

Mémoire de Master 2

Impact des facteurs environnementaux méditerranéens sur les communautés ligneuses, approche basée sur les traits fonctionnels

Biodiversité, Ecologie, Evolution

Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes

2023 / 2024

Pierre Bouchet

UMR AMAP - botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations

Sous la supervision de Tristan Charles-Dominique



Table des matières

INTRODUCTION	2
MATERIEL ET METHODE	4
1. Zone d'étude et échantillonnage.....	4
2. Analyse des traits fonctionnels des espèces dominantes ligneuses méditerranéennes	4
3. Identification des communautés ligneuses sur le bassin méditerranéen.....	6
4. Lien entre variables environnementales Θ , les communautés (L) et les traits des espèces (Q)	9
RESULTATS	10
1. Analyse fonctionnelle des espèces dominantes ligneuses méditerranéennes	10
2. Communautés ligneuses méditerranéennes.....	12
3. Des facteurs environnementaux qui influencent le système méditerranéen.....	13
4. Relations traits-environnement.....	19
DISCUSSION	20
1. Traits des communautés ligneuses méditerranéennes	20
2. Utiliser les adaptations aux perturbations d'autres régions pour identifier l'émergence des communautés ligneuses méditerranéennes ?	25
3. Influence du régime de perturbations sur la distribution des types de végétations	27
CONCLUSION	29
REFERENCES	29
ANNEXES	32
REMERCIEMENTS	33
ABSTRACT	34

INTRODUCTION

La région méditerranéenne est considérée comme un *hotspot* de biodiversité, défini par sa diversité exceptionnelle, une grande richesse spécifique et un fort taux d'endémisme (Medail & Quezel, 1997). Bien que les systèmes méditerranéens ne couvrent que 2 % des surfaces terrestres, ils abritent plus de 15 % de la flore vasculaire totale (Rundel, 2004). Cette forte diversité est probablement liée à la grande variété de types de végétation, de paysages et de pratiques humaines rencontrées dans la région (Tüfekcioğlu & Tavşanoğlu, 2022). Soumises à l'influence de nombreux agents environnementaux, les espèces ligneuses méditerranéennes ont développé des adaptations à ces facteurs, qui influencent la structure et l'assemblage des communautés (Basnou et al., 2016; De La Riva et al., 2018, 2023). Parmi les facteurs responsables de l'assemblage des communautés méditerranéennes dans les écosystèmes ouverts, c'est-à-dire caractérisés par une canopée discontinue et une lumière non limitante, les perturbations jouent un rôle prépondérant (Bond, 2019), notamment les incendies (Keeley, 2012), l'herbivorie (Danell et al., 2006) et les épisodes de sécheresse (Lionello, 2012).

Les communautés végétales sont soumises à des feux depuis 400 millions d'années à l'échelle de la planète et depuis des dizaines de millions d'années dans le biome méditerranéen (Rundel et al., 2018). Une partie des espèces ligneuses contemporaines a évolué dans des environnements façonnés par le feu. Elles ont développé des traits adaptatifs uniques en réponse à des régimes pyriques, comme la capacité de régénérer les structures végétatives brûlées depuis la base de la plante ou encore de présenter une germination induite par le feu (Keeley & Pausas, 2022). Le climat méditerranéen est marqué par une saisonnalité importante, avec des hivers doux et pluvieux et des étés chauds et secs (Keeley, 2012 ; Lionello, 2012). Il définit des régions où les précipitations excèdent le potentiel d'évapotranspiration pendant la saison des pluies (Rundel, 2010), permettant une croissance suffisante des plantes, qui peuvent devenir inflammables durant la saison sèche estivale (Keeley, 2012). Le bassin méditerranéen est dominé par des écosystèmes sujets aux incendies — souvent juxtaposés à des centres métropolitains internationaux — et abrite une végétation adaptée aux feux, résultat d'une longue histoire évolutive associée aux incendies (Bond, 2019 ; Keeley & Pausas, 2022).

D'autre part, les registres fossiles montrent que de grands herbivores comme le cerf *Megaloceros giganteus* (Lacher et al., 2019), le buffle *Bubalis bubalis* (Blondel, 2006), mais aussi des analogues ancestraux des éléphants tels que *Elephas falconeri* (Van Der Geer et al., 2010) et *Elephas antiquus* (Palombo et al., 2005) ou encore des analogues ancestraux des rhinocéros du genre *Stephanorhinus* (Lacombat, 2006) étaient présents en Méditerranée jusqu'à la fin des périodes de glaciation, notamment durant le Pléistocène (Danell et al., 2006). Souvent attribuée à l'impact humain, à travers la chasse et l'exploitation des terres, la disparition de nombreux herbivores, tels que les grands mammifères, a entraîné une diminution du pâturage naturel (consommation de végétation basse) et du broutage (consommation de végétation haute et de feuilles d'arbres). Cela a probablement eu de lourdes conséquences dans la structuration des paysages, car les herbivores jouent un rôle crucial dans le maintien des paysages ouverts et la création de mosaïques végétales (Blondel, 2006; Danell et al., 2006; Quinn, 1986).

Les paysages méditerranéens sont également sujets aux épisodes de sécheresse. Les sécheresses méditerranéennes, surtout celles qui ont lieu en hiver, ont un impact très fort sur la disponibilité en eau,

diminuant le niveau des nappes avec des conséquences sur la végétation pendant la saison chaude et sèche de l'année suivante (Caloiero et al., 2018). Les sécheresses exceptionnelles deviennent de plus en plus fréquentes avec le changement climatique, comme ressenties en Europe les deux dernières années, entraînant des pénuries d'eau et entravant la croissance de la végétation (European Commission. Joint Research Centre., 2024). Un consensus scientifique existe quant à l'évolution des sécheresses dans la région méditerranéenne, indiquant une augmentation de la durée et de la sévérité des sécheresses (Caloiero et al., 2018; Trambly et al., 2020).

Étant donné que la forte diversité en région méditerranéenne résulte d'une grande diversité de facteurs influençant son émergence, un enjeu majeur de conservation est de comprendre, synthétiser et cartographier les zones soumises historiquement à chacun de ces facteurs (feu, herbivorie, sécheresse). Ceci permettra de fournir des solutions de conservation adaptées à chacun des types de végétation présents dans la région. Parmi les manipulations possibles du régime de perturbation, le réensauvagement est actuellement considéré comme un outil permettant une meilleure conservation de la végétation en région méditerranéenne (Cerqueira et al., 2015). Une menace observée sur les milieux méditerranéens est la fermeture du milieu par embroussaillage. Cet embroussaillage fait notamment suite à un abandon des pratiques agricoles et de pâturage (Archer et al., 1995) et est intensifié par des politiques de conservation qui favorisent le maintien et l'expansion du couvert arboré (Nadal-Romero et al., 2023). La fermeture du milieu entraîne un remplacement des milieux ouverts comme les garrigues, les maquis et les matorrals (Bellot et al., 2004), hotspots de biodiversité, par des milieux fermés plus pauvres en diversité. Les milieux ouverts ont historiquement été considérés comme des états dégradés et résultant de pressions d'origine anthropique (Quézel & Médail, 2003; Tassin, 2017). Néanmoins, leur très forte diversité spécifique et fonctionnelle contredit qu'ils puissent avoir émergé en tant que système pendant la très courte période (au regard de l'évolution des espèces) que couvre l'Anthropocène. Ils sont le résultat de milliers d'années d'adaptation à des facteurs environnementaux qui maintiennent les milieux ouverts et contribuent à la dynamique des communautés (Bond, 2019). La récente reconnaissance des milieux ouverts comme des écosystèmes anciens (qui pré-datent l'histoire humaine) suggère qu'une partie des milieux ouverts, dont ceux du biome méditerranéen, pourrait être des états écologiques naturels à part entière, qui auraient été maintenus par les activités humaines et inciteraient à reconsidérer l'héritage culturel des paysages méditerranéens.

L'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales favorise la coexistence des espèces au sein d'un paysage (Thompson et al., 2020). Les gradients environnementaux (*e.g.* feu, herbivorie, sécheresse) créent une mosaïque d'habitats qui favorisent chacune des espèces distinctes. La diversité fonctionnelle et la variation des traits des espèces ligneuses est importante en région méditerranéenne, suggérant l'influence de gradients environnementaux variés.

Cependant, malgré un corpus d'études important en région méditerranéenne, nous ne disposons pas actuellement de grille de lecture permettant d'identifier le facteur environnemental principal responsable de l'émergence des milieux ouverts dans la région, limitant sérieusement notre capacité à proposer des modes de gestion adaptés à chacun des types de végétation qui s'y développent (Bond, 2019; Gauzere et al., 2020).

Peut-on identifier les perturbations responsables de l'émergence des communautés ligneuses méditerranéennes à partir de leurs adaptations ? Est-il possible à cette fin d'utiliser les adaptations aux

perturbations (feu, herbivorie) identifiées dans d'autres régions du globe ? La distribution des types de végétation dans la région méditerranéenne suggère-t-elle une influence forte ou bien marginale des régimes de perturbation ?

L'objectif de notre étude est d'utiliser les adaptations des espèces ligneuses méditerranéennes pour identifier les régimes de perturbation qui ont pu expliquer leur émergence et leur distribution actuelle. L'étude a été menée en i) analysant les traits fonctionnels associés aux perturbations des principales espèces ligneuses méditerranéennes, ii) identifiant les principales communautés ligneuses sur le bassin méditerranéen, iii) cartographiant les régimes de feu, sécheresse, herbivorie et couvert végétal des systèmes méditerranéens. Ceci a ensuite permis de (iv) mesurer les relations entre traits et environnements et (v) d'identifier des zones d'influence des différents types de perturbation.

MATERIEL ET METHODE

1. Zone d'étude et échantillonnage

1.1. Présentation de l'étude

Cette étude prolonge un travail précédent intitulé « *Analyse des traits des plantes ligneuses méditerranéennes et caractérisation de l'importance des feux et de l'herbivorie dans la dynamique fonctionnelle des écosystèmes méditerranéens* » réalisé en 2023. Dans cette recherche antérieure, nous avons caractérisé les traits fonctionnels de 17 espèces ligneuses de la région de Montpellier et cartographié ces informations à partir de données d'occurrences spécifiques. L'étude présentée ici constitue un développement de l'étude précédente en i) extrayant les informations à partir de bases de données en ligne pour connaître les espèces dominantes dans les communautés du bassin méditerranéen ; ii) identifiant les types de végétations dans la région ; iii) complétant l'échantillonnage des traits fonctionnels pour 34 espèces afin d'obtenir une bonne représentation des espèces dominantes ; iv) cartographiant les facteurs environnementaux d'intérêt (feu, herbivorie, sécheresse et couvert végétal) ; v) analysant les relations traits-environnements qui structurent la distribution des espèces au sein des communautés.

1.2. Sites d'études

Notre étude s'intéresse au Nord-Ouest du bassin méditerranéen (latitude : -12°N , 40°N ; longitude : 30°E , 46°E). Afin de réaliser les mesures des valeurs de trait, nous avons défini plusieurs sites d'étude dans la région montpelliéraine et catalane (Annexe 1). Ces sites (Fig. 1) ont été choisis pour leur diversité spécifique et représentent les différents habitats méditerranéens.



Fig. 1 : Sites d'échantillonnage dans la région montpelliéraine et catalane.

2. Analyse des traits fonctionnels des espèces dominantes ligneuses méditerranéennes

2.1. Choix des espèces dominantes méditerranéennes

Le choix du *pool* d'espèces dominantes méditerranéennes à décrire a été déterminé à partir de la base de données *sPlot*. *sPlot* est une base de données mondiale de relevés phytosociologiques offrant une vue d'ensemble des communautés végétales terrestres à travers des données standardisées sur la composition spécifique et la couverture végétale. Elle permet d'analyser les tendances globales de la biodiversité végétale et de la distribution des espèces (Bruehlheide et al., 2019). Finalement, nous avons décrit les 34 espèces dominantes (17 provenant d'une campagne de terrain réalisée précédemment, auxquelles nous avons ajouté 17 nouvelles espèces pour cette étude) pour la zone considérée (correspondant à 80 % des abondances totales dans les relevés), uniquement des espèces ligneuses (Annexe 2). Les traits de trois individus par espèce ont été mesurés et leur diagramme architectural a été réalisé (Barthélémy & Caraglio, 2007; Charles-Dominique, 2023).

