupements autour des valeurs principales des communautés (*Fig. 2*).

On remarque d'abord (*Fig.10*) que l'utilisation de catégories rogne les différences entre les communautés, parce qu'on utilise les moyennes des attributs, la différence est faible entre C1 et C4 (donc qu'il y ait 3 ou 5 valeurs principales), parce que C1 a des valeurs bien réparties, donc le calcul de FD_{3cat} donne 3 catégories similaires pour C1 et C4. $FD_{Xcat}(C1)$ est proche de $FD_{Xcat}(C2)$, car pour C1 et C2, l'attribut moyen dans la catégorie est semblable, rendant l'indice moins précis (FD_{sp} les sépare mieux que FD_{Xcat}).

Ceci est d'autant plus vrai que les catégories ne rassemblent pas les attributs proches entre eux : $FD_{3cat}(C2)$, donne des valeurs très proches de $FD_{3cat}(C1)$, alors que ses valeurs

Figure 11 : Indice calculé avec les clusters 8 groupes, 4 groupes et 2 groupes, comparé à l'indice FD_{sp}



* : Les corrélations de Spearman entre FD_{sp} et $FD_{cluster}$ sont toutes significatives (cf. Annexe)

Tableau 4 : Valeurs de la corrélation de Spearman entre FD_{sp} et $FD_{cluster}$

Trait	p-value	
	8 groupes	2 groupes
IH	$<2,2*10^{-16}$	0,01257
LDMC	$<2,2*10^{-16}$	0,01521
LNC	$<2,2*10^{-16}$	$<2,2*10^{-16}$
SW	0,01828	0,002829

Tableau 5 : Valeurs de la corrélation de Spearman entre FD_{sp} et FD_{alea} ou FD_{max}

Trait	p-value	
	Valeurs maximales	Groupes aléatoires
IH	0,0001435	n.s.
LNC	$<2,2*10^{-16}$	0,04143

secondaires sont plus rapprochées. En effet, puisque les attributs ne sont plus rassemblés correctement (contrairement à FD_{5cat}), les attributs pour C1 ou C2 sont similaires.

Si on compare la FD_{Xcat} et la FD_{sp} , on trouve effectivement que, lorsque les catégories rassemblent des espèces proches entre elles, on a une réponse extrêmement similaire pour les deux calculs (pour C2 et C3, $FD_{5cat} \approx FD_{sp}$) (Fig. 10). Si les catégories sont bien délimitées, on peut donc calculer l'indice en utilisant des groupes.

Des catégories mal délimitées peuvent rogner les différences entre communautés, mais leur délimitation juste permet une très bonne estimation.

Enfin, $FD_{3cat}(C4)$ donne un indice inférieur à $FD_{5cat}(C1, C2 \text{ ou } C3)$, 5 attributs donnent ici une population plus diverse que 3. Cette conclusion est contraire à la précédente, ce qui montre bien l'effet du rapport entre gamme de valeurs et écart-type des attributs pour cette sensibilité.

c) Catégories formées par cluster

Les résultats du cluster par ADE-4 donnent un arbre de proximité des espèces, en fonction du trait fonctionnel utilisé (Fig. 6). Il faut alors décider jusqu'à quel niveau de précision on descend dans le regroupement des espèces (nombre de branches prises en compte).

Des arbres ont été construits pour C1, C2, C3 et C4 (*non présentés*) ainsi que pour les données VISTA. J'ai choisi de tester 8, 4 et 2 catégories pour IH, LDMC, LNC et SW. Vu les branches obtenues, j'ai parfois été obligée de faire respectivement 9 ou 5 groupes. J'ai assigné à chaque espèce une catégorie d'après les arbres obtenus et j'ai calculé l'indice, noté $FD_{cluster}$.

La comparaison de $FD_{cluster}$ et de FD_{sp} pour 8 et pour 4 catégories montre une très grande similarité entre ces deux calculs (Fig. 11). On peut donc les utiliser indifféremment. Les calculs statistiques montrent aussi qu'ils sont très corrélés pour les traits étudiés (*Annexe*). On note que pour les parcelles contenant peu d'espèces (6 espèces), elles sont réparties dans deux des quatre groupes ; le résultat n'est pas biaisé par le faible nombre d'espèces.

Si on utilise seulement 2 groupes, la forme de la courbe correspond bien à celle de FD_{sp} pour LDMC et LNC, alors que IH et SW sont plus différents. Cependant, les **rangs** des parcelles restent semblables, ce qui est confirmé par le calcul de la corrélation de Spearman (*Tabl. 4*).

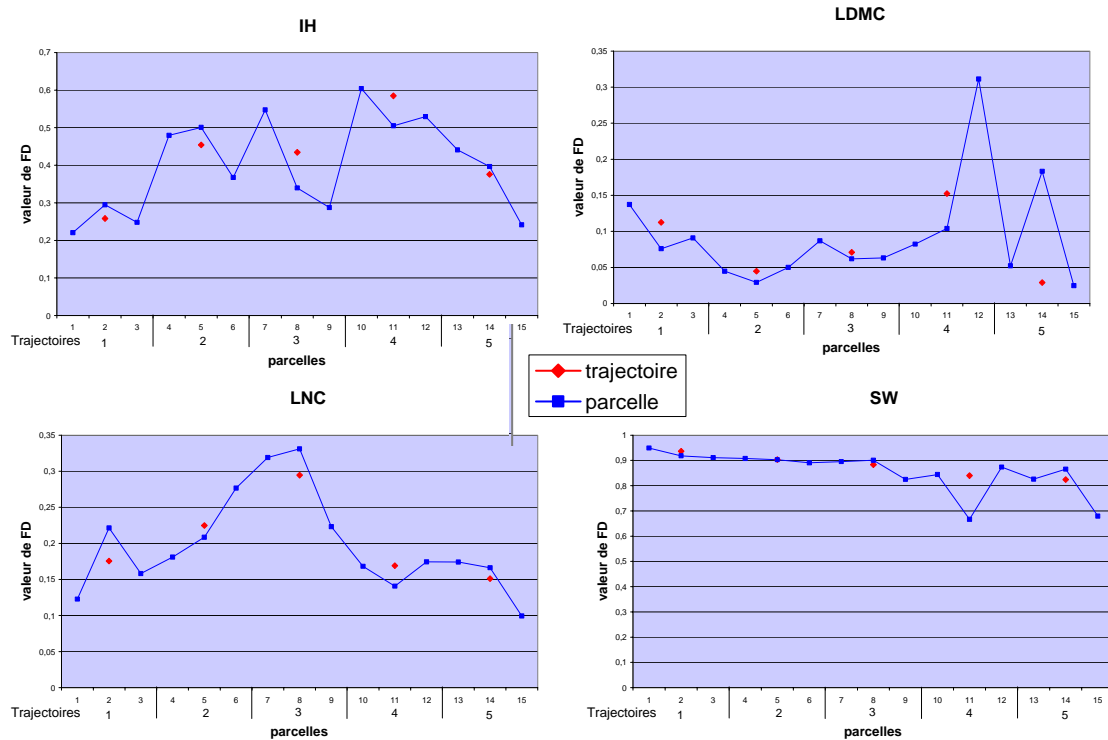
Pour ce jeu de données, on peut donc apparemment utiliser seulement 4, voire 2 groupes pour calculer l'indice FD de la communauté présente.

Pour simplifier encore les calculs, j'ai voulu tester l'idée de prendre uniquement **l'attribut le plus fréquent** dans chaque groupe. Pour cela, j'ai utilisé les 4 ou 5 groupes formés par le cluster précédent, en ne prenant en compte que l'attribut le plus abondant dans chaque groupe. J'ai ensuite recalculé des abondances relatives pour arriver à un total de 100%. Le résultat

Tableau 6 : Valeurs des ANOVA et test KW pour l'indice FR

Traits	Test	5 trajectoires	Trajectoires 1 à 3	Trajectoires 4 et 5	Groupes 1,2,3 et 4,5
IH	Anova	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	K-W				
LDMC	Anova	0,0003595	n.s.	0,007184	n.s.
	K-W	0,02483		0,0463	0,05844
LNC	Anova	$3,897 \cdot 10^{-15}$	$< 2,2 \cdot 10^{-16}$	n.s.	$2,044 \cdot 10^{-8}$
	K-W	0,009883	0,01832		0,001232
SW	Anova	$5,615 \cdot 10^{-12}$	n.s.	n.s.	$< 2,2 \cdot 10^{-16}$
	K-W	$5,615 \cdot 10^{-12}$			0,001219

Figure 12 : Indice FD_{sp} pour les parcelles et les trajectoires



montre que pour les traits IH et LDMC, on peut utiliser cette approximation (corrélation significative) (*Tabl. 5*).