2.2. Choix des traits fonctionnels

Pour chaque individu, un kilogramme de branches dont la base est une tige possédant les mêmes propriétés que le tronc (*i.e.* un réitérât total ; Barthélémy & Caraglio, 2007) a été prélevé puis analysés selon 14 traits (Tableau 2) choisis pour décrire la capacité des plantes à tolérer l'ombrage, des feux fréquents et une forte pression d'herbivorie par des mammifères (Charles-Dominique, Midgley, et al., 2015; Charles-Dominique et al., 2017a, 2018). Les traits fonctionnels utilisés sont décrits en détail dans le manuel des traits fonctionnels pour les écosystèmes ouverts (Wigley et al., 2020). Pour deux espèces, la description du *SLA* (*Specific Leaf Area*) n'a pas été possible sur le terrain, nous avons complété nos données à l'aide de la base de données mondiale pour les traits *TRY* (Kattge et al., 2019). La méthode qui décrit comment nous avons mesuré chacun des traits est disponible dans Bouchet, 2023 et a été copiée en annexe (Annexe 3).

La collecte des données a été réalisée par moi-même et avec l'aide de collègues financés par le projet FIRE-ADAPT, à savoir Jacques Gignoux, David Carmignac, Yoan Marcangelli, Yan Wang, Tristan Charles-Dominique, Merlin Ramel et Jean-François Barczy. J'ai assuré l'intégralité du traitement des informations collectées sur le terrain.

2.1. Calcul des scores environnementaux

Les valeurs de trait mesurées nous ont permis de calculer des scores de tolérance au feu, à l'herbivorie et à l'ombre, en appliquant les indices développés par Charles-Dominique (*in Prep*) pour ces paramètres, pour chaque trait (Tableau 1). Ces scores ont été dérivés à partir d'une analyse RLQ effectuée dans le parc de Hluhluwe-iMfolozi, intégrant des données relatives aux communautés ligneuses pour les 63 espèces les plus abondantes, réparties sur 253 parcelles de 200 m². La matrice environnementale utilisée comprenait des informations sur la couverture arborée (ombrage), les fréquences de présence des grands herbivores (comptages des excréments) et les occurrences des feux sur une période de 20 ans. De plus, une matrice de traits incluait les 14 traits analysés dans cette étude.

$$Score = \sum_{i=1}^n (indice_i \times trait_n)$$

	IC_class	BudP	BudA	BGR	BS	H5class	LCE
<i>Feu</i>	0,133	0,284	0,219	0,519	0,011	-0,358	-0,245
<i>Herbivorie</i>	0,159	0,012	0,073	-0,139	0,215	0,026	-0,066
<i>Couvert arboré</i>	-0,244	-0,207	-0,230	-0,275	-0,165	0,224	0,191

Tableau 1 : Scores associé à chaque trait mesuré. Avec *Feu* l'indice des feux sud-africains, *Herbivorie* l'indice d'herbivorie et *Couvert arboré*, l'indice de tolérance à l'ombre (*Charles-Dominique, in Prep*).

Traits	Abréviation	Unité	Rôle fonctionnel	Formule
<i>Réitération basale</i>	BR	NA	Survie et rétablissement	NA
<i>Capacité à drageonner</i>	RS	NA	Survie et rétablissement	NA
<i>Hauteur à la cinquième fourche</i>	H5class	NA	Captation de la lumière et allocation des ressources	NA
<i>Densité du bois</i>	StemDens	g/cm ³	Résistance physique, taux de croissance et tolérance au stress	$\frac{\text{masse sèche}}{\text{masse d'eau déplacée}}$
<i>Vitesse de croissance de l'écorce</i>	BGR	mm/an	Résistance au stress, taux de croissance, survie	$\frac{\text{épaisseur de l'écorce (mm)}}{\text{age}}$
<i>Taille de bouchée</i>	BS	g	Quantité de biomasse perdue par une bouchée (herbivorie)	NA
<i>Indice de cage</i>	IC_class	NA	Réduire l'impact de l'herbivorie par la mise d'une architecture en cage (conicité et épines)	$ICA = \prod_{i=1}^n (1 + 2^i s_i + 1,2^i c_{i+1})$
<i>Protection des bourgeons</i>	BudP	NA	Stratégie de résistance au stress, survie, capacité de rétablissement	NA
<i>Présence de bourgeons surnuméraires</i>	BudA	NA	Stratégie de résistance au stress, survie, capacité de rétablissement	NA
<i>Surface spécifique des branches</i>	BMA	cm ² /g	Surface produite pour un investissement de masse donné en branches, tolérance des arbres à l'ombrage	$\frac{\text{masse totale prélevée (module)}}{\text{surface totale du module}}$
<i>Masse par unité de surface de branche</i>	LCE	g/cm ²	Masse allouée à une surface de branche donnée, reflétant la densité et l'épaisseur en branche	$\frac{1}{BMA}$
<i>Surface spécifique foliaire</i>	SLA	cm ² /g	Surface produite pour un investissement de masse donné en feuilles, taux de croissance, taux d'assimilation photosynthétique	$\frac{\text{surface foliaire}}{\text{masse sèche des feuilles}}$
<i>Masse foliaire par unité de surface</i>	LMA	g/cm ²	Masse allouée à une surface foliaire donnée, reflétant la densité et l'épaisseur des feuilles.	$\frac{1}{SLA}$
<i>Saisonnalité des feuilles</i>	Lsup1	NA	Stratégie de résistance au stress et aux conditions environnementales	NA

Tableau 2 : Description des traits fonctionnels utilisés, de leur rôle et formules associées selon *De la Riva et al., 2018* et *Wigley et al., 2020*.

Les indices sont calibrés selon des paramètres environnementaux sud-africains, potentiellement mésestimant les scores de feu, d'herbivorie et de tolérance à l'ombre dans les systèmes méditerranéens.

3. Identification des communautés ligneuses sur le bassin méditerranéen

3.1. Relevés de communautés végétales

Pour travailler à l'échelle des communautés, nous avons utilisé la base de données *sPlot* (*Bruehlheide et al., 2019*). Cette base de données contient plus de 1,1 million de relevés de végétation provenant de divers types d'habitats à travers le monde. *sPlot* fournit des informations détaillées pour chaque relevé, incluant la présence des espèces, leur abondance, les biomes ainsi que les conditions climatiques et pédologiques dans lesquelles ces communautés se trouvent. De plus, cette base de données calcule les moyennes et les variances des traits fonctionnels des espèces à partir de la base de données *TRY* (*Kattge et al., 2019*). Pour notre analyse, nous avons sélectionné les relevés de communautés pour lesquels au moins 80 % de

l'abondance totale est représentée par les espèces décrites pour leurs traits (Fig. 2). Dans la région

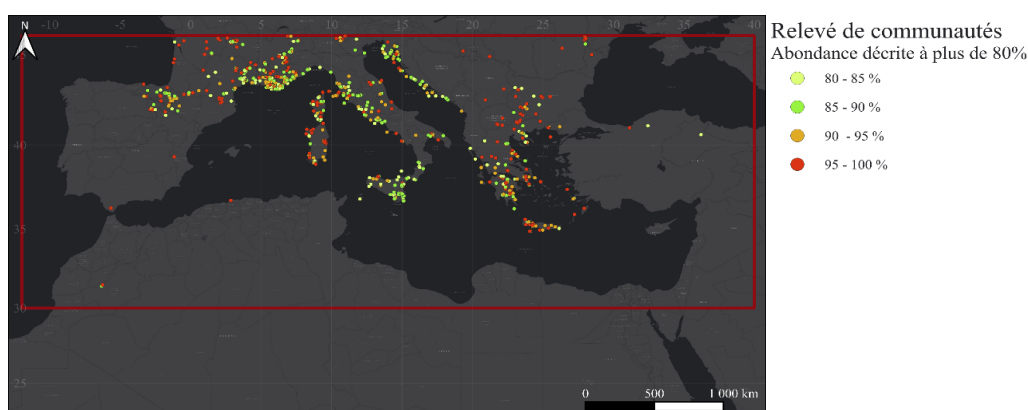


Fig. 2 : Relevé de communautés issus de la base de données sPlot, sur l'ensemble du territoire méditerranéen, où le pourcentage d'abondance des espèces décrites est supérieur à 80%. Les relevés de communautés constituent nos sites finaux.

méditerranéenne, 1006 relevés répondent à ce critère. Ces relevés constituent notre ensemble de sites d'étude.

3.2. Regroupement des communautés ligneuses méditerranéennes

Pour identifier les types de végétation, nous avons effectué une clusterisation sur les données d'abondance des communautés. Nous avons réalisé une matrice de distance euclidienne pour représenter la similarité entre communautés (Deza & Deza, 2016). Nous avons ensuite utilisé un clustering hiérarchique pour grouper les communautés basées sur ces distances selon la méthode de Ward (Legendre & Legendre, 2012). Pour déterminer le nombre optimal de clusters, nous avons appliqué la méthode du coude en analysant la somme des carrés intra-cluster selon MacQueen, 1967.

Nous avons ensuite extrait pour chaque communauté les valeurs pédoclimatiques de sPlot ; celles-ci sont calculées à partir de 19 variables climatiques (CHELSA v1.1), de variables d'aridité et d'évapotranspiration (CGIAR-CSI) et de 7 variables pédologiques (SOILGRIDS). Pour analyser la distribution des données sPlot dans l'espace environnemental global, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les 30 variables climatiques et pédologiques. Une grille de 100 × 100 cellules a ainsi été produite dans l'espace défini par les deux premiers axes de l'ACP (PC1 et PC2) et cela a permis de compter les relevés de sPlot dans chaque cellule de cette grille (Bruehlheide et al., 2019). Cette approche nous a permis de relier les caractéristiques des communautés végétales à des facteurs environnementaux spécifiques, offrant des informations sur les relations entre la composition des communautés, les habitats et les conditions abiotiques. Dans un deuxième temps, nous avons associé chaque communauté végétale à un habitat spécifique en utilisant la classification Corine Land Cover (CLC) (European Environment Agency, 2019) et la classification EUNIS (European Environment Agency, 2021). Nous avons extrait des rasters CLC les valeurs correspondant à chaque localisation de communauté. Par la suite, nous avons calculé le pourcentage d'occurrence de chaque type d'habitat au sein des communautés, permettant ainsi de déterminer la prévalence des différents habitats (Tableau 3).

3.3. Regroupement de la distribution spatiale des espèces dominantes méditerranéennes

Identifiant de communauté	Habitats (Corine Land Cover, Eunis)	Espèces	Nom de communauté
1	Garrigue, maquis, matorral arborescent et maquis thermoméditerranéen	<i>Pistacia lentiscus</i> (17,5%), <i>Erica arborea</i> (11,11%), <i>Arbutus unedo</i> (8%)	Garrigue et maquis sclérophylle à <i>Pistacia - Erica</i>
2	Végétation sclérophylle, forêt de Pins et de Chênes	<i>Quercus ilex</i> (17,6%), <i>Pinus halepensis</i> (10%), <i>Quercus coccifera</i> (9,6%), <i>Quercus pubescens</i> (8,26%)	Forêt sclérophylle méditerranéenne à <i>Quercus - Pinus</i>
3	Forêt caducifoliée thermophile méditerranéenne	<i>Quercus ilex</i> (18%), <i>Quercus pubescens</i> (9%), <i>Quercus cerris</i> (8%)	Chênaies thermophiles subméditerranéennes
4	Garrigue, maquis, matorral arborescent et maquis thermoméditerranéen	<i>Erica multiflora</i> (15%), <i>Pistacia lentiscus</i> (14%), <i>Juniperus phoenicea</i> (7,45%), <i>Cistus monspeliensis</i> (6%)	Garrigue et matorral arborescent sclérophylle à <i>Erica - Pistacia - Juniperus</i>
5	Prairies naturelles et forêt de feuillus	<i>Fagus sylvatica</i> (50,51%), <i>Juniperus communis</i> (17%), <i>Pinus sylvestris</i> (10%)	Prairies à <i>Juniperus</i> et forêts de <i>Fagus</i> médio-européennes
6	Ripisylve méditerranéenne	<i>Salix alba</i> (26%), <i>Alnus glutinosa</i> (21,7%), <i>Populus alba</i> (14%)	Ripisylve méditerranéenne à <i>Salix - Alnus - Populus</i>
7	Maquis tempéré et méditerranéen de montagne	<i>Erica arborea</i> (9%), <i>Corylus avellana</i> (8,5%), <i>Arbutus unedo</i> (6%)	Maquis méditerranéen montagnard à <i>Erica - Corylus</i>
8	Forêt de feuillus sur sol non-acide	<i>Fagus sylvatica</i> (15%), <i>Quercus petraea</i> (7,5%)	Forêt neutrophile méditerranéenne à <i>Fagus - Quercus</i>
9	Forêt mixte ravinée	<i>Fagus sylvatica</i> (26,7%), <i>Quercus robur</i> (10%)	Forêt mixte ravinée méditerranéenne et pâturage
10	Maquis à <i>Juniperus</i> alpin et sub-alpin	<i>Juniperus communis</i> (70%), <i>Corylus avellana</i> (9%)	Maquis montagnard méditerranéen à <i>Juniperus</i>

Tableau 3 : Description des communautés : types d'habitats, prédominance des espèces et nom de communauté attribué par chaque *cluster*.

En complément des analyses menées sur les communautés extraites depuis *sPlot*, nous avons créé des pseudo-communautés (Fig. 12) en utilisant les données présentes dans *GBIF*. Cette démarche a été motivée par une faible représentation des espèces ligneuses dans les relevés de communautés disponibles dans *sPlot* et une grande hétérogénéité des tailles de plots ainsi que des méthodes de description. Pour créer ces pseudo-communautés, nous avons d'abord extrait les distributions des espèces ligneuses dominantes de la région méditerranéenne et compté le nombre d'occurrences dans une grille de carrés de 10 km x 10 km. Nous n'avons conservé que les pseudo-communautés comprenant au minimum 50 observations indépendantes (coordonnées GPS et espèces différentes). Cela nous a permis d'identifier 1310 pseudo-communautés sur lesquelles nous avons poursuivi les analyses.

Bien que cette méthode puisse induire des biais de sur ou sous-représentation de certaines espèces et de certaines zones géographiques plus décrites par les utilisateurs renseignant *GBIF* (notamment par le biais de *PlantNet* et *iNaturalist*), elle présente l'avantage de produire des surfaces échantillonnées comparables dont les éléments de description sont identiques (à l'inverse des données *sPlot*) et nous a permis d'obtenir une plus grande quantité d'informations et d'individus décrits à l'échelle du bassin méditerranéen.

3.4. Analyse de diversité

Nous avons analysé la diversité des espèces au sein de différentes communautés en utilisant l'indice de diversité de Shannon H' , calculé comme suit :

L'indice de Shannon a été calculé comme suit : $H' = -\sum_{i=1}^R p_i \ln(p_i)$

R est le nombre total d'espèces dans la communauté et p_i est la proportion de l'espèce i par rapport au nombre total d'individus.

Cette formule modifiée prend en compte les abondances des espèces (Jost, 2007). Nous avons réalisé une ANOVA et un test post-hoc de Tukey afin de comparer les indices de Shannon entre communautés soumises à différents niveaux de perturbations.

4. Lien entre variables environnementales (R), les communautés (L) et les traits des espèces (Q)

4.1. Le fonctionnement de l'analyse RLQ

L'analyse RLQ est une méthode multivariée conçue pour explorer les relations entre trois tableaux de données distincts : le tableau R des variables environnementales, le tableau L des traits des espèces et le tableau Q des abondances des espèces. Cette méthode est utile lorsque l'on cherche à relier les traits des espèces à leur environnement par le biais des données de distribution des espèces. L'analyse RLQ est une extension de l'analyse de co-inertie et peut être considérée comme une combinaison de deux analyses séparées : une analyse des correspondances (AC) sur le tableau des abondances des espèces (Q) et des analyses en composantes principales (ACP) séparées sur les variables environnementales (R) et les traits des espèces (L). Dans un premier temps, on effectue une analyse des correspondances (AC) (*i.e.* méthode statistique développée pour analyser les tableaux de contingence, où les données représentent des fréquences d'observations pour différentes combinaisons de catégories) sur le tableau des abondances des espèces (Q) et des analyses en composantes principales (ACP) séparées sur les variables environnementales (R) et les traits des espèces (L). Puis on calcule les matrices de covariance croisées (*i.e.* mesure la covariance entre deux ensembles de variables, en tenant compte des interactions entre elles) entre les scores des variables environnementales et des traits des espèces, pondérées par les abondances des espèces. Enfin, on réalise une décomposition en valeurs singulières sur la matrice de covariance croisée pour obtenir les axes RLQ, qui fournissent les combinaisons linéaires des variables environnementales et des traits des espèces maximisant la covariance avec les abondances des espèces. Les axes résultants et leurs valeurs propres associées peuvent être interprétés pour comprendre les principaux gradients dans les données et comment les traits des espèces sont liés aux gradients environnementaux par le biais de la distribution des espèces (Legendre & Legendre, 2012).

4.2. Création de la matrice environnementale

Dans le cadre de l'analyse tripartite RLQ, nous devons créer une matrice environnementale (R) qui représente les variables environnementales par site. Dans notre étude, nous nous sommes intéressés à quatre variables environnementales : la fréquence des feux sur une échelle temporelle de 20 ans, le nombre d'herbivores dans un rayon de 10 km sur l'ensemble du bassin méditerranéen, les précipitations des mois les plus humides (*proxy* de la sécheresse) et le couvert arboré.

4.2.1. Fréquence des feux dans la région méditerranéenne

Nous avons calculé la fréquence des feux sur l'ensemble du bassin méditerranéen de 2001 à 2021 en utilisant la base de données *FRY* (Laurent et al., 2018). À partir de ces données issues du satellite MODIS (MCD64A1), nous avons calculé des fréquences de feux en attribuant à chaque pixel une valeur allant de 1 à 20, représentant le nombre de fois que ce pixel a brûlé durant les 20 ans (Fig. 9a). Les données MODIS ont une résolution spatiale de 500 m, les feux couvrant une surface inférieure à la résolution satellitaire ne sont donc pas visibles. Pour la matrice de communauté (*GBIF*), nous avons calculé des zones tampons autour de la distribution spatiale des espèces (Fig. 9a). Nous avons calculé la somme des valeurs des pixels brûlés dans une zone tampon de 10 km autour de chaque point de distribution des espèces. Nous avons ensuite appliqué une transformation logarithmique afin de réduire la *skewness* et la *kurtosis* des distributions de fréquence de feu.

4.2.2. Estimation de l'herbivorie dans le bassin méditerranéen

Les données d'herbivorie sont récoltées sur le *Global Biodiversity Information Facility (GBIF)*. Pour estimer l'herbivorie par les mammifères dans les systèmes méditerranéens nous avons téléchargé les données d'occurrences des familles d'herbivores (*Bovidae*, *Cervidae* et *Equidae*) (GBIF.Org User, 2024). Pour chaque famille, nous avons acquis 50 000 données d'occurrences sur l'ensemble de la région méditerranéenne (-12° 30', -12° 46', 36° 46', 36° 30', -12° 30'). Les données ont été agrégées par latitude et longitude pour chaque zone de 10 km² afin de visualiser le nombre d'herbivores à plus large échelle. Les données d'occupation des sols du *Corine Land Cover* (European Environment Agency, 2019) ont été extraites pour chaque localisation des herbivores pour pouvoir analyser les habitats qui abritent le plus d'herbivores dans le bassin méditerranéen (Fig. 10, 12b). Pour la matrice de communauté (GBIF), nous avons calculé des zones tampons autour de la distribution spatiale des espèces (Fig. 12b). Nous avons calculé la somme de l'abondance d'herbivores pour chaque pixel dans une zone tampon de 10 km autour de chaque point de distribution des espèces. Nous avons ensuite appliqué une transformation logarithmique.

4.2.3. Couverture arborée sur l'ensemble méditerranéen

Pour obtenir les données de la couverture arborée sur la région méditerranéenne nous avons utilisé la base de données du *Global Forest Watch, Tree canopy cover 2019* (Global Forest Watch, 2019). Ce jeu de données est divisé en tuiles de 10 x 10 degrés. Les valeurs ont des résolutions spatiales de 30 mètres par pixel à l'équateur (Hansen et al., 2013) (Fig. 9c). Pour la matrice de communauté (GBIF), nous avons extrait la valeur de la couverture arborée pour chaque point de distribution des espèces. Nous avons ensuite appliqué une transformation logarithmique (Fig. 12c).

4.2.4. Estimation de la sécheresse dans la région méditerranéenne

La sécheresse a été estimée en utilisant les données de précipitations des mois les plus humides, *proxy* de la sécheresse. Les faibles précipitations durant la saison humide hivernale empêchent la constitution de nappes souterraines et sont un prédicteur du risque de sécheresse pendant les périodes chaudes (Raymond et al., 2018; Xoplaki et al., 2004). Les données ont été acquises par la base de données climatiques *WorldClim*. Cette base de données comprend diverses variables bioclimatiques, parmi lesquelles les précipitations du trimestre le plus humide (*Bio16*) (Fick & Hijmans, 2017) (Fig. 9d). Pour la matrice de communauté (GBIF), nous avons extrait les valeurs de précipitation pour chaque point de distribution des espèces. Nous avons ensuite appliqué une transformation logarithmique (Fig. 12d).

RESULTATS

1. Analyse fonctionnelle des espèces dominantes ligneuses méditerranéennes

1.1. Traits fonctionnels des espèces ligneuses méditerranéennes

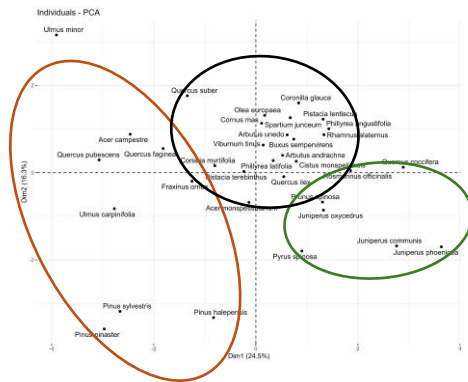


Fig. 3 : Analyse en composantes principales (ACP) des espèces ligneuses dominantes méditerranéennes. La distribution de différentes espèces ligneuses méditerranéennes en fonction de deux composantes principales (Dim1 et Dim2) est regroupée en trois groupes montrant des profils de traits similaires.

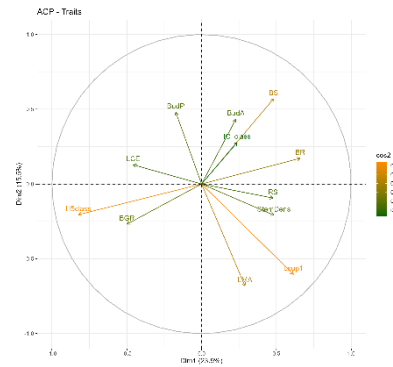


Fig. 4 : Analyse en composantes principales (ACP) des traits fonctionnels des espèces ligneuses dominantes méditerranéennes. Les flèches représentent la contribution des traits pour chaque composante principale (en orange une forte contribution et en vert une faible contribution).

Après avoir analysé les traits ([Annexe 1](#)) des espèces dominantes, trois groupes distincts ont émergé ([Fig. 3](#)). Le clustering sur l'analyse en composantes principales (ACP) des valeurs de traits a permis d'identifier trois groupes d'espèces avec des profils fonctionnels distincts. Les trois groupes sont associés à des traits distincts ([Fig. 4](#)). Certains traits sont très discriminants comme le LMA (*Leaf mass area*), la réitération basale (*BR*) ou encore la hauteur à la cinquième fourche (*H5class*). D'autres traits, à l'inverse, expliquent faiblement les variations entre espèces comme l'indice de cage (*IC_class*).

1.2. Scores environnementaux

Les résultats des scores environnementaux suggèrent trois stratégies bien différenciées ([Fig. 5](#)). Ces résultats suggèrent que les espèces méditerranéennes présentent des adaptations à trois facteurs environnementaux clefs permettant : la tolérance au feu, la tolérance au feu et à l'herbivorie (herbivorie pyrique) et la tolérance à l'ombre. Les scores des espèces ([Fig. 6](#)) révèlent que *Prunus spinosa*, *Quercus coccifera*, *Juniperus communis* et *Pyrus spinosa* possèdent des traits associés à de l'herbivorie pyrique. *Ulmus minor*, *Acer campestre*, *Pinus sylvestris* possèdent des traits associés à un groupe tolérant l'ombre. Enfin, *Rosmarinus officinalis*, *Quercus suber* et *Coraria myrtifolia* forment un groupe avec des adaptations au feu.