D'autre part, une étude a permis de montrer que, souvent, la manière de faire des catégories importe peu, c'est le fait de **faire des catégories en soi** qui est important (Petchey 2004). J'ai voulu tester cette hypothèse en assignant un groupe aléatoirement à chaque espèce. Le calcul de FD montre que cette approximation peut fonctionner, mais la corrélation n'est significative que pour LNC (*Tabl. 5*). La différence est qu'ici on utilise un attribut spécifique du groupe, on a donc besoin de délimiter les groupes de manière à garder cette différence, ce n'est probablement pas le fait de faire un groupe en soi qui importe.

B. Efficacité des indices pour la quantification de la diversité dans les différentes trajectoires

1. Séparation des trajectoires

FR permet très nettement de séparer les trajectoires avec les traits LDMC, LNC et SW. IH, par contre, ne permet pas de les séparer (*Tabl. 6*).

FE donne les mêmes valeurs pour les différents traits, puisqu'il ne prend pas en compte les attributs. Il ne permet pas de séparer les trajectoires, indiquant que les différentes parcelles ne sont pas plus ou moins dominées par certains attributs que les autres (*Fig. 14*).

Les valeurs de FD_{sp} calculées à l'échelle de la trajectoire montrent un effet de l'utilisation des sols différente sur la diversité (*Fig. 12*). On effectue une ANOVA ou un test KW, en groupant les parcelles correspondant à la même trajectoire et en essayant de séparer différents groupes (*Tabl. 7*) pour savoir si cet effet est significatif.

On arrive en partie à séparer les trajectoires grâce aux indices, en particulier pour les trajectoires anciennement labourées (*Tabl. 7*). L'indice FD_{sp} permet donc bien de différencier différents écosystèmes, comme on le voulait.

Lorsqu'on construit des clusters, la séparation des trajectoires par $FD_{cluster}$ diffère un peu de celle par FD_{sp} , mais permet toujours de séparer les communautés (*Tabl. 8*).

2. Comparaison des traits

L'utilisation de ces indices peut aussi montrer des relations entre les traits mesurés, permettant d'en mesurer moins. En particulier, les valeurs de LDMC et LNC sont corrélées (*Annexe*) et donneraient alors *a priori* la même indication. Cependant, ce n'est pas le cas (corrélation de Spearman pour FD, p-value = 0,3469). D'autres relations sont peut-être possibles entre d'autres traits (Lavorel non publié).

Tableau 7 : Valeurs des ANOVA et test de KW pour FD_{sp}

Traits	Test	5 trajectoires	Trajectoires 1 à 3	Trajectoires 4 et 5	Groupes 1, 2, 3 et 4, 5
IH	Anova	0,02471	0,09621	0,05039	n.s.
	K-W	0,06905	0,09915	0,04953	
LDMC	Anova	n.s.	0,03605	n.s.	n.s.
	K-W		0,03899		
LNC	Anova	0,01678	0,07525	n.s.	0,03356
	K-W	0,04907	0,00794		0,03389
SW	Anova	n.s.	n.s.	n.s.	0,007046
	K-W	0,03015	0,05091		0,006717

Tableau 8 : Valeurs des ANOVA et test de KW pour les clusters 4 et 2 groupes

Traits	Test	4 groupes			2 groupes		
		5 traj.	Traj. 1 à 3	Traj. 4 et 5	5 traj.	Traj. 1 à 3	Traj. 4 et 5
IH	Anova	0,03596	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	K-W	0,0672	0,09915	0,04953			
LDMC	Anova	n.s.	0,00293	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	K-W	0,09788	0,03899				
LNC	Anova	-	-	-	0,003966	0,04171	0,08725
	K-W	-	-	-	0,03517	0,0794	0,04953
SW	Anova	0,00903	0,04828	n.s.	0,003205	0,00869	n.s.
	K-W	0,01662	0,06081		0,01615	0,05091	

Tableau 9 : Corrélation de Spearman entre FD_{sp} , FD_{gram} et FD_{dicot}

Indice	Trait	Corrélation entre FD_{sp} et FD_{dicot}	Corrélation entre FD_{sp} et FD_{gram}
FE		0,04796	n.s.
FD	IH	n.s.	0,01083
	LDMC	0,09105	n.s.
	LNC	n.s.	0,06334
	SW	0,01828	n.s.

3. Indices calculés avec les biomasses

Les calculs ont été effectués jusque là sur les abondances relatives des espèces. Or on peut aussi utiliser les biomasses. On s'attend alors à ce que le calcul donne un résultat différent puisqu'elles ne sont pas proportionnelles aux abondances (Yemane et al. 2005) (*Fig. 13*).

J'ai calculé les biomasses relatives pour les espèces présentes dans les différentes communautés et les indices correspondants. FE est affecté par le passage de l'abondance à la biomasse, il donne des résultats très différents (*Fig. 14*). FD est lui aussi sensible au changement. Seule la corrélation entre FD_{biomasse} et $FD_{\text{abondance}}$ pour LNC et SW est significative (*Fig. 15*), probablement parce que la répartition des attributs reste semblable lors du passage à la biomasse. Il faut donc déterminer si on veut une réponse par la biomasse ou par l'abondance des espèces, puisque l'indice ne donnera pas forcément les mêmes résultats.

4. Indices calculés en séparant les graminoides des dicotylédones

Les attributs des graminoides (graminées et cypéracées) sont souvent différents des attributs des dicotylédones (Cruz et al. 2002, Lavorel et al. 1997), ce qui est partiellement le cas ici (*Annexe*). Souvent, on sépare alors ces formes de vie lors des analyses, en particulier lors du calcul de trait agrégé. On voudrait savoir si cette séparation donne des résultats semblables à ceux obtenus pour l'ensemble des espèces ou pas. Si tel est le cas, on pourrait mesurer uniquement les attributs de l'un des deux groupes, ce qui simplifierait beaucoup les mesures de terrain.

J'ai calculé les valeurs d'indice à l'échelle de l'espèce en séparant ces deux groupes (FD_{dicot} et FD_{gram}) et en recalculant les abondances relatives pour chaque partie de la communauté. Les résultats montrent qu'on ne peut pas mesurer un seul des deux groupes, car chacun influe de manière différente sur la communauté complète. FR permet mal de distinguer les parcelles, ainsi que FE. Les indices FD_{dicot} et FD_{sp} sont corrélés pour LDMC et SW, alors que FD_{gram} et FD_{sp} le sont pour LNC et IH (*Tabl. 9*).

III. Discussion

On montre dans cette étude qu'il peut y avoir différentes méthodes pour calculer les indices, qui donnent des résultats différents. Il convient donc de prendre des précautions quand on les utilise et de préciser à l'avance ce qu'on veut prendre en compte.