Les espèces qui ont des scores de feu élevés et des scores d’herbivorie importants ont des scores d’ombre faibles ($R^2 = 0,9975$, t-value $< 0,002$) les espèces qui ont des scores d’herbivorie élevés ont aussi des scores de feu élevés ($R^2 = 0,2019$, t-value $< 0,005$; Fig. 7).

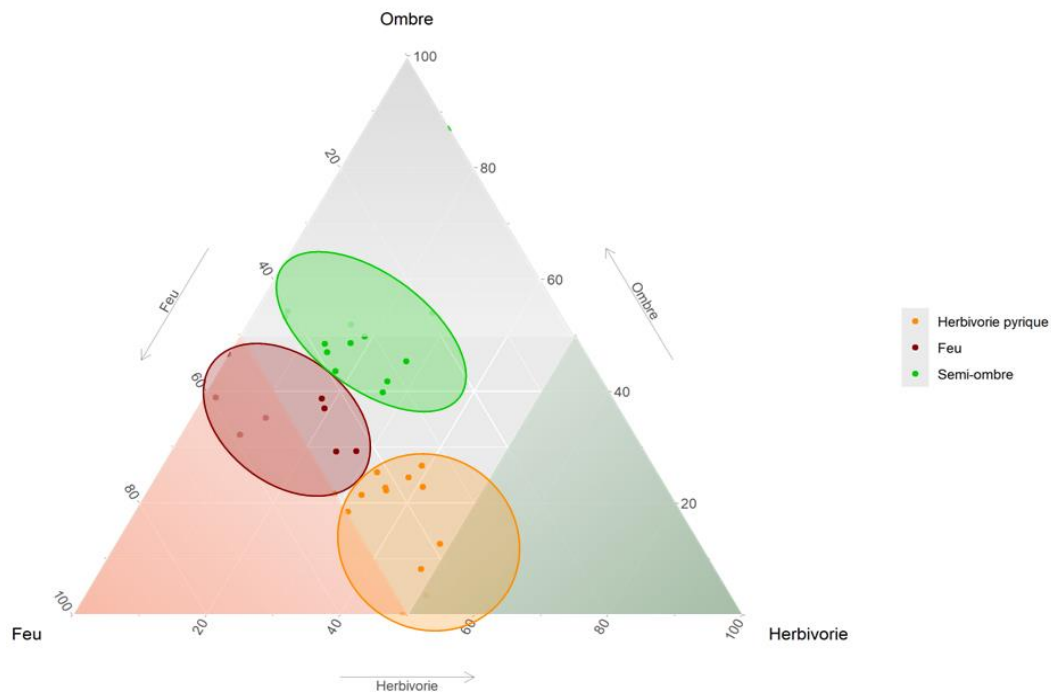


Fig. 5 : Graphique ternaire représentant les stratégies des espèces ligneuses méditerranéennes. Les points représentent les espèces et les cercles leurs groupes identifiés par clustering. Trois groupes se distinguent : les espèces qui ont des scores de feu élevés (rouge), les espèces qui ont des scores d’herbivorie et de feu importants (orange) et les espèces qui ont des scores d’ombre relativement importants (vert). Inspiré de Bond, 2019.

2. Communautés ligneuses méditerranéennes

2.1. Identification des communautés ligneuses méditerranéennes

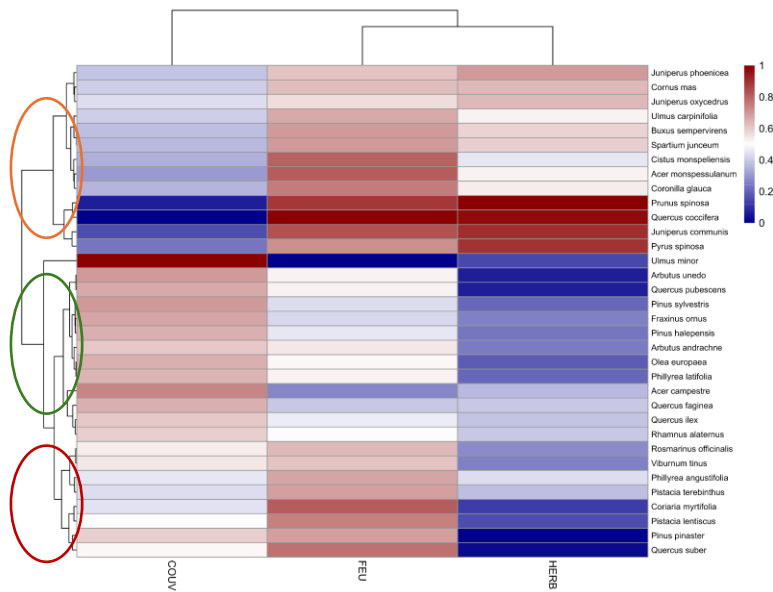


Fig. 6 : Carte de chaleur présentant les réponses des espèces ligneuses méditerranéennes à trois facteurs environnementaux : l'ombre, le feu et l'herbivorie. Les espèces sont regroupées en clusters basés sur des similarités dans leurs réponses aux trois facteurs, indiqués par les dendrogrammes à gauche. Trois groupes se forment : les espèces tolérantes au feu (rouge), les espèces à herbivorie pyrique (orange) et les espèces adaptées à l'ombre (vert) La couleur varie du bleu (réponse faible) au rouge (réponse élevée). Par exemple, *Quercus coccifera* à une réponse élevée au feu et à l'herbivorie mais une réponse faible à l'ombre.

La cartographie des communautés ligneuses méditerranéennes (Fig. 8) est le résultat d'un *clustering* hiérarchique basé sur des données climatiques, pédologiques, d'habitats et de composition d'espèce. Après avoir effectué la somme des carrés intra-cluster (WSS) nous avons établi 10 clusters représentant chacun un type de communauté. Cette approche nous donne les grands ensembles ligneux méditerranéens. Néanmoins, les communautés décrites ici ne reflètent pas la complexité des communautés ligneuses méditerranéennes, cette classification est le résultat de croisement d'informations phytosociologiques, géographiques, climatiques et pédologiques. De plus, la base de données (*sPlot*) qui nous a permis de faire cette classification est incomplète et la taille des relevés n'est pas homogène ce qui induit des biais de représentation. En d'autres termes, cette classification reflète une tendance et approxime les communautés à large échelle pour visualiser quels sont les grands ensembles ligneux qui composent les paysages et quelles espèces les composent.

2.2. Distribution des espèces dominantes ligneuses méditerranéennes

En raison d'une faible représentation des espèces ligneuses dans les relevés de communautés dans la base de données *sPlot*, nous avons poursuivi les analyses à partir de pseudo-communautés (décrites en matériel et méthodes) (Fig. 8).

3. Des facteurs environnementaux qui influencent le système méditerranéen

3.1. Cartographie des facteurs environnementaux : le feu, l'herbivorie, le couvert arboré et la sécheresse

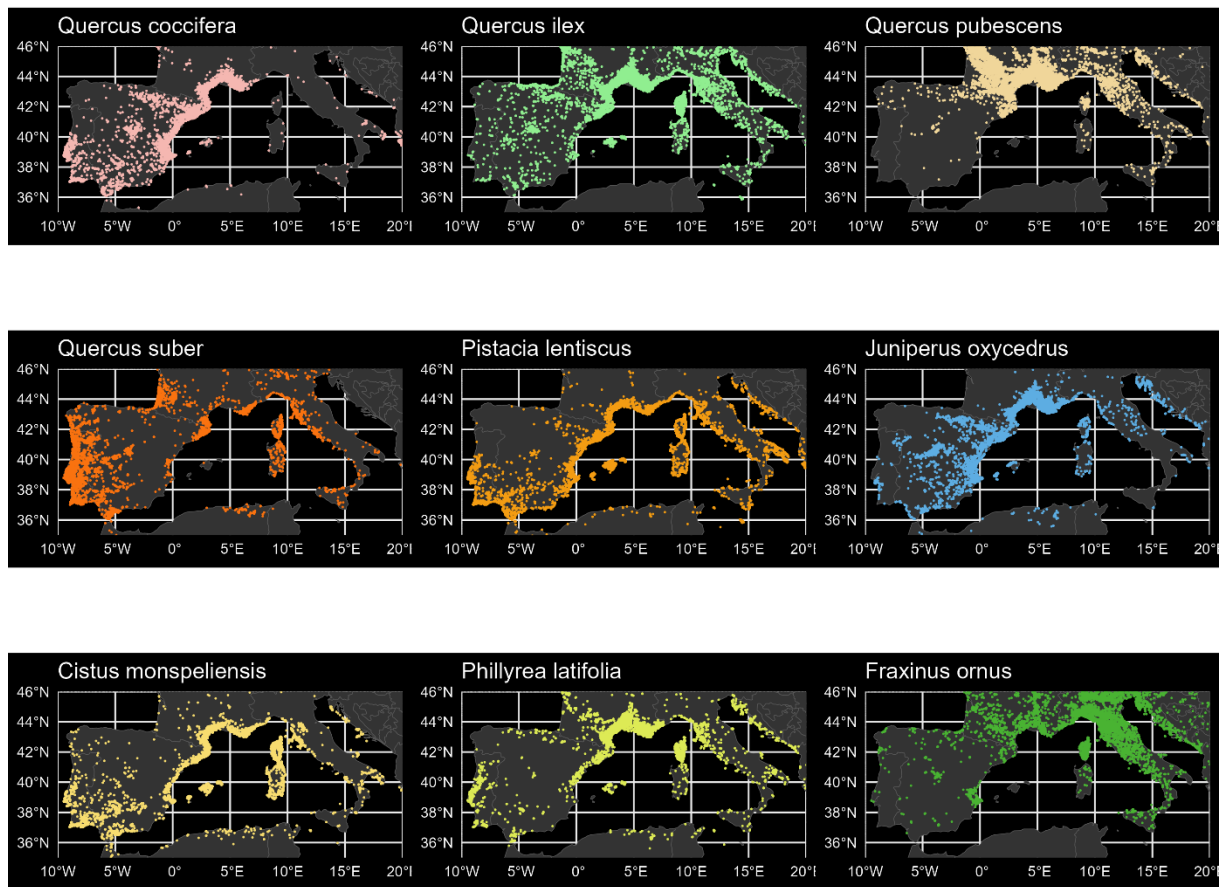


Fig. 8 : Carte de distribution des espèces ligneuses dominantes dans la région méditerranéenne. Cartes issues de la base de données *GBIF* ([GBIF, Users.org, 2024](https://www.gbif.org)). Pour chaque espèce, 10 000 occurrences ont été récupérées. En tout, nous avons 34 espèces ligneuses méditerranéennes. Ces cartes représentent un sous-échantillon de notre jeu de données avec des espèces de garrigues (*Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia*, *Cistus monspeliensis*, *Quercus coccifera*), des espèces de maquis (*Phillyrea latifolia*, *Quercus suber*) des espèces de forêts thermophiles (*Quercus ilex*, *Juniperus oxycedrus*), des espèces de ripisylves (*Quercus pubescens*) et de forêts (*Fraxinus ornus*).

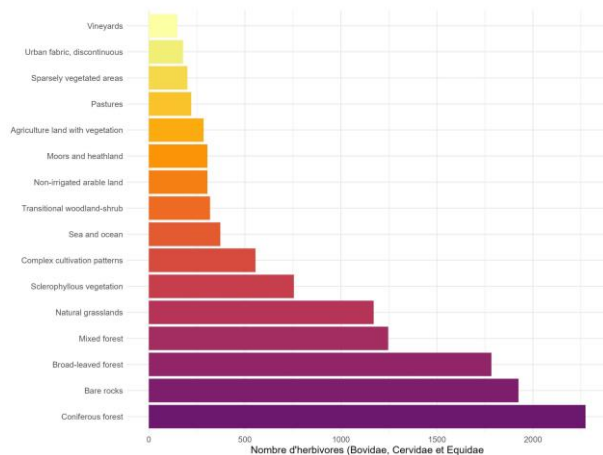


Fig. 10 : Catégories d'habitats (CLC) et nombre d'herbivores qu'elles abritent dans un rayon de 10 km². Les habitats sont ordonnés du moins favorable à l'herbivorie (jaune – orange) au plus favorable à l'herbivorie (rouge – violet).

pourraient être surreprésentés.

Selon le *Global Forest Watch* les forêts sont définies comme telles si la hauteur du couvert végétal est supérieure à 5 m et si la couverture arborée est supérieure à 30 % (Sasaki & Putz, 2009). Cette carte (Fig. 9c) identifie les zones forestières fermées, les espaces arborés semi-ouverts, et les milieux ouverts sur l'ensemble de la région méditerranéenne.

La carte que nous avons créée (Fig. 9d) illustre les régimes de précipitations durant les mois les plus humides (Fick & Hijmans, 2017).

3.1. Des facteurs environnementaux qui influencent la diversité α

Les résultats montrent la diversité α , mesurée par l'indice de Shannon, en fonction des paramètres environnementaux influençant les communautés (Fig. 11). Les communautés situées dans des espaces soumis à des fréquences de feux intermédiaires (1) présentent une diversité et une équitabilité significativement supérieures à celles des communautés dans des zones non brûlées (0) (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value < 0,001). Il n'y a statistiquement pas de différences observées entre les diversités des communautés qui ne brûlent pas (0) et des communautés à feux fréquents (2) (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value > 0,05), de même entre les communautés qui subissent des fréquences de feux intermédiaires (1) et les communautés qui brûlent fréquemment (2) (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value > 0,05). Un scénario similaire est observé pour l'herbivorie : les communautés dans des zones avec des niveaux d'herbivorie intermédiaires (1) sont significativement plus diversifiées que celles sans herbivores (0) (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value < 0,001) ou avec une forte herbivorie (2) (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value < 0,01). Il est intéressant de noter l'influence combinée du feu et de l'herbivorie sur la diversité α . Les communautés qui brûlent et abritent des herbivores (herbivorie pyrique) montrent une diversité α nettement supérieure à celles qui ne présentent aucun de ces paramètres (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value < 0,01), ou seulement l'un d'eux (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p-value < 0,001). En revanche, la diversité en fonction de la couverture arborée reste inchangée (test de

À partir de la base de données *FRY* (Laurent et al., 2018), nous avons pu créer une carte illustrant la fréquence des incendies de 2001 à 2021, couvrant ainsi une période de 20 ans (Fig. 9a).

Les habitats qui hébergent le plus grand nombre d'herbivores (Fig.9b) comprennent les forêts de conifères, les zones montagneuses (roches nues), les forêts caducifoliées, les forêts mixtes et les prairies naturelles (Fig. 10). À l'inverse, les zones agricoles (vignes, pâturages) et les espaces urbains sont les moins propices à l'accueil des herbivores (Fig. 9b, 10). Cependant, il convient d'analyser ces données avec prudence, car elles sont issues d'observations participatives et de campagnes d'échantillonnage. Par conséquent, certaines espèces et certains lieux

Wilcoxon-Mann-Whitney, p -value $> 0,05$), tandis que la sécheresse diminue significativement la diversité α (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, p -value $< 0,001$).

3.1. Des communautés associées à divers agents environnementaux

Les cartes présentées (Fig. 12) illustrent les niveaux de perturbation auxquels sont soumises les pseudo-communautés. Les principales pseudo-communautés identifiées dans la région méditerranéenne subissent une pression pyrique ou d'herbivorie. Ces cartes révèlent que certaines communautés +-sont exposées au feu et à l'herbivorie (Fig. 12 a, b), comme c'est le cas dans le Sud-Est de la France.

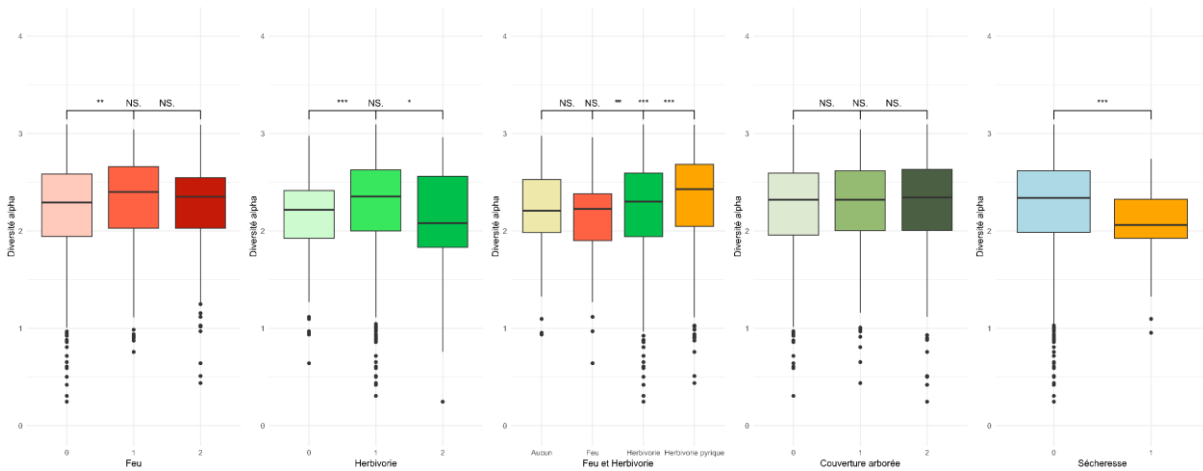


Fig. 11 : Effet des facteurs environnementaux (Feu, Herbivorie, Couverture arborée, Sécheresse) sur la diversité α (indice de Shannon) des communautés ligneuses méditerranéennes. Feu : 0 (rose, absence de feu), 1 (orange, 1 à 2 feux en 20 ans dans un rayon de 10 km), 2 (rouge, plus de 2 feux en 20 ans dans un rayon de 10 km). Herbivorie : 0 (vert clair, absence d'herbivores dans un rayon de 10 km), 1 (vert, 1 à 50 herbivores dans un rayon de 10 km), 2 (vert foncé, plus de 50 herbivores dans un rayon de 10 km). Combinaison Feu et Herbivorie : « aucun » (beige, pas d'herbivores ni de feux), « feu » (rouge, seulement des feux), « herbivorie » (vert, seulement herbivorie), « herbivorie pyrique » (orange, feux et herbivorie). Couverture arborée : 0 (vert clair, 0 %), 1 (vert, 1 à 50 %), 2 (vert forêt, plus de 50 %). Sécheresse : 0 (bleu, précipitations > 200 mm), 1 (jaune, précipitations < 200 mm).

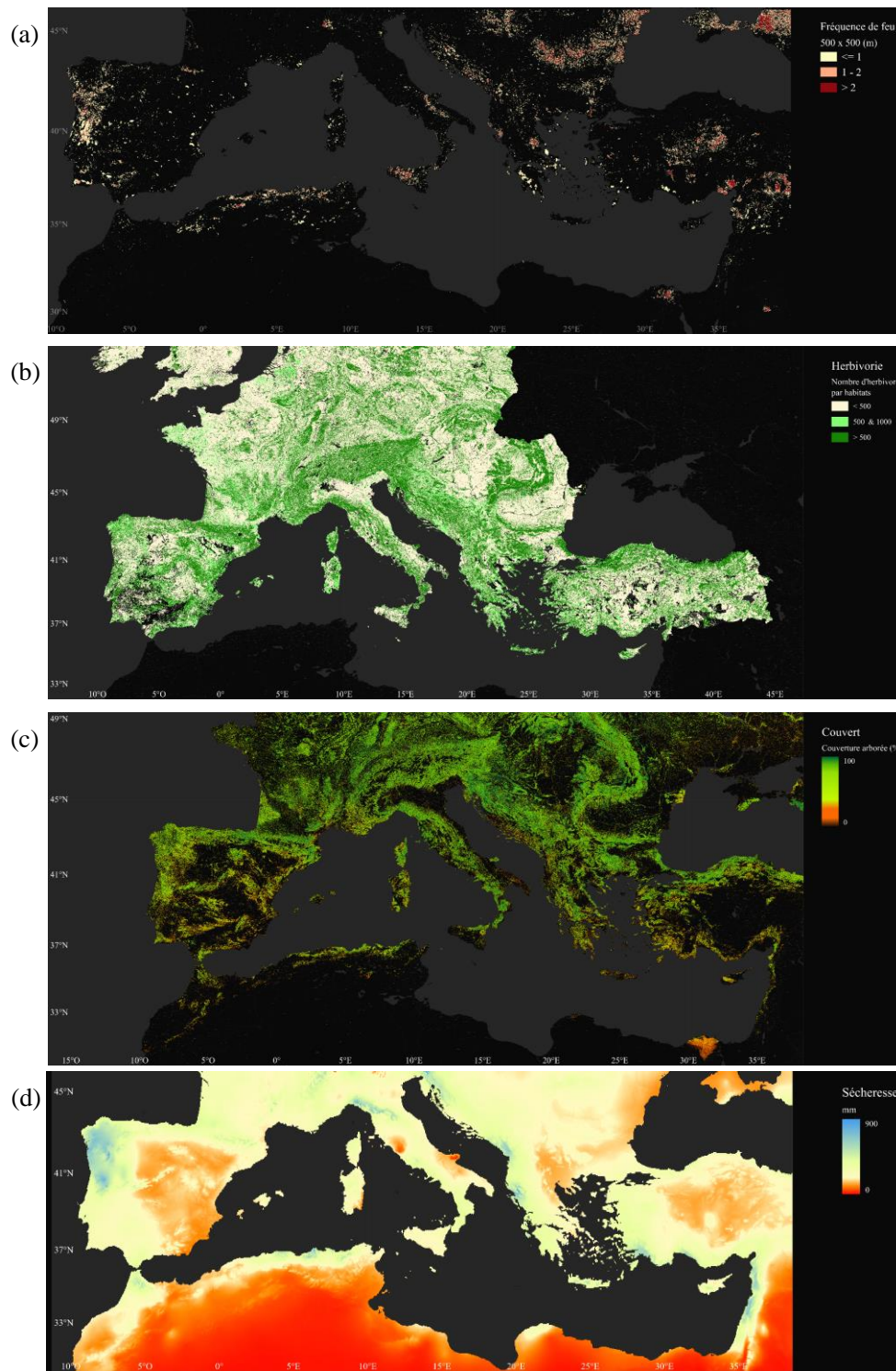


Fig. 9 : (a) Carte de fréquence des feux dans la région méditerranéenne de 2001 à 2021, issue de la base de données FRY (Laurent et al., 2018). Les catégories sont les suivantes : pixels brûlés une fois en 20 ans (jaune), deux fois en 20 ans (orange) et plus de deux fois en 20 ans (rouge). Cette carte identifie des hotspots de feux : Portugal, Balkans, Sicile et Crimée. (b) Carte d'herbivorie sur la région méditerranéenne, montrant les habitats avec la plus grande densité d'herbivores. Données d'herbivorie issues de la base de données GBIF et données d'habitats de la carte d'occupation des sols (CLC). Catégories : moins de 500 herbivores dans un rayon de 10 km² (beige), entre 500 et 1000 herbivores (vert clair) et plus de 1000 herbivores (vert foncé). (c) Carte de la couverture arborée (Global Watch Forest) sur l'ensemble de la région méditerranéenne. Zones en orange : couvert arboré < 30 %. Zones jaunes à vert clair : couvert arboré de 30 % à 60 %. Zones en vert clair : couvert arboré > 60 %. Zones noires : couvert arboré de 0 %. (d) Carte de la sécheresse durant les mois les plus humides (*Bio16*) dans la région méditerranéenne. Trois seuils ont été identifiés : 0 – 100 mm : rouge vers l'orange, très faibles précipitations et risque d'épisodes de sécheresse estivale accrus ; 100 – 200 mm : orange - jaune pâle, faibles précipitations, risque modéré d'épisodes de sécheresse, > 200 mm vert pâle – bleu, précipitations importantes, faible risque d'épisodes de sécheresse.