Figure 13 : Graphe de l'abondance en fonction de la biomasse

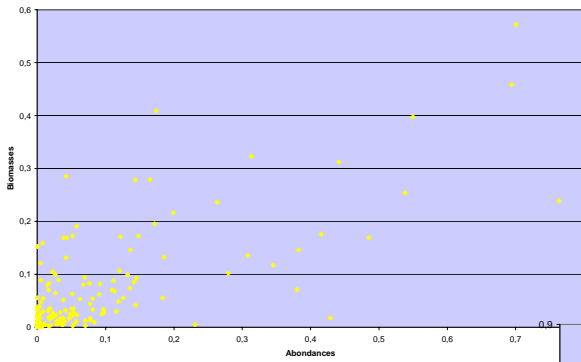


Figure 14 : Indice FE calculé pour la biomasse et pour l'abondance

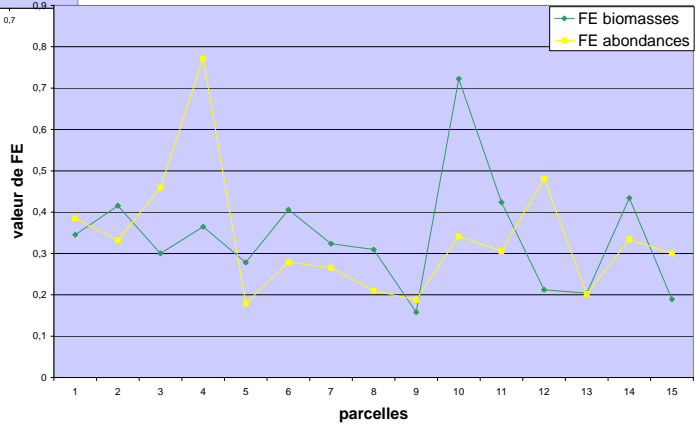
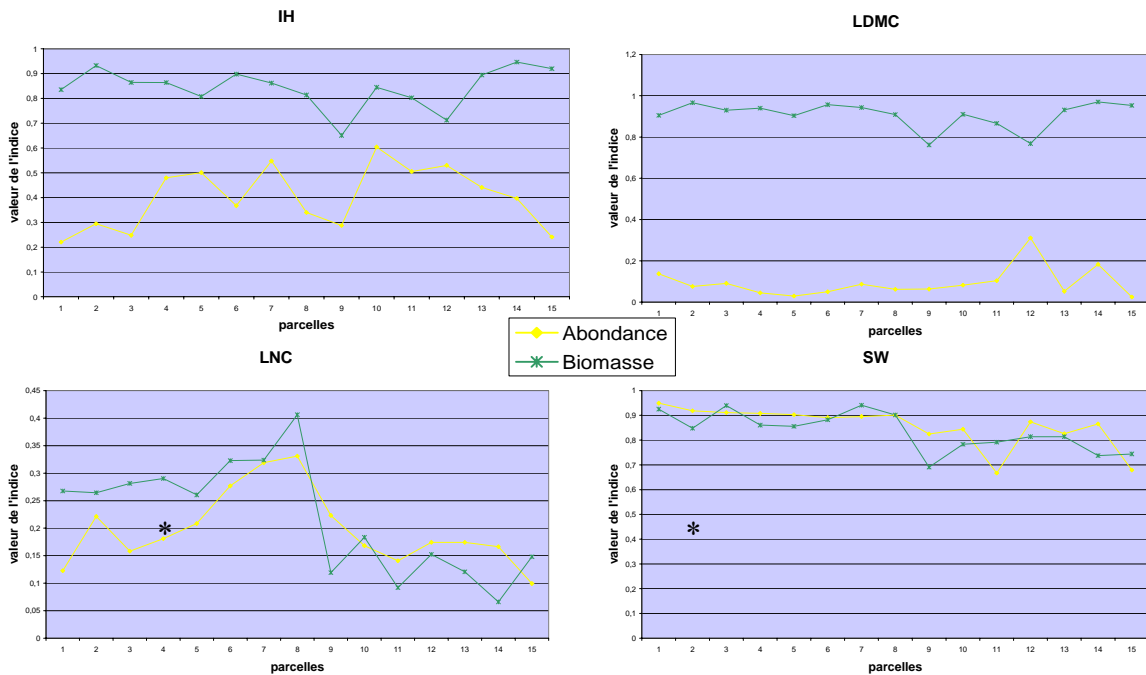


Figure 15 : Indice FD_{sp} calculé pour la biomasse et pour l'abondance



* : Corrélation significative entre $FD_{abondance}$ et $FD_{biomasse}$

A. Calcul des indices

D'abord, les méthodes de calcul nécessitent de faire un certain nombre de **choix** : référence pour FR, choix de FE, calcul avec ou sans catégories de FD, lesquelles dans le premier cas.

FE n'étant pas sensible à la position de la dominance, il faut toujours l'utiliser en complément des deux autres. D'autre part, on remarque que l'indice est très sensible à l'augmentation du nombre de types fonctionnels : par exemple, un attribut mesuré à 1 cm près sera subdivisé en deux attributs à 0,5 cm près, donc deux abondances. La précision change FE. Ici aussi, l'utilisation des groupes fonctionnels pourrait améliorer les choses, avec les restrictions que j'ai discutées sur les choix à effectuer. D'autre part, cet indice d'uniformité est très sensible aux abondances faibles, ce qui peut poser problème (Smith and Wilson 1996).

Enfin, on peut envisager d'en choisir un autre, puisqu'il en existe plusieurs.

L'étude de sensibilité montre ici que la méthode de calcul de FD avec des catégories est intéressante, car elle **simplifie** les calculs et garde une **précision suffisante**. De plus, on peut apparemment n'utiliser que les attributs dominants, ce qui simplifie encore les calculs. Sa faiblesse est d'augmenter le nombre de décisions « subjectives » pour la constitution des groupes (choix des distances et des liens⁴) et pour le nombre de catégories utilisées. D'autre part, dans un cluster, on ne prend pas du tout en compte les fréquences des espèces, mais seulement la distance entre les attributs. Ici, cela correspond aussi à des abondances fortes. Cependant, il faudrait pouvoir introduire cette donnée de fréquence dans l'analyse lors de la formation des groupes. Une nouvelle idée serait alors de prendre en compte les maximums relatifs des fréquences, correspondant aux attributs les plus représentés.

On note que la réduction⁵ des données ne change pas la valeur de FD. Cependant, leur centrage la modifie. Deux communautés dont les attributs sont décalés, mais avec une même gamme de valeurs et une même répartition des attributs et fréquences donnent des valeurs de FD différentes. Ceci est avantageux car l'indice permet de séparer ces communautés, mais pose problème pour l'**interprétation** des résultats : la diminution de FD peut provenir d'un décalage des attributs, d'une gamme plus restreinte, d'un changement dans les distributions de fréquence, etc. Pour certaines de ces possibilités, les autres indices donnent une information qui permet de bien appréhender la communauté étudiée. Ils sont **complémentaires**.

⁴ Normalement, en refaisant les analyses avec d'autres distances et liens, on peut valider les groupes, car si un patron existe réellement, on le retrouvera toujours lors des différentes analyses.

⁵ Réduction= multiplication ou division par une constante, Centrage= addition ou soustraction d'une constante

B. Utilisation des indices

Les indices de Mason permettent de **séparer** les trajectoires étudiées ici. C'est donc un bon moyen pour mesurer la diversité fonctionnelle et évaluer les différences entre communautés.

Les différents traits ne permettent pas de séparer les trajectoires de la même manière, car ils sont filtrés⁶ par différents facteurs environnementaux (Lavorel et Garnier 2002). C'est probablement pour cela que SW sépare moins bien les trajectoires (Lavorel et al. in prep). La mesure de SW peut aussi expliquer cette difficulté : les attributs d'une espèce sont, pour SW, indépendants de la parcelle, car ce trait a été mesuré *a posteriori*, sur l'ensemble du paysage et non dans les trajectoires individuelles. La fréquence est la seule mesure qui dépende directement de la parcelle, contrairement aux autres traits où les attributs aussi en dépendent.

L'indice FD_{sp} permet une mesure assez précise de la biodiversité, mais est biaisé par l'espèce. Garnier et al.(2001) montrent que la variance intra-espèce est inférieure à la variance inter-espèces, ce qui laisse penser que les données permettent un calcul suffisamment précis, mais les valeurs de plusieurs individus permettraient un calcul encore plus précis. C'est l'un des facteurs que l'on veut tester avec la nouvelle méthode de mesure de la biodiversité.

Il importe de prendre des précautions selon les données qu'on utilise : le calcul de l'indice avec des données de biomasse ou d'abondance donne des résultats différents. De même, on a montré qu'on n'obtenait pas les mêmes résultats en séparant ou pas les graminées des dicotylédones pour le calcul.

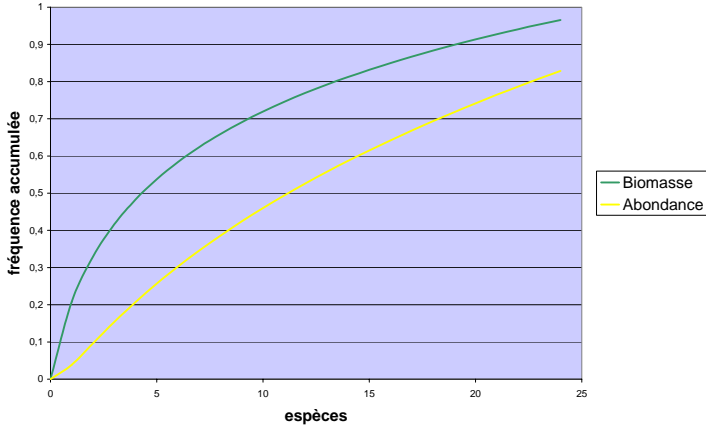
On peut se demander si les données d'abondance et de biomasse sont représentatives. En effet, il n'existe pas de protocole connu pour obtenir une réelle représentativité de ces valeurs, qui serait équivalente des courbes aire-espèce pour la richesse (Jan Lepš, communication personnelle). Or les espèces ne gardent pas un rapport $\frac{abondance}{biomasse}$ constant sur une même trajectoire⁷. Trois hypothèses sont possibles pour l'expliquer : soit la composition floristique des parcelles change beaucoup entre deux années consécutives⁸, mais ceci est très peu probable puisque le système considéré est pérenne ; soit la mesure est peu représentative, cette question devrait être étudiée cet été, puis à plus long terme, au LECA ; soit la différence est « mathématique », car la distribution des biomasses est différente de celle de l'abondance

⁶ Les facteurs environnementaux biotiques ou abiotiques exercent une pression (filtre) sur les espèces et leurs traits, déterminant ainsi, à partir d'un ensemble possible, lesquels sont présents dans une communauté donnée.

⁷ Le rapport peut changer d'un facteur 100 entre les parcelles d'une même trajectoire

⁸ La biomasse a été mesurée en 2004 et l'abondance en 2003

Figure 16 : Différence entre l'accumulation des biomasses ou des abondances



(Fig. 16). Enfin, dans les données utilisées, les biomasses relatives ne constituent pas un total de 100%, ce qui peut bien entendu aussi influencer sur les résultats. On note d'autre part que les valeurs de trait agrégé (indice utilisé couramment pour mesurer la diversité fonctionnelle) peuvent généralement être calculées avec les deux fréquences sans différence significative (Thébault, non publié).

Les indices proposés ici sont mono-trait. Certains autres sont multi-traits (FAD de Walker et al. 1999, FD de Petchey and Gaston 2002, Quadratic entropy de Rao 1982 et Botta-Dukát 2005) et peuvent donc *a priori* paraître plus intéressants pour décrire une communauté. Cependant, il faut pour cela utiliser des traits qui ne sont pas corrélés entre eux et augmenter le nombre de décisions, pour choisir ceux qui seront utilisés (Petchey et Gaston 2006). En outre, plus on intègre de traits, plus on se rapproche de l'indice de Simpson, puisque plus on ajoute de traits, plus on se rapproche de l'espèce (Lavorel et al in prep.). En effet, de même qu'en taxonomie on passe du genre à l'espèce plus la précision est grande, en écologie fonctionnelle on passe du groupe fonctionnel à l'espèce en ajoutant des traits. L'interprétation des résultats est alors aussi plus difficile, puisqu'on aimerait relier la mesure de biodiversité au fonctionnement de l'écosystème et que le regroupement de plusieurs traits rend la compréhension des résultats plus complexe.

C. Recommandations

Si on considère que la résolution de l'espèce est suffisante, on peut se restreindre à la mesure de trait par groupes, en formant des groupes fonctionnels, mais ceci nécessite de les déterminer avant la mesure ou lors du calcul, pour le simplifier. Cette méthode est théoriquement moins solide que la mesure continue de traits, mais nous avons montré qu'elle s'applique très bien pour nos données. Il est donc intéressant de l'utiliser, en faisant attention, le cas échéant, à la comparaison entre études et à la formation des groupes.

D. Perspectives

Il reste deux questions importantes à résoudre :

- s'assurer que les mesures de fréquence sont représentatives,
- connaître le nombre de groupes minimal permettant de garder une bonne approximation.

Des recherches plus poussées sont nécessaires pour y répondre.

2ème partie : Une méthode rapide de mesure de la diversité fonctionnelle

La deuxième partie de mon étude a porté sur le test d'une nouvelle méthode de mesure de la diversité fonctionnelle à l'échelle de la parcelle, permettant en particulier d'acquérir les données nécessaires au calcul des indices et de rendre la mesure plus facile et rapide.

I. Les outils utilisés

A. Les méthodes de mesure de traits

1. La méthode complète de relevés de traits

La méthode complète (population-centred method, Cornelissen et al. 2003) est basée sur un inventaire exhaustif des espèces sur la parcelle. On réalise à partir de celui-ci une mesure stratifiée des traits : on détermine, pour les espèces constituant 80% de l'abondance sur la parcelle, les attributs de 10 individus bien développés. Cette méthode est très précise, mais elle nécessite des connaissances en botanique poussées, en plus d'être lourde en temps et en personnel (12 personnes pendant 8 jours en 2003 pour VISTA). De plus, elle peut biaiser les données vers les valeurs élevées, puisque les individus pris en compte sont souvent les plus développés, car plus visibles (Gaucherand et Lavorel, soumis).

2. La méthode du relevé de trait (trait-transect method)

Cette méthode a été développée par Stéphanie Gaucherand lors de sa thèse au Cemagref (Gaucherand et Lavorel, soumis). Les traits des espèces y sont mesurés de manière « aveugle », c'est-à-dire sans prise en compte de l'identité de l'espèce et sans stratification des mesures, le long d'un transect linéaire. Elle se base sur la méthode de base des relevés botaniques, en l'appliquant à l'écologie fonctionnelle. Elle a démontré que cette méthode permettait de séparer différentes trajectoires comme la méthode complète et que la précision perdue est faible. Cependant, dans cette méthode, on ne prend pas du tout en compte la biomasse : la valeur de trait agrégé calculée est la moyenne, pondérée par l'abondance, des attributs dans la communauté. Or, il est plus intéressant d'utiliser la biomasse, car c'est celle qui est directement reliée au fonctionnement biogéochimique de l'écosystème (ex. Lavorel et Garnier 2002).

B. Les méthodes de mesure de biomasses

1. La méthode conventionnelle

La biomasse des parcelles est évaluée à partir d'échantillons : on coupe à ras, avec une tondeuse à main, la biomasse sur pied contenue dans différents quadrats. Cette biomasse est

pesée, puis triée pour séparer la partie verte de la litière (voire séparer les espèces ou les formes de vie) et séchée à l'étuve. On pèse ensuite les biomasses sèches, dont le total est ensuite utilisé dans les calculs en général. Cette méthode est destructrice et contraignante pour le tri, qui demande aussi de bonnes connaissances en botanique si on veut obtenir la donnée de la biomasse à l'espèce.

2. La méthode de mesure de biomasse « Botanal »

Botanal (Tothill et al. 1992) est une méthode mise au point afin d'estimer visuellement la composition botanique et la biomasse de systèmes herbacés. Il permet d'obtenir ces données facilement, rapidement et avec une précision suffisante.

a) Composition botanique

On choisit un certain nombre de quadrats, qu'on place dans chaque parcelle. On détermine alors visuellement les trois espèces dominantes (en termes de biomasse sèche) de la parcelle. On assemble les résultats de tous les quadrats pour déterminer le nombre de fois où chaque espèce a été dominante. Ces nombres sont ensuite pondérés par des constantes prédéterminées lors du développement de la méthode (la robustesse des constantes utilisées a été testée pour des prairies tropicales, subtropicales, tempérées et arides (Mannetje and Haydock 1963, Jones and Hargreaves 1979)). Ces valeurs sont alors converties en une biomasse relative pour chaque espèce présente.

b) Biomasse

Dans les mêmes quadrats, on estime la biomasse totale sur une échelle de valeurs. Cette estimation est réalisée pendant tout l'échantillonnage et sur 20 quadrats de calibration. Ces quadrats de calibration sont ensuite mesurés par la méthode conventionnelle. On effectue ensuite une régression pour connaître la relation entre la biomasse estimée et la biomasse réelle pour chaque groupe d'observateurs. Les biomasses, estimées sur tous les autres quadrats, sont alors extrapolées de cette relation.

C. La méthode rapide de mesure de diversité fonctionnelle

L'équipe du LECA voudrait mettre au point une méthode qui soit à la fois plus rapide que la méthode « complète » et qui améliorerait la méthode du relevé de traits, en y incluant des données de biomasse. Cette méthode « rapide » permettrait par exemple à des gestionnaires de parcs naturels d'estimer rapidement et assez facilement la biodiversité d'un site et d'évaluer ainsi l'effet de pratiques de gestion.

Figure 17 : Photo des quadrats de Botanal, mesure de VH



Notre nouvelle méthode consiste à réaliser la mesure de traits sur des individus pris au hasard dans les quadrats, et à estimer en même temps la biomasse, par la méthode Botanal. Une validation croisée sera réalisée avec les données obtenues lors du programme VISTA pour déterminer si la nouvelle méthode permet de refléter les différences entre trajectoires.

1. Parcelles

Pour chacune des 5 trajectoires présentées dans la première partie, nous avons sélectionné 3 parcelles qui constituent les répétitions de l'étude (4 trajectoires ont été échantillonnées en mai). 20 quadrats de calibration ont été choisis, qui reflètent le mieux possible la gamme de valeurs de biomasse qu'on retrouve sur les parcelles étudiées.

2. Mesures d'abondance et de biomasse

Les abondances sont obtenues parce que l'échantillonnage se fait au hasard, reflétant ainsi les abondances des attributs sur la parcelle. Les biomasses sont estimées selon la méthode Botanal par deux groupes d'observateurs, dans des quadrats en bois de 50cm*50cm, qui délimitent les zones de mesure (*Fig. 17*).