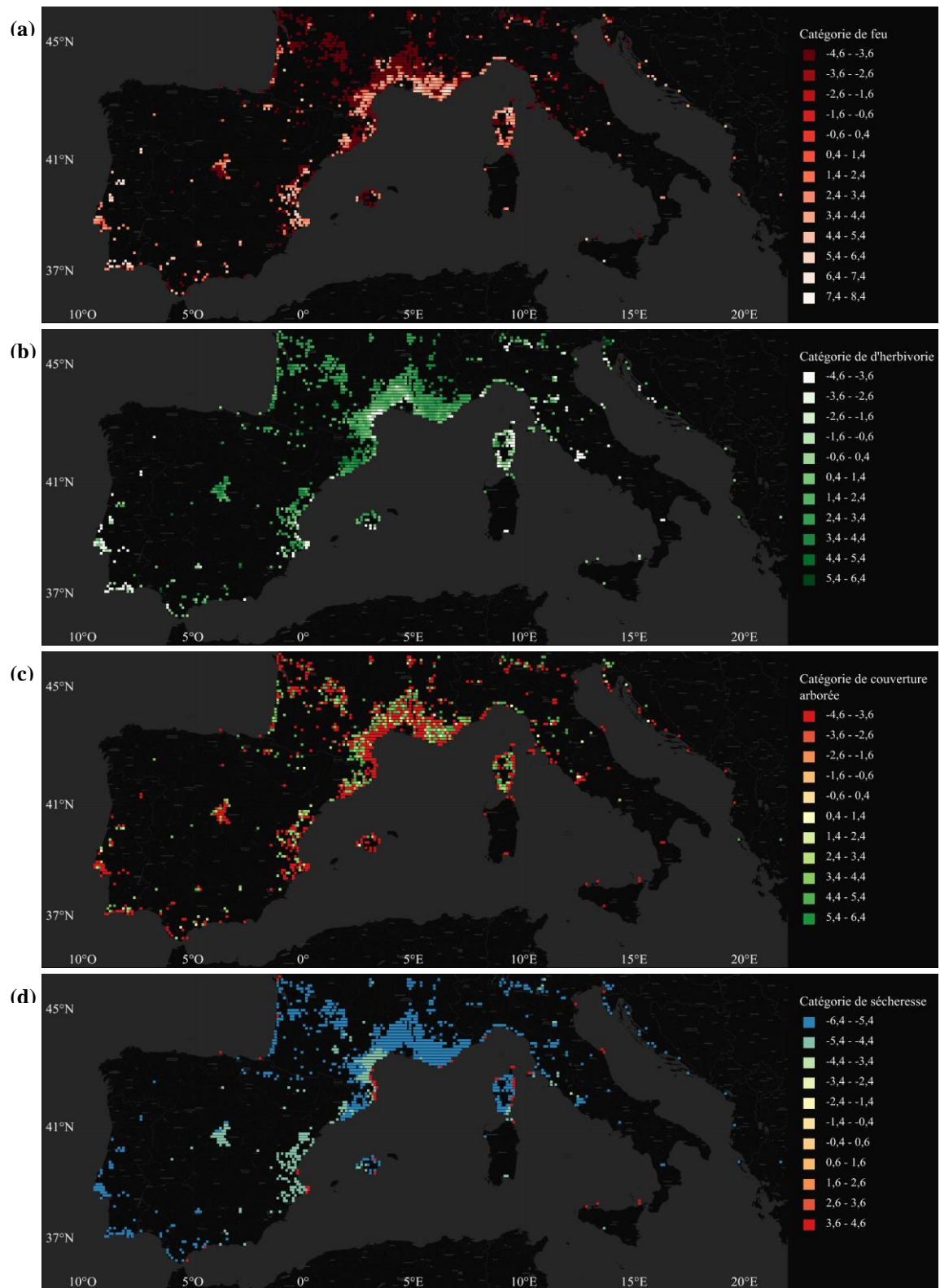


Fig. 12 : Carte des facteurs environnementaux en fonction des pseudos-communautés. Les couleurs représentent les valeurs logarithmiques associées au paramètre considéré : (a) le feu, (b) l'herbivorie, (c) le couvert arboré et (d) la sécheresse.

Ailleurs, il est notable que certaines régions brûlent sans être soumises à une pression importante d'herbivorie, comme le Nord de la Corse. Inversement, certaines régions subissent à la fois des incendies fréquents et de fortes pressions d'herbivorie, comme au Nord de Barcelone. Globalement, les

communautés affectées par le feu présentent un faible couvert arboré (Fig. 12 a, c). La région méditerranéenne reste majoritairement ouverte, avec quelques forêts établies au Nord de la région méditerranéenne française. En dehors de quelques zones soumises à un régime de pluviométrie plus sec, tels que les Pyrénées-Orientales en France et la Catalogne, le reste de la région méditerranéenne bénéficie de précipitations permettant la recharge des nappes (> à 200 mm) durant les mois les plus humides (Fig. 12, d).

4. Relations traits-environnement

Le premier axe de l'analyse RLQ capture la majeure partie de la covariation trait-environnement, (Tableau 4) tandis que le deuxième axe n'apporte que peu d'informations supplémentaires.

	Description	Valeurs
<i>Inertie totale</i>	Mesure la dispersion des données	0,1692
<i>Eigen values</i>	Variance expliquée par chacun des axes	Axe 1 : 95,21 % Axe 2 : 2,98 %
<i>Inertie et co-inertie de R (environnement)</i>	Mesure de la variabilité dans le tableau R	Ratio axe 1 : 94,25% Ratio axe 2 : 91,02 %
<i>Inertie et co-inertie de Q (traits)</i>	Mesure de la variabilité dans le tableau Q	Ratio axe 1 : 76,26 % Ratio axe 2 : 80,36 %
<i>Corrélation de L (communautés)</i>	Relation entre R et Q sur L	Corr axe 1 : 0,2413 Corr axe 2 : 0,0557

Tableau 4 : Tableau de sortie de l'analyse R (environnement) L (communautés) Q (traits.) Principales valeurs qui expliquent la dispersion des données pour chacun des axes, la variabilité dans le tableau R et Q et la corrélation entre R et Q et sur L

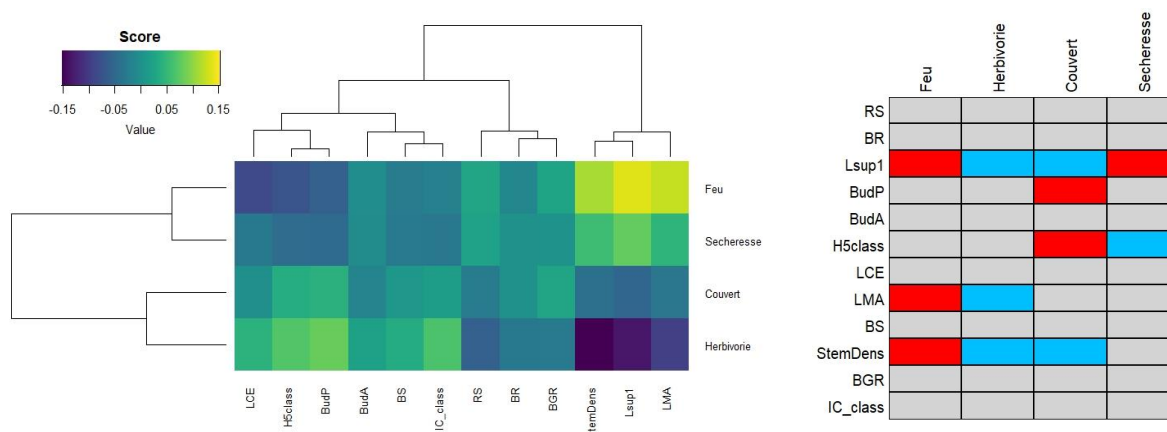


Fig. 13 : Carte de chaleur représentant les corrélations entre les valeurs de traits et les paramètres environnementaux (gauche). Dans le graphique de droite, seules les corrélations significatives (p -value < 0,05) sont représentées, en rouge les corrélations positives et en bleu les corrélations négatives.

Il apparaît (Fig.13) que la persistance des feuilles, le LMA (*Leaf Mass per Area*), et la densité du bois sont positivement corrélées à la présence de feu. En revanche, ces mêmes traits sont négativement corrélés à la présence d'herbivores. Concernant le couvert arboré, la protection des bourgeons et la hauteur à la cinquième fourche sont des traits positivement corrélés à ce paramètre. Pour ce qui est de la sécheresse, la présence de feuilles persistantes est positivement corrélée, tandis que la hauteur à la cinquième fourche est

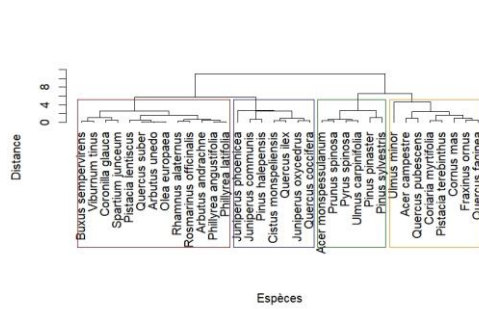
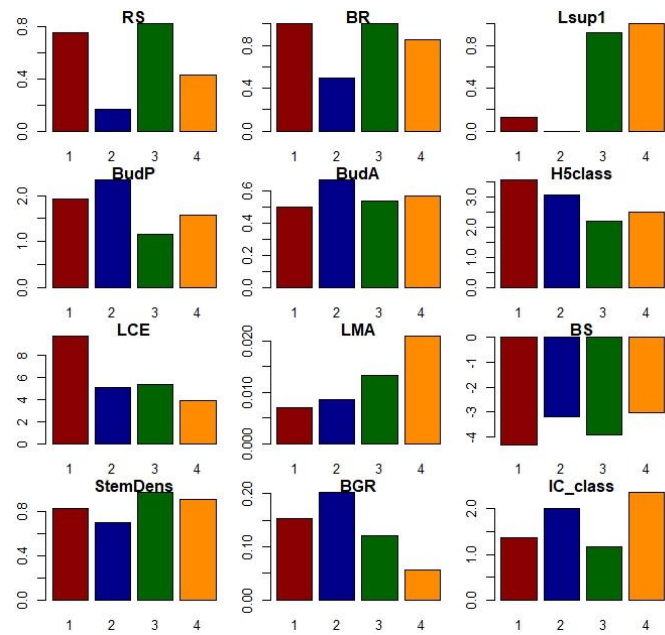


Fig. 14 : A droite, dendrogramme des *clusters* hiérarchiques, quatre clusters sont représentés indiquant des espèces qui forment des groupes fonctionnels. A gauche, les valeurs de l'ensemble des traits sont représentées pour chaque groupe fonctionnel. Pour les deux graphiques, le rouge représente le cluster 1, le bleu le cluster 2, le vert le cluster 3 et l'orange le cluster 4. Le nombre des clusters a été déterminé graphiquement après analyse du dendrogramme.



négativement corrélée à ce facteur environnemental. Les résultats (Fig. 14) montrent des espèces dont les valeurs de traits sont regroupées en *clusters*, formant 4 groupes fonctionnels basés sur les scores d'association avec les trois variables environnementales calculées en région méditerranéenne. Nous avons calculé des scores environnementaux en nous basant sur la relation existante entre les traits des espèces et les paramètres environnementaux (Fig. 15).

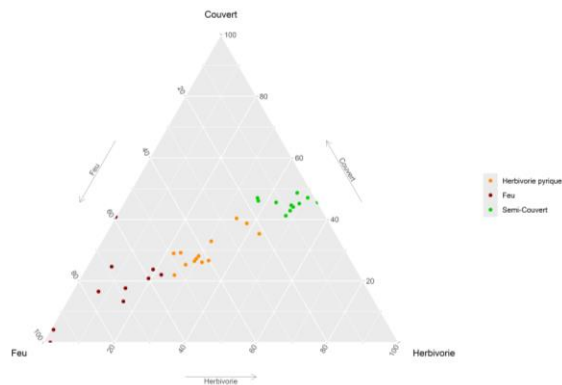


Fig. 15 : Graphique ternaire représentant les scores environnementaux des espèces associées au feu, à l'herbivorie et au couvert arboré. Ces scores ont été obtenus sur les paramètres environnementaux méditerranéens.