3. Mesures de trait

Dans chaque quadrat, nous avons mesuré 6 traits, selon le protocole de Cornelissen et al. (2003) : VH (hauteur végétative), IH, LDMC, LNC, LCC (Leaf Carbon Content, teneur en carbone de la feuille) et phénologie (état végétatif, en bouton ou reproductif). 8 individus y sont mesurés au hasard pour 8 quadrats différents, soit 64 mesures. Cette pression d'échantillonnage est un peu plus faible que celle du protocole de Cornelissen (2003). Sur nos parcelles, le nombre d'espèces dominantes varie en effet de 6 à 18, soit entre 60 et 180 mesures. Les hauteurs sont mesurées sur pied, sans élongation des feuilles (VH) ou des fleurs (IH), à l'aide d'un mètre de charpentier. Les individus prélevés sont enroulés dans du papier humidifié et mis dans une glacière. Au laboratoire, les individus sont réhydratés dans le noir pendant au moins 6 heures (Cornelissen et al. 2003). La dernière feuille adulte de chaque individu est ensuite prélevée, pesée, séchée à l'étuve à 60°C pendant au moins 48 heures et repesée afin d'obtenir les poids frais et sec pour la LDMC. Enfin, les feuilles sont regroupées selon leur forme de vie (dicotylédone, graminioïde ou légumineuse) afin d'obtenir au moins 30mg de matériel, broyées et analysées chimiquement afin d'obtenir leurs teneurs en azote et en carbone.

Figure 18 : Régressions linéaires de Botanal

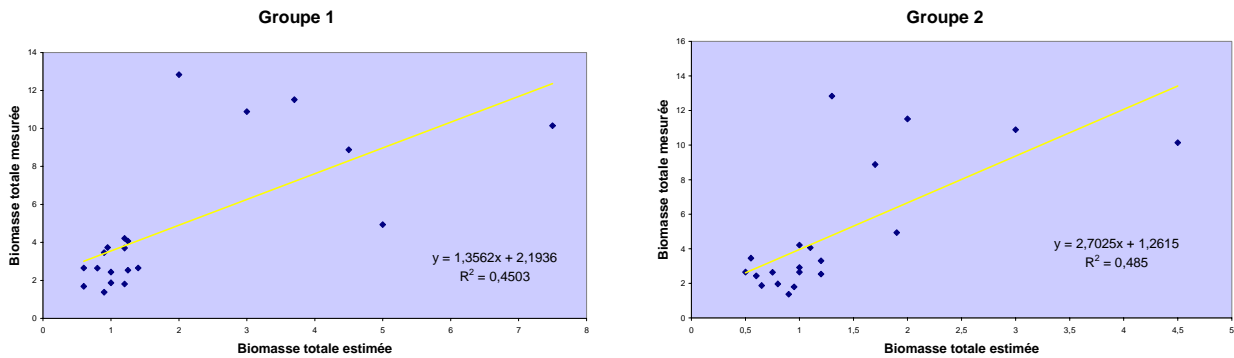
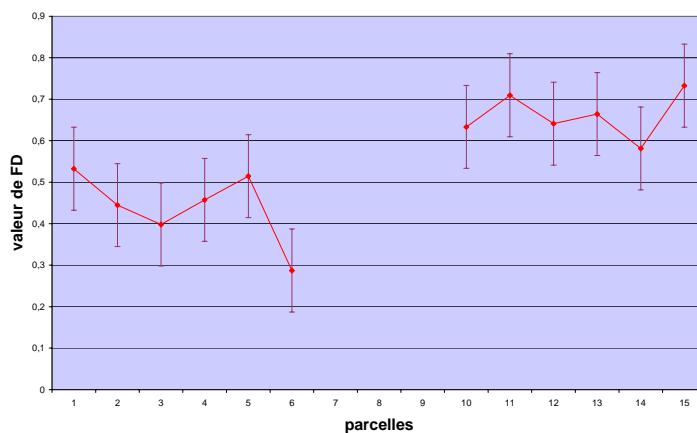


Tableau 10 : ANOVA et test KW pour les indices FR de terrain

Trait	Test	4 trajectoires	Trajectoires 1 et 2	Trajectoires 4 et 5	Groupes 1,2 et 4,5
VH	Anova	0,0007168	n.s.	n.s.	0,0001411
	K-W	0,02862			0,003948
LDMC	Anova	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	K-W				

Figure 19 : Valeurs et écart-type de FD_{Tabd} pour VH



II. Résultats du premier essai sur le terrain

La première campagne d'échantillonnage a été réalisée sur trois jours, à la mi-mai. Nous y avons échantillonné 4 trajectoires.

La première constatation intéressante est que la méthode est effectivement très rapide : en une journée, 4 personnes peuvent échantillonner 4 parcelles et garder suffisamment de temps pour réhydrater, le soir même, au laboratoire, les feuilles prélevées.

Les données obtenues nous permettent de calculer les indices de Mason sans biais par l'espèce, puisque le relevé s'est fait au hasard, sans hiérarchisation. A cette date, je peux calculer la hauteur végétative (très peu de plantes sont déjà en fleur en mai au Lautaret) et la teneur des feuilles en matière sèche (les analyses chimiques demandent plus de temps).

1. Régressions linéaires de Botanal

La régression linéaire pour les quadrats de calibration donne pour les deux groupes d'observateurs des R^2 de 0,45 et 0,48 respectivement (*Fig. 18*). La précision n'est donc pas très grande (des observateurs expérimentés arrivent en général à obtenir des R^2 de 0,8 ou 0,9). Ceci permet néanmoins d'estimer une biomasse pour chaque quadrat, en utilisant l'équation de la régression correspondant à chaque groupe d'observateurs. Celle-ci est utilisée ensuite pour le calcul des indices, noté FD_{Tbiom} .

2. Calcul de la richesse et de l'uniformité fonctionnelles

FR permet de bien différencier les trajectoires grâce à VH, mais pas par LDMC (*Tabl. 10*). Le calcul de FE apporte peu d'informations, car peu d'individus ont exactement le même attribut, les fréquences restent donc toujours très proches et la $FE \approx 1$.

3. Calcul de la divergence fonctionnelle

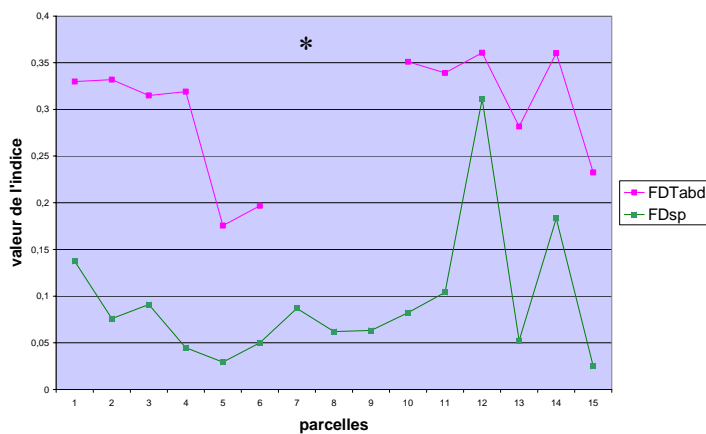
a) Résultats pour l'abondance

J'ai calculé l'indice, noté FD_{Tabd} , pour les 4 trajectoires considérées pour cette campagne. Pour chaque trait, on peut calculer l'indice à l'échelle de la trajectoire, de la parcelle ou du quadrat. A l'échelle de la parcelle, pour les deux traits VH et LDMC, on voit très bien une séparation entre les trajectoires anciennement labourées (1 et 2) et les trajectoires qui n'ont jamais été labourées (4 et 5) (*Fig. 19*). L'ANOVA et le test KW montrent eux aussi une différence entre ces trajectoires (*Tabl. 11*). D'autre part, on note une grande variabilité intra-parcelle de l'indice pour VH (*Fig. 19*). Celle-ci est cependant bien corrigée lors de l'utilisation à l'échelle de la parcelle.

Tableau 11 : ANOVA et test KW pour les indices FD de terrain

Trait	Test	4 trajectoires	Trajectoires 1 et 2	Trajectoires 4 et 5	Groupes 1,2 et 4,5
VH	Anova	0,009963	n.s.	n.s.	0,0004086
	K-W	0,0396			
LDMC	Anova	0,08765	n.s.	n.s.	n.s.
	K-W	0,09867			

Figure 20 : Comparaison des indices FD_{sp} et FD_{Tabd} pour LDMC



* : corrélation de Spearman significative

b) Résultats pour la biomasse

La biomasse est utilisable pour l'échelle du quadrat uniquement, puisqu'on ne peut obtenir ici les valeurs de biomasse par individu. J'affecte donc à chaque quadrat sa biomasse afin de calculer l'indice FD, en utilisant les valeurs ponctuelles d'attribut avec la même pondération pour chacune. Le résultat donne des valeurs très comparables à celles calculées avec l'abondance pour les deux traits. En effet, les plantes étant peu développée à cette date, les parcelles sont très homogènes.

4. Comparaison avec les résultats obtenus avec la méthode de VISTA

Seule la LDMC peut être comparée avec les résultats obtenus pour VISTA. De plus, les dates n'étant pas les mêmes (les données VISTA utilisées ont été récoltées en juillet, au pic de biomasse), on s'attend à des réponses différentes.

Le résultat donne effectivement une réponse différente pour FR. La FD, par contre, est assez proche de celle obtenue avec les données VISTA (*Fig. 21*). La corrélation de Spearman est significative pour FD ($p\text{-value} = 0,001576$), pas pour FR.

III. Discussion

La méthode proposée ici comporte effectivement les avantages d'être rapide et utilisable par des botanistes peu expérimentés. De plus, on montre qu'elle permet une bonne séparation des trajectoires pour les traits mesurés et qu'elle donne des résultats semblables aux résultats obtenus avec VISTA. Deux conclusions s'imposent donc : d'une part, la nouvelle méthode prend en compte la variabilité intraspécifique des attributs. Le fait que les résultats obtenus avec la méthode utilisée pour VISTA soient semblables aux nouveaux montre qu'il est effectivement possible de prendre en compte le niveau l'espèce pour le calcul des indices. D'autre part, notre nouvelle méthode est ainsi validée. La pression d'échantillonnage un peu plus faible ne semble pas beaucoup jouer sur les résultats, ni la phénologie.

Celle-ci pourrait pourtant aussi être importante : les mesures se font traditionnellement au pic de biomasse, à la mi-juillet, mais toutes les espèces ne sont pas à leur développement maximal à cette date et certaines espèces peuvent être nécessaires au fonctionnement de l'écosystème à différentes périodes de l'année. Les prochaines mesures de terrain permettront de mieux évaluer si la date de mesure change beaucoup la valeur de l'indice et surtout si sa capacité à séparer les trajectoires est fonction de la date ou pas.

Un problème de cette méthode est qu'elle ne permet pas un calcul de FE suffisamment précis, il faudrait regrouper les attributs en des groupes correspondant à des mesures moins précises pour avoir une idée de sa valeur.

L'utilisation de Botanal devait permettre de mesurer facilement et précisément la biomasse, afin d'ensuite mieux relier la diversité au fonctionnement de l'écosystème. De plus, c'est une méthode non destructrice. Son utilisation nous a effectivement permis de gagner du temps, mais les régressions obtenues ne sont pas très satisfaisantes. Cependant, vu la distribution des données de biomasse et d'après la comparaison avec les données obtenues les années précédentes, son estimation est suffisamment précise.

De plus, l'indice changeait beaucoup dans la première partie selon si on utilisait l'abondance ou la biomasse. Ici, on se rend compte qu'on ne peut utiliser la biomasse qu'au niveau du quadrat, ceci n'est pas suffisamment précis pour voir l'effet du passage de l'abondance à la biomasse. Botanal estime aussi la biomasse par espèce (cf partie I.A.3b), mais les attributs que nous obtenons sont indépendants des espèces. Pour pouvoir utiliser la biomasse de manière fine, il faudrait avoir la biomasse de chaque individu prélevé, ce qui semble coûteux en temps. On peut aussi pour l'intégrer au calcul mesurer les traits par espèce, mais il faudrait alors pouvoir mesurer des individus de l'espèce au hasard, pour bien refléter la variabilité intra-espèce.

Il est nécessaire de réfléchir plus précisément à la prise en compte de la biomasse dans cette méthode. Un atelier est prévu cet été, en collaboration avec un laboratoire du CSIRO, pour améliorer la méthode.

Conclusion

J'ai pu montrer que les indices présentés ici permettent effectivement de séparer les trajectoires étudiées. C'est en effet le critère essentiel qu'un indice doit respecter. Le fait qu'il sépare mal certaines des trajectoires peut avoir deux raisons : soit la méthode utilisée ne fonctionne pas, c'est-à-dire que l'indice est une mauvaise mesure pour cette diversité (l'indice n'est pas suffisamment sensible ou n'est pas sensible aux bons critères pour détecter les différences entre les communautés), soit parce que l'effet de la diversité fonctionnelle est en fait inexistant.

L'étude que j'ai effectuée permet de montrer que les trois indices de Mason sont intéressants et permettent une meilleure compréhension de chacun des résultats obtenus pour les différents

indices. La première partie a permis d'évaluer leur sensibilité et de montrer qu'il faut être prudent lors de l'interprétation : FE peut être identique pour deux communautés dont les attributs sont différents mais les fréquences identiques et FD varie en fonction de plusieurs facteurs : la gamme de valeurs, l'espacement des attributs, leur décalage ou la distribution des fréquences. Ceci vient du fait qu'un indice, par définition, rassemble une information complexe. C'est pourquoi l'utilisation de plusieurs composantes est intéressante : elle donne de meilleurs renseignements, grâce à la complémentarité des indices. **L'étude de cette complémentarité serait une piste intéressante pour des recherches plus poussées.**

D'autre part, on pourrait penser à **complexifier** les indices ou en **ajouter** pour prendre en compte d'autres différences entre indices. Les indices souvent utilisés sont des indices de diversité spécifique, qui ne permettent pas de prendre en compte la proximité des espèces entre elles. L'utilisation d'attributs permet de l'intégrer au calcul. Ensuite, on note qu'ici, FR prend en compte uniquement les attributs, FE uniquement les fréquences, alors que FD utilise les deux. On pourrait imaginer d'augmenter le nombre de paramètres pris en compte. En effet, peut-on diviser la biodiversité uniquement entre ces trois composantes ? On peut imaginer d'y ajouter la régularité de la distribution (Mouillot et al. 2005), la spatialisation (répartition dans l'espace de la diversité), le temps (phénologie ou date de développement maximal pour chaque individu), etc.

La complexification doit être considérée avec précaution, puisque, comme on l'a montré pour FD, elle nécessite de faire des choix : par exemple, la gamme de valeur est-elle plus importante que le nombre d'attributs (Petchey et Gaston 2006) ? On peut donc se demander si elle est intéressante. De même, l'utilisation de plus d'indices, bien que rajoutant des calculs et demandant éventuellement des données supplémentaires, permettrait d'ajouter des informations et ainsi de mieux comprendre le fonctionnement des communautés. En effet, la diversité des écosystèmes comporte différentes composantes. Pour relier la diversité au fonctionnement de l'écosystème, on peut les utiliser et éventuellement les mélanger pour tester les hypothèses écologiques proposées. Des indices différents permettent alors de distinguer les hypothèses explicatives des hypothèses erronées selon la composante considérée. Cependant, un indice est là pour synthétiser l'information nécessaire à la compréhension de la communauté. Si on ajoute des indices, cette synthèse se perd. Il est donc surtout nécessaire de bien savoir ce qu'on veut étudier avant d'utiliser un indice donné et d'éventuellement vérifier les conclusions tirées en utilisant d'autres indices qui permettent de vérifier les conclusions.

Enfin, certains peuvent se demander à quel point l'utilisation d'indices est nécessaires et si les données simplement de la moyenne du trait pour la population, combinée à son écart-type, ne permettrait pas d'obtenir tout autant d'information.

Pour finir, on note que les limites des indices sont doubles : en synthétisant les informations, on en perd forcément une partie, d'autre part, on rend la compréhension plus complexe puisque plus de paramètres peuvent jouer (cf. FD par exemple).

Perspectives

La mesure de la diversité fonctionnelle permettra de montrer si le fonctionnement des écosystèmes dépend effectivement non pas du nombre d'espèces présentes, mais de leur diversité fonctionnelle (Diaz et Cabido 2001). Il existe beaucoup de mesures possibles, qui correspondent à différents aspects de la biodiversité et à différentes approches (Petchey et Gaston 2006). Les indices présentés ici permettent de donner trois informations différentes, en décomposant la biodiversité en ses différentes composantes, apportant ainsi un éclairage plus précis des différences entre communautés.

Le développement de mesures qui ne seraient que fonctionnelles, en ne prenant plus du tout en compte la diversité taxonomique est en train de se mettre en place. Ces méthodes permettront d'éviter des biais par les espèces. La méthode présentée ici est actuellement en test et fera l'objet d'un atelier en juillet avec des australiens (qui connaissent déjà bien la méthode Botanal) pour la tester et voir les résultats qu'elle peut donner. L'idée est ensuite de pouvoir l'utiliser l'été prochain pour échantillonner tout le versant, si elle est suffisamment précise et rapide.

Bibliographie

Articles

Ansquer P., Theau J.-P., Cruz P., Viega J., Al Haj Khaled R., Duru M. (2004) Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies naturelles. Une étape vers la construction d'outils pour gérer les milieux à flore complexe. AFPPF 2004.

Botta-Dukát, Z. (2005) Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16, 533-540.

Calow P. (1987) Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1, 57-61.

Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. (2003) Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.

Cruz P., Duru M., Therond O., Theau J.-P., Ducourtieux C., Jouany C., Al Haj Khaled R., Ansquer P. (2002) Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages*

Daget P., Poissonet J., 1969. Analyse phytologique des prairies, applications agronomiques. Document 48, CNRS-CEPE, Montpellier, 67p.

Díaz S., Tilman D., Fargione J. (2006) Biodiversity Regulation of Ecosystem Services chap.11

Díaz S., Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646-654.