DISCUSSION

1. Traits des communautés ligneuses méditerranéennes

1.1. Adaptations des espèces ligneuses à trois facteurs environnementaux

Nos analyses ont montré que les espèces méditerranéennes échantillonnées présentent des adaptations au feu, à l'herbivorie et à l'ombre. Pour certains des traits mesurés, des valeurs seuils ont été franchies

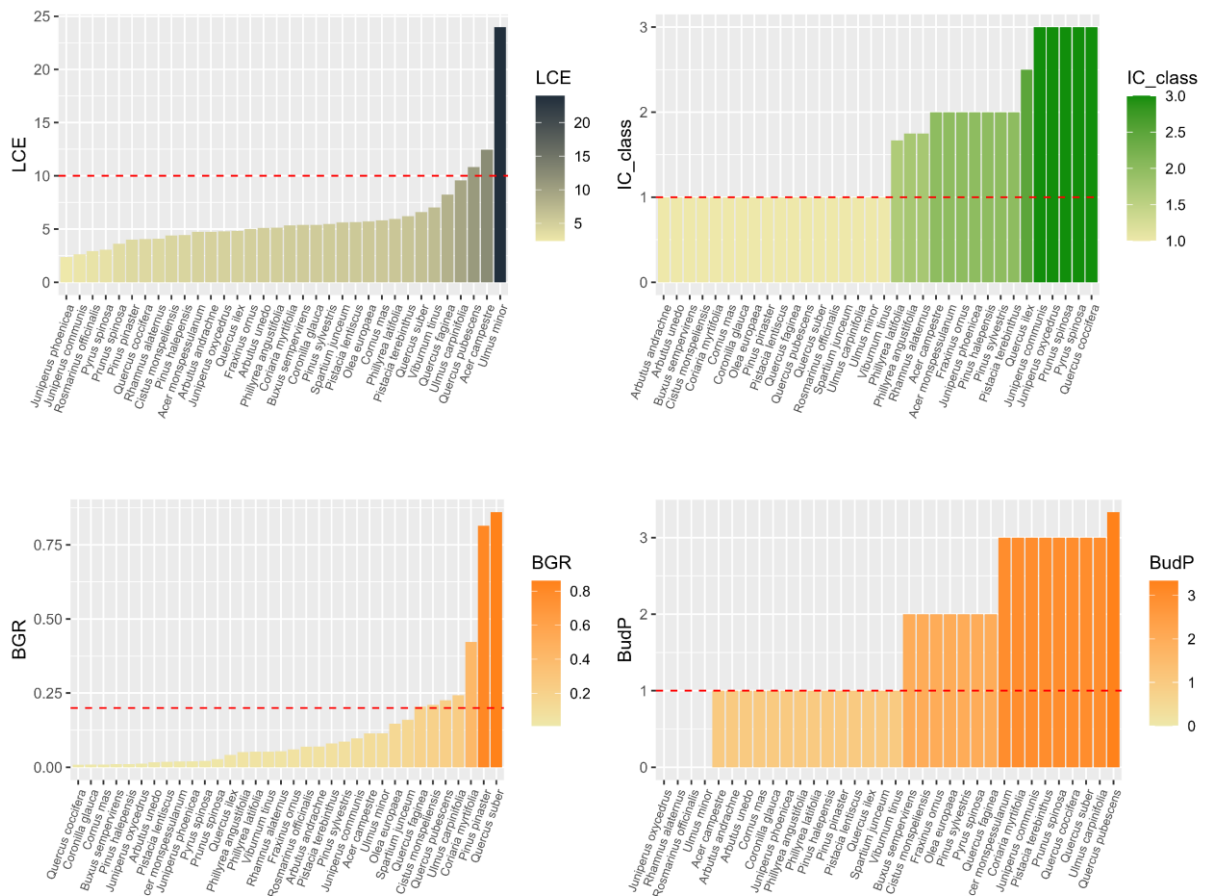


Fig. 16 : Valeurs des traits par espèce et seuil. Pour le *LCE* (masse de branche par unité de surface) si les espèces ont plus de 10 g/m² de branchage elles ne peuvent pas tolérer l’ombre (Charles-Dominique et al., 2018). Pour l’indice de cage (*IC_class*) les espèces qui ont des indices inférieurs à 1 survivent plus difficilement à un pâturage (Charles-Dominique et al., 2017b). Pour la vitesse de croissance de l’écorce (*BGR*), la survie des espèces diminue significativement si cette valeur est inférieure à 0,2 pour des feux fréquents (Charles-Dominique et al., 2017a). Finalement, si les bourgeons sont faiblement protégés (*BudP* < 1) leur survie diminue avec l’augmentation de la fréquence des feux (Charles-Dominique et al., 2015).

suggérant de fortes capacités à survivre au feu, à une herbivorie élevée et à un milieu ombragé (Fig. 16) : c’est le cas de la protection des bourgeons (Charles-Dominique, Midgley, et al., 2015), de la vitesse de croissance de l’écorce (Charles-Dominique et al., 2017a), de l’indice de cage (Charles-Dominique et al., 2017b), et du BMA (*Branch mass area*) (Charles-Dominique et al., 2018). Par exemple, une espèce ne peut pas survivre à l’ombre d’un sous-bois forestier si sa masse par unité de surface de branche (*LCE*) est supérieure à 10 (Charles-Dominique et al., 2018). Pour des régimes de feux fréquents (*i.e.* 3 feux par décennie), le taux de survie des espèces diminue significativement si les valeurs de vitesse de croissance de l’écorce sont inférieures à 0,2 et si la protection des bourgeons est entre 0 et 1 (*i.e.* si le bourgeon est découvert ou faiblement protégé) (Charles-Dominique et al., 2017a ; Charles-Dominique et al., 2015 ; Wigley et al., 2020). Les résultats (Fig. 16) indiquent les espèces capables de tolérer l’ombre (*Quercus pubescens*, *Acer campestre*, *Ulmus minor*), une forte pression herbivore (*Juniperus communis*, *Juniperus oxycedrus*, *Pyrus spinosa*, *Prunus spinosa*, *Quercus coccifera*) et des feux fréquents (type savane) (*Quercus suber*, *Pinus pinaster*, *Coriaria myrtifolia*). Les valeurs de traits faibles peuvent être compensée par une stratégie de résistance alternative, par exemple si une espèce a une faible vitesse de croissance de l’écorce mais une haute protection des bourgeons (*Quercus coccifera*) elle sera capable de résister à des incendies moins fréquents. Ces seuils ont été obtenus sur des études de savanes où les feux sont plus

fréquents et le régime d'herbivorie plus intense. Ces résultats donnent donc une indication en milieu méditerranéen mais doivent être interprétés avec prudence.

1.2. Groupes fonctionnels soumis à des perturbations différentes

1.2.1. Des espèces qui se regroupent selon leur valeur de traits

A l'échelle des espèces, trois groupes fonctionnels (Violle et al., 2007) ont été identifiés dans nos analyses (Fig. 5) : les espèces de forêts méditerranéennes adaptées à des couverts arborés relativement important comme *Fraxinus ornus*, *Ulmus minor*, *Acer campestre* ou *Quercus faginea* (Fig. 6), des espèces adaptées aux feux fréquents et à de l'herbivorie (valeurs calées sur les paramètres environnementaux des savanes sud-africaines) comme *Quercus coccifera*, *Prunus spinosa*, *Juniperus communis* ou *Pyrus spinosa* (Fig. 6) et des espèces adaptées au feu mais ne tolérant pas l'herbivorie comme *Quercus suber*, *Coriaria myrtifolia* ou *Phyllirea angustifolia* (Fig. 6).

1.2.2. Des groupes fonctionnels influencés par des facteurs environnementaux différents

En prenant en compte la distribution des espèces dans des environnements soumis au feu, à l'herbivorie et présentant un couvert arboré, nos analyses identifient également trois groupes fonctionnels présents dans les communautés méditerranéennes (Fig. 7) : le groupe adapté au feu, le groupe adapté à un régime d'herbivorie pyrique et le groupe adapté à une ombre modérée. L'herbivorie pyrique correspond à un régime de perturbation combinant effets du feu et du pâturage sur les communautés (Fuhlendorf et al., 2009). Ceci est révélé dans nos analyses par la présence d'espèces tolérant à la fois le feu et l'herbivorie (Fig. 7a). Ces espèces, en contrepartie, présentent une faible tolérance à l'ombre ; inversement les espèces ombrophiles ne présentent pas les adaptations au feu et à l'herbivorie (Fig. 7b, c).

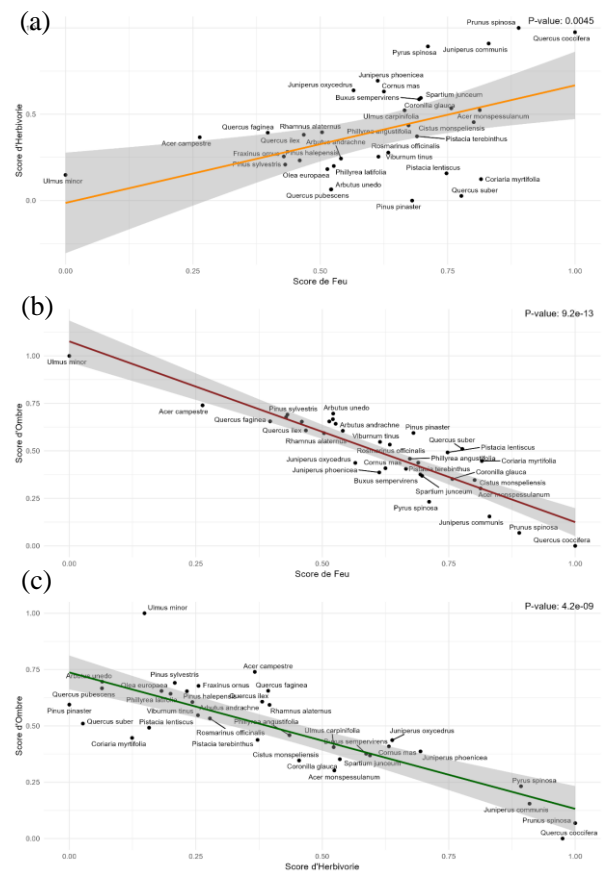
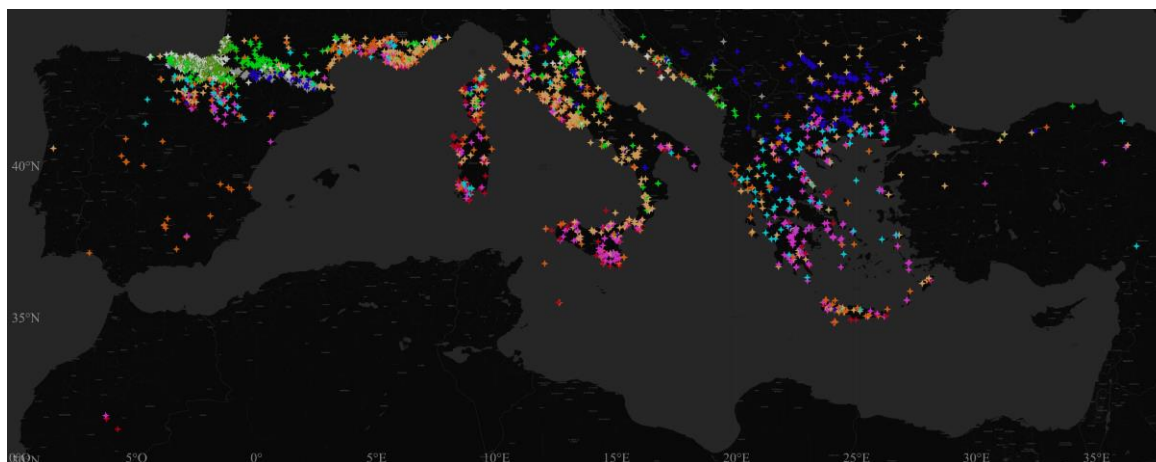


Fig. 7 : Régressions linéaires des relations entre les scores environnementaux. Les scores de feu sont positivement corrélés aux scores d'herbivorie (a, p-value < 0,05), les scores d'ombre sont négativement corrélés aux scores de feu (b, p-value < 0,05) et aux scores d'herbivorie (c, p-value < 0,05).

1.3. Identification des pseudo-communautés ligneuses dans la région méditerranéenne

1.3.1. Classification des communautés végétales



- + Garrigues et maquis sclérophylles à *Pistacia* – *Erica*
- + Forêts sclérophylles méditerranéennes à *Quercus* – *Pinus*
- + Chênaies thermophiles méditerranéennes
- + Garrigues et matorrals arborescents sclérophylles à *Pistacia* – *Juniperus*
- + Prairies à *Juniperus* et forêts de *Fagus* médio-européennes
- + Ripisylves méditerranéennes à *Salix* – *Populus*
- + Forêts neutrophiles méditerranéennes à *Fagus* – *Quercus*
- + Forêts mixtes ravinées méditerranéennes et pâturages
- + Maquis méditerranéens montagnards à *Erica* – *Corylus*
- + Maquis montagnards méditerranéens à *Juniperus*

Fig. 17 : Carte des communautés ligneuses méditerranéennes sur l'ensemble du bassin méditerranéen. Nous avons identifié 10 communautés en utilisant la base de données sPlot et la carte d'occupation des sols (CLC). Les espèces dominantes de chaque communauté ont été identifiées.