Jones R.M., and Hargreaves J.N.G. (1979) Improvements to the dryweight-rank method for measuring botanical composition. *Grass and Forage Sciences*, 34,181-189.

Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill A., Toussaint J.-P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85(9), 2630-2637.

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., & Navas, M.-L. (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69-83.

Gaucherand et Lavorel (soumis) A new protocol for the quick survey of the functional composition of a plant community. *Austral Ecology*.

Gaucherand S. (2005) Effets des pratiques pastorales sur la biodiversité et sa dynamique dans les pelouses des alpages des Alpes du Nord. Thèse 100p.

Grime J.P. (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255-260.

Grime, J.P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.

- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S. et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.*, 75, 3–35.
- Kiang M.Y. (2003) A comparative assessment of classification methods. *Decision Support Systems*, 35, 441-454.
- Lavorel S., Lepš J., de Bello F., Grigulis K., Garnier E., Castro H., Dolezal J., Godolets C., Quétier F., Sebastia T., Thébault A. (in prep) Response of functional divergence to decreasing land use along aridity gradients in Europe
- Lavorel, S., Diaz, S., Pausas, J., McIntyre, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C., & Urcelay, C. (2006) Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In *Terrestrial Ecosystems in a Changing World* (eds J. Canadell, L.F. Pitelka & D. Pataki), pp. in press. Springer-Verlag.
- Lavorel S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545-556.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A. (1997) Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE*, 12, 474-478.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., (2002) *Biodiversity and Ecosystem Functioning Synthesis and Perspectives*. Oxford Biology.
- Mannetje L., Haydoek K.P. (1963) The dry-weight rank method for the botanical analysis of pasture. *J. Br. Grassland Sot.* 18268-275.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of species diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., & Wilson, J.B. (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571-578.
- Mouillot D., Stubbs W., Faure M., Dumay O., Tomasini A., Bastow Wilson J., Do Chi T. (2005) Niche overlap estimates based on quantitative functional traits : a new family of non-parametric indices. *Oecologia*, 145, 345-353.
- Mouillot D., Wilson J.B. (2002) Can we tell how a community was constructed? A comparison of five evenness indices for their ability to identify theoretical models of community construction. *Theoretical Population Biology*, 61, 141–151.
- Olszewski T.D. (2004) A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos*, 104, 377-387
- Pakeman, R.J. & Quested, H.M. (2006) Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, in press.
- Petchey, O.L. et Gaston, K.J. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9, 741-758.

- Petchey, O.L. (2004) On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology*, 18, 297-303.
- Petchey, O.L., Hector, A., & Gaston, K.J. (2004) How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85, 847-857.
- Petchey, O.L. & Gaston, K.J. (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402-411.
- Province M.A., Shannon W.D., Rao D.C., (2001) Classification methods for confronting heterogeneity. *Advances in genetics*, 42, 273-285.
- Purvis A., Hector A. (2000) Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405, 212-219.
- Quétier F. (2006) La vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres. Application aux prairies subalpines de Villar d'Arène. Thèse.
- Quétier F., Liancourt P., Thébault A., Davies I., Lavorel S. (soumis) Predicting past and present management effects on subalpine grasslands using a plant trait based generic modelling framework. *Journal of applied Ecology*.
- Quétier F., Thébault A., Lavorel S. (soumis) Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to past and present land-use in subalpine grasslands. *Ecological Monographs*.
- Ricotta, C. (2006) A note on functional diversity measures. *Basic and Applied Ecology*, in press.
- Schulze, D.-E. and Mooney, H.A. (1993) *Biodiversity and ecosystem function*. Berlin. Springer-Verlag.
- Smith B., Wilson J.B. (2003) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, 76(1), 70–82.
- Thébault A. (2004) Etude du fonctionnement écologique des prairies et de sa contribution à la diversité des usages dont elles font l'objet. Villar d'Arène, Hautes Alpes. DAA ENSA Rennes, 28p.
- Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., Olivier J.M. (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing*, 7(1), 75-83.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In: *Encyclopaedia of Biodiversity* (ed. Levin, S.A.). Academic Press, San Diego, CA, pp.109–120.
- Tilman D., Reich P., Knops J., Wedin D., Mielke T., Lehman C. (2001) Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science*, 294(5543), 843-845
- Tohill J C, Hargreaves J N G and Jones R M (1992) Botanal - A Comprehensive Sampling and Computing Procedure for Estimating Pasture Yield and Composition. I. Field Sampling CSIRO, Australian Division of Tropical Crops and Pastures, Tropical Agronomy Technical Memorandum No. 78.
- Walker B., Kinzig A., Langridge J. (1999) Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95–113.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125-159.

Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213-227.

Wiegert, R.G. 1962. The selection of an optimum quadrat size for sampling the standing crop of grasses and forbs. *Ecology* 43:125-129

Wilson J.B. (1999) Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos*, 86(3), 507-522

Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C.L., Reich, P.B., Schmid, B., & Tilman, D. (2006) Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 9, 111-120.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

Yemane D., Field J. G., Leslie R.W. (2005) Exploring the effects of fishing on fish assemblages using Abundance Biomass Comparison (ABC) curves. *Journal of Marine Science*, 62, 374-379.

Dossier du projet de recherche « Structure, diversité et fonctionnement : des clés multi-échelles pour la gestion des prairies permanentes (DIVHERBE) » inclus dans le programme national coordonné ANR : « Ecosphère continentale et Risques environnementaux »

Sites internet

<http://www.r-project.org/>

<http://www.offwell.free-online.co.uk/simpsons.htm>

<http://darwin.eeb.uconn.edu/eeb310/lecture-notes/diversity-stability/>

<http://www.tiem.utk.edu/~gross/bioed/bealsmodules/simpsonDI.html>

http://www.univ-tours.fr/ash/psycho/ departement/Annales_licence/FRIEDMAN.pdf

<http://pbil.univ-lyon1.fr/R/enseignement.html>

<http://www.cons-dev.org/elearning/stat/>

<http://bioinfo.genopole-toulouse.prd.fr/microarray/index.php?page=fonction&domaine=Microarray,+Classification&lang=fr>

Sommaire des Tableaux et Figures

Tableau 1 : Trajectoires d'utilisation des terres du site d'étude	6
Tableau 2 : Catégories utilisées dans l'étude	10
Tableau 3 : Moyenne et écart-type, sur les 5 communautés de chaque famille, des indices obtenus avec les communautés virtuelles.....	13
Tableau 4 : Valeurs de la corrélation de Spearman entre FD_{sp} et $FD_{cluster}$	27
Tableau 5 : Valeurs de la corrélation de Spearman entre FD_{sp} et FD_{alea} ou FD_{max}	27
Tableau 6 : Valeurs des ANOVA et test KW pour l'indice FR.....	29
Tableau 7 : Valeurs des ANOVA et test de KW pour FD_{sp}	31
Tableau 8 : Valeurs des ANOVA et test de KW pour les clusters 4 et 2 groupes	31
Tableau 9 : ANOVA et test KW pour les indices FR de terrain.....	25
Tableau 10 : ANOVA et test KW pour les indices FD de terrain.....	26
Figure 1 : Photo du site d'étude : l'adret de Villar d'Arène.....	6
Figure 2 : Communautés virtuelles utilisées pour l'étude des indices	8
Figure 3 : Richesse et Uniformité fonctionnelles : FR et FE	9
Figure 4 : Divergence fonctionnelle, FD	10
Figure 5 : Distribution des 4 traits dans les données VISTA	11
Figure 6 : Cluster des espèces présentes sur les parcelles VISTA pour le trait LNC.....	12
Figure 7 : Valeurs de FR pour différentes communautés, en fonction du nombre d'espèces	13
Figure 8 : Comparaison des FD obtenues avec 3, 5 ou 7 groupes de valeurs, pour le trait SW (les autres traits donnent des graphes semblables).....	15
Figure 9 : Comparaison des FD obtenues avec les différentes catégories, pour le trait LDMC, comparé à la valeur de FD_{sp} (les autres traits donnent des graphes semblables).....	16
Figure 10 : Indices FD_{sp} et FD_{Xcat} des communautés C1, C2, C3 et C4.....	16
Figure 11 : Indice calculé avec les clusters 8 groupes, 4 groupes et 2 groupes, comparé à l'indice FD_{sp}	17
Figure 12 : Indice FD_{sp} pour les parcelles et les trajectoires	29
Figure 13 : Graphe de l'abondance en fonction de la biomasse	33
Figure 14 : Indice FD_{sp} calculé pour la biomasse et pour l'abondance.....	33
Figure 15 : Photo des quadrats de Botanal, mesure de VH	25
Figure 17 : Valeurs de FD_{Tabd} pour VH	26
Figure 18 : Comparaison des indices FD_{sp} et FD_{Tabd} pour LDMC.....	26