Nos analyses révèlent que les communautés ligneuses méditerranéennes présentent des stratégies fonctionnelles associées à différents régimes de perturbation. Identifier les communautés ligneuses méditerranéennes et les classer nous a permis de tester l'influence des différents facteurs environnementaux sur la distribution des communautés et en fonction de leurs traits fonctionnels. La base de données sPlot (Bruehlheide et al., 2019) fournit des données de communautés sur l'ensemble du globe et s'est avérée très utile pour identifier les occurrences d'espèces et les distributions d'abondance mais les tailles d'échantillonnage n'étant pas standardisées et les espèces ligneuses étant sous-représentées, nous ne recommandons pas de travailler avec la base de données sPlot à l'échelle des communautés sur l'ensemble du bassin méditerranéen pour analyser les réponses des espèces ligneuses. Néanmoins, avec cette base de données, nous avons pu identifier 10 communautés qui composent les paysages méditerranéens (Fig. 17). De plus, cette base de données nous a permis d'identifier les espèces dominantes dans l'ensemble méditerranéen : *Quercus ilex* est l'espèce la plus abondante, suivi de *Pistacia lentiscus* et de *Quercus pubescens*. *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* sont des espèces du groupe fonctionnel présentant des adaptations à un régime intermédiaire d'ombre et *Pistacia lentiscus* ayant un profil fonctionnel adapté au feu (Fig. 6, 7a). La majorité des espèces que nous avons décrites sont des espèces des groupes présentant des adaptations au feu et à l'herbivorie pyrique (Fig. 6). Cela semble suggérer que les espèces sciaphiles sont moins diversifiées mais plus abondantes (Fig. 18) et que les espèces pyrophytes et à herbivorie pyrique sont moins abondantes mais plus diversifiées (Fig. 18). Cela traduit une homogénéité des forêts (peu d'espèces abondantes) avec des communautés comme les forêts neutrophiles méditerranéennes à *Fagus* – *Quercus* (Fig. 17) où une espèce est très abondante (*Fagus sylvatica* représente 50,51 % de l'abondance totale (Tableau 3). En revanche, les milieux ouverts sont plus hétérogènes (Fig. 18) avec des communautés

comme les garrigues et maquis sclérophylles à *Pistacia – Erica* (Fig. 17) où l'espèce la plus dominante représente 17 % de l'abondance totale (Tableau 3).

1.3.2. Effet du feu, de l'herbivorie, et de la sécheresse sur les pseudo-communautés

Pour comparer les communautés ligneuses sans utiliser *sPlot*, nous avons exploité la base de données *GBIF* pour créer des pseudo-communautés. En nous basant sur les distributions des espèces dominantes méditerranéennes (Fig. 8), nous avons formé des pseudo-communautés homogènes en termes de surface. Toutefois, cette méthode comporte des limites, car certaines espèces peuvent être surreprésentées ou sous-représentées en fonction des échantillons collectés dans la base *GBIF* et des données disponibles. Par exemple, les sites difficiles d'accès ou rarement visités sont souvent sous-représentés comparativement aux zones touristiques ou urbaines, où la densité d'observations est plus élevée. Néanmoins, cette approche nous fournit une vue d'ensemble des espèces ligneuses dominantes dans les paysages méditerranéens en utilisant les données d'observation disponibles. Nous avons opté pour cette méthode car elle garantit que chaque parcelle de communauté a une taille uniforme, contrairement à la base de données précédentes où les tailles variaient.

Cela nous a permis d'examiner l'effet du feu, de l'herbivorie, de l'ombre et de la sécheresse sur ces pseudo-communautés, en comparant la diversité α de chaque communauté exposée au feu (Fig. 12a), à l'herbivorie (Fig. 12b), au couvert arboré (Fig. 12c) et à la sécheresse (Fig. 12d). Les pseudo-communautés soumises aux incendies présentent une diversité α significativement supérieure à celles non exposées au feu. Il en va de même pour les communautés pâturées. De plus, les communautés qui subissent à la fois le feu et l'herbivorie (herbivorie pyrique) montrent une diversité significativement plus élevée que celles qui ne subissent que l'un de ces facteurs ou aucun des deux (Fig. 11). Le régime d'herbivorie pyrique augmente la diversité et améliore la répartition des espèces au sein des communautés (équitabilité). Enfin, la théorie des perturbations intermédiaires (Thompson et al., 2020), stipulant que des niveaux de perturbations intermédiaires favorisent la diversité, tandis que des perturbations trop élevées la réduisent ainsi que l'équitabilité, semble s'appliquer à notre système, que ce soit pour le feu ou l'herbivorie (Fig. 16). Les communautés soumises au feu sont également celles qui subissent une forte pression d'herbivorie (Fig. 12a, b), comme au Nord de Barcelone ou dans le Sud-Est de la France. Certaines zones, comme la Corse, connaissent des incendies sans être soumises à l'herbivorie. En d'autres termes, le feu et l'herbivorie augmentent la biodiversité lorsqu'ils sont à des niveaux intermédiaires, et lorsque ces deux facteurs agissent conjointement sur les mêmes communautés, la biodiversité augmente davantage que lorsqu'ils agissent indépendamment l'un de l'autre.

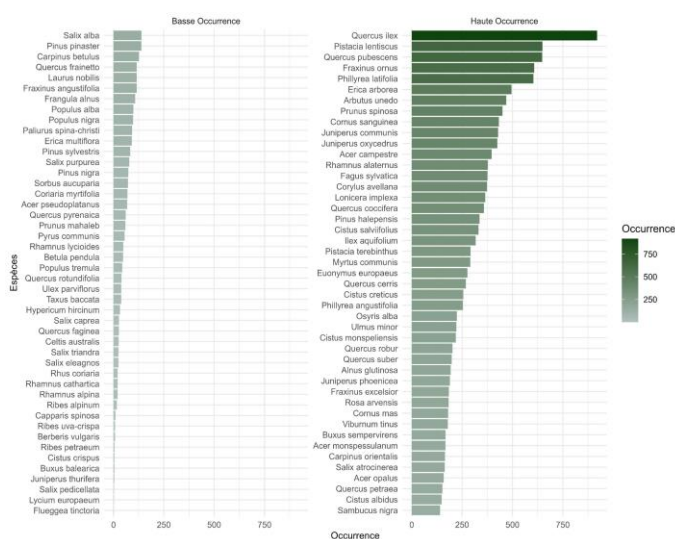


Fig. 18 : Occurrences des principales espèces ligneuses méditerranéennes selon la base de données *sPlot* (Bruehlheide et al., 2019). Le vert foncé représente les espèces avec une forte occurrence et le vert clair, les espèces avec une faible occurrence. *Quercus ilex* est, selon *sPlot*, l'espèce ligneuse la plus abondante sur l'ensemble du bassin méditerranéen avec une occurrence de 920, suivi de *Pistacia lentiscus* avec une occurrence de 649.

Une augmentation du couvert (Fig. 12c) n'affecte pas la richesse spécifique en espèces ligneuses (Fig. 11). En revanche, les milieux les plus secs (Fig. 12d) sont associés à des richesses spécifiques plus faibles (Fig. 11). Nous avons utilisé les précipitations des mois les plus humides comme proxy de la sécheresse, mais il serait nécessaire de calculer un indice de sécheresse plus précis, tel que l'indice de précipitation standardisé (SPI) qui permettrait de prendre en compte la variabilité temporelle, la gravité des sécheresses et la gestion des ressources en eau (Caloiero et al., 2018).

2. Utiliser les adaptations aux perturbations d'autres régions pour identifier l'émergence des communautés ligneuses méditerranéennes ?

2.1. Des scores environnementaux qui reflètent le régime de perturbation ?

2.1.1. Définition et calcul des scores environnementaux

Nous avons calculé des scores environnementaux basés sur les valeurs méditerranéennes plutôt que sud-africaines (Fig. 15) permettant ainsi d'identifier trois groupes fonctionnels caractéristiques des milieux méditerranéens. Ces groupes incluent des espèces particulièrement adaptées au feu, des espèces adaptées au feu et à l'herbivorie, bien que ces résultats soient moins marqués qu'avec les scores sud-africains, et enfin des espèces adaptées à l'herbivorie et à l'ombre.

Cette classification est corroborée par nos pseudo-communautés obtenues via les données *GBIF* et les données d'herbivorie où il apparaît que les habitats forestiers sont les plus propices à l'herbivorie (Fig. 9b, 10). Ces scores environnementaux reflètent cette tendance, même si les résultats doivent être interprétés avec prudence en raison du manque de précision des données utilisées. Il est crucial de considérer ces analyses comme exploratoires, visant à générer des tendances et à établir un cadre de réflexion sur les relations entre l'environnement, les traits et l'émergence de nouvelles communautés à une échelle régionale.

En intégrant des paramètres environnementaux d'autres milieux, nous pourrions comparer et analyser l'évolution des régimes de perturbation et l'émergence des communautés végétales associées dans d'autres parties du globe. Nous pouvons également identifier les agents environnementaux qui influencent et qui favorisent l'émergence de ces mêmes communautés.

2.1.2. Identification des traits associés aux variables environnementales

A partir des scores environnementaux obtenus, nous pouvons identifier la relation existante entre les traits et les variables environnementales (Legendre & Legendre, 2012). Notre analyse suggère que les traits liés au feu sont antagonistes aux traits liés à l'herbivorie (Fig. 14). En effet, les traits associés au feu incluent la persistance des feuilles, une forte densité du bois et une masse par surface de feuilles élevée. Ces valeurs de traits sont positivement corrélées à la présence de feux et négativement corrélées à la présence d'herbivores. Ces résultats (Fig. 13) semblent contredire les groupes fonctionnels obtenus (Fig. 14, 15) et soulignent le manque de robustesse de nos données environnementales. Les milieux méditerranéens posent des défis particuliers en raison de leur urbanisation rapide et de leur anthropisation (Smiraglia et al., 2023). Les écosystèmes méditerranéens ont évolué pour être résilients aux perturbations naturelles telles que les incendies et les variations climatiques saisonnières. Cependant, la rapidité et l'ampleur des changements anthropiques dépassent souvent cette résilience naturelle. Les systèmes écologiques peinent à s'adapter aux nouvelles conditions imposées par l'urbanisation rapide et les changements d'utilisation des terres (Rigolot, 2012). Les adaptations actuelles reflètent des régimes de perturbation antérieurs à l'apparition de l'homme

(McGlone et al., 2017). Cela suggère que nous devons tenir compte de ce biais temporel dans notre analyse et utiliser des données paléobotaniques, notamment pour les données de feu et d'herbivorie (registres fossiles). Nous avons fait le choix de discuter des groupes fonctionnels trouvés (Fig. 15) qui sont cohérents avec les stratégies des espèces (paramètres sud-africains) que nous avons mis en avant (Fig. 5) sans prendre en compte les relations traits-environnement qui sont trop faibles statistiquement pour être interprétées pour le moment (Fig. 13, Tableau 4).

Concernant le couvert arboré, la persistance des feuilles est négativement corrélée au couvert, tandis que la hauteur à la cinquième fourche est positivement corrélée (Fig. 14). La persistance des feuilles est positivement corrélée à la sécheresse tandis que la hauteur de la cinquième fourche y est négativement corrélée. Ces résultats sont cohérents avec les études précédentes, car les végétations adaptées à la sécheresse et aux épisodes de sécheresse sont généralement de petite taille et ont des feuilles persistantes, typiquement appelées végétations sclérophylles (Bussotti & Pollastrini, 2020). À l'inverse, dans le cas du couvert arboré, les feuilles sont généralement non persistantes (Scarascia-Mugnozza et al., 2000), comme dans les forêts caducifoliées méditerranéennes, où les espèces perdent leurs feuilles pour lutter contre la sécheresse ou le gel (Bussotti & Pollastrini, 2020) et une hauteur de couronne élevée est importante permettant d'atteindre la canopée et de capter la lumière de manière efficace (Charles-Dominique, Staver, et al., 2015).

2.2. Les zones d'influence des différents types de perturbation

2.2.1. Cartographie des facteurs environnementaux

Nos cartes (Fig. 12) révèlent que le pourtour méditerranéen est soumis à des incendies d'intensité intermédiaire à fréquente (Fig. 12a), en particulier dans le Sud-Est et le Nord de la Corse. Le Portugal présente également des incendies fréquents. Les cartes montrent, en outre, que l'ensemble du bassin méditerranéen, de la Corse au Nord jusqu'au Sud du Portugal et au Sud-Ouest de la France, abrite de nombreux herbivores (Fig. 12b). Ainsi, la cartographie permet d'identifier les zones exclusivement