ANNEXE

Tableau 12 : Liste des espèces sur les parcelles

Abbréviation	Nom scientifique	Famille	Classe
ACHIMILL	Achillea millefolium	astéracée	dicotylédone
CAMPRHOM	Campanula rhomboidalis	campanulacée	dicotylédone
CARUCARV	Carum carvi	apiacée	dicotylédone
CENTALPE	Centaurea alpina	astéracée	dicotylédone
CENTMONT	Centaurea montana	astéracée	dicotylédone
CENTUNIF	Centaurea uniflora	astéracée	dicotylédone
CHAEHIRS	Chaerophyllum hirsutum	apiacée	dicotylédone
CREPCONY	Crepis conyzifolia	astéracée	dicotylédone
CREPPYRE	Crepis pyrenaica	astéracée	dicotylédone
EUPHCYPA	Euphorbia cyparissias	euphorbiacée	dicotylédone
GENTLUTE	Gentiana lutea	gentianacée	dicotylédone
GERASYLV	Geranium sylvaticum	geraniacée	dicotylédone
	Helianthemum		
HELIGRAN	grandiflorum	cistacée	dicotylédone
HERASPHO	Heracleum sphondylium	apiacée	dicotylédone
LASELATI	Laserpitium latifolium	apiacée	dicotylédone
LATHPRAT	Lathyrus pratensis	fabacée	dicotylédone
LEONHISP	Leontodon hispidus	astéracée	dicotylédone
MEUMATHA	Meum athamanticum	apiacée	dicotylédone
ONOBMONT	Onobrychis montana	fabacée	dicotylédone
PIMPMAJO	Pimpinella major	apiacée	dicotylédone
PIMPSAXI	Pimpinella saxifraga	apiacée	dicotylédone
POTEGRAN	Potentilla grandiflora	rosacée	dicotylédone
	Rhinanthus		
RHINALEC	alectorolophus	scrophulariacée	dicotylédone
TARAOFFI	Taraxacum officinale	astéracée	dicotylédone
TRAGPRAT	Tragopogon pratensis	astéracée	dicotylédone
TRIFALPE	Trifolium alpestre	fabacée	dicotylédone
TRIFALPI	Trifolium alpinum	fabacée	dicotylédone
TRIFPRAT	Trifolium pratense	fabacée	dicotylédone
NARCPDET	Narcissus poeticus	amaryllidaceae	monocotylédone
AVENPUBE	Avenula pubescens	poacée	graminoïde
BRIZMEDI	Briza media	poacée	graminoïde
BROMEREC	Bromus erectus	poacée	graminoïde
CARESEMP	Carex sempervirens	cypéracée	graminoïde
DACTGLOM	Dactylis glomerata	poacée	graminoïde
FESTLAEV	Festuca laevigata	poacée	graminoïde
FESTNIGR	Festuca nigrescens	poacée	graminoïde
FESTPANI	Festuca paniculata	poacée	graminoïde
SESLCAER	Sesleria caerulea	poacée	graminoïde
TRISFLAV	Trisetum flavescens	poacée	graminoïde

Tableau 13 : Corrélation de Spearman entre FDsp et FDcluster

Trait	4 groupes	2 groupes
IH	$<2,2*10^{-16}$	0,01257
LDMC	$<2,2*10^{-16}$	0,01521
LNC	-	$<2,2*10^{-16}$
SW	0,05525	0,002829

Figure 21 : Relation entre les valeurs brutes de LDMC et de LNC

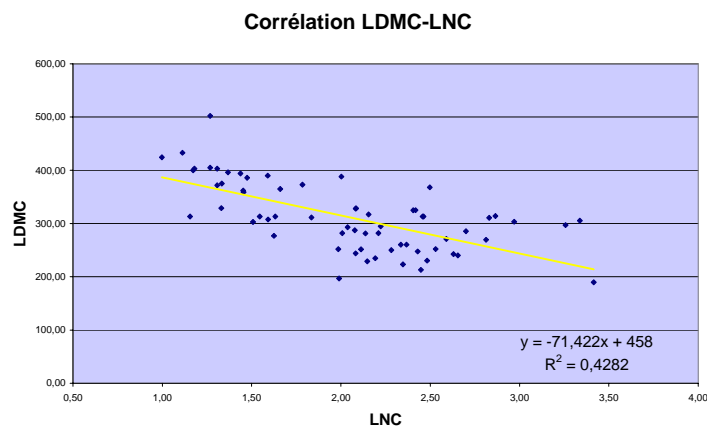
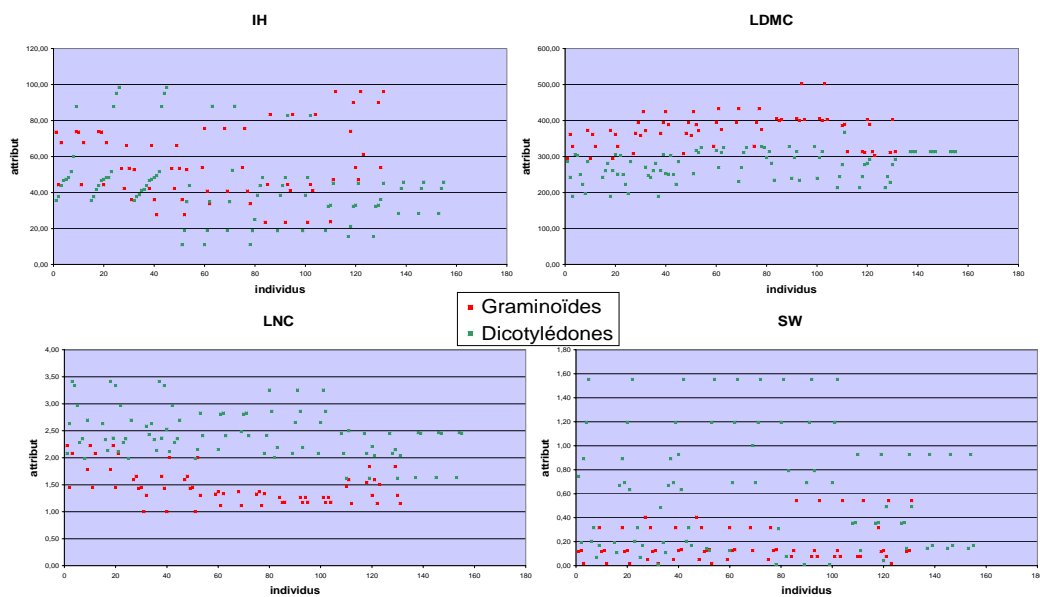


Figure 22 : Distribution des traits selon leur identité « graminéoïde » ou « dicotylédone »



RESUME

Pour améliorer l'utilisation de la diversité fonctionnelle comme outil pour les écologistes, j'ai étudié les méthodes de calcul d'indices de diversité fonctionnelle sur des données de terrain. Je propose une nouvelle méthode de calcul, efficace pour mesurer la diversité fonctionnelle. La richesse, l'uniformité et la divergence fonctionnelles sont proposées comme indices de diversité fonctionnelle (Mason et al. 2005). La sensibilité de ces indices a d'abord été étudiée pour des communautés virtuelles, composées de données artificielles, puis appliquée à des communautés herbacées des prairies subalpines, soumises à différents modes d'utilisation des terres. L'efficacité de différentes méthodes de calcul de FD a été testée : l'une d'entre elles permet de séparer des communautés différentes tout en gardant une bonne précision. Cette méthode permet de distinguer différents modes d'utilisation des terres sur notre site d'étude. De plus, j'ai montré que les indices donnaient des valeurs différentes en utilisant des données de biomasse ou d'abondance. Enfin, une nouvelle méthode de mesure sur le terrain de la diversité fonctionnelle est présentée, permettant de prendre en compte les biomasses et de se soustraire à l'échelle de l'espèce. Les résultats de la première campagne sont présentés.

ABSTRACT

To increase the usefulness of functional diversity as a tool for plant ecologists, I tested the practicality of existing methods of calculating functional diversity indices, and attempted to develop a new more efficient method for measuring functional diversity in the field. Functional richness, functional evenness, and functional divergence have been proposed as indices of functional diversity (Mason et al., 2005). The sensitivity of these indices to a diverse range of virtual communities produced using synthetic data was tested. These indices were then applied to real plant communities from subalpine meadows under contrasting land-management regimes. The efficiency of several different methods of calculating FD was tested: Of these, grouping species into functional types was both capable of segregating distinct communities and maintaining high precision. This method was effective at distinguishing changes in functional diversity resulting from different agricultural land uses at our subalpine grassland field sites. It was also found that the indices gave different values dependent on whether biomass or abundance data were used. Secondly, a new method is proposed for measuring functional diversity in the field, which accounts for biomass and replaces the species scale with an individual scale. The performance of this method compared to the existing protocol was tested in a field trial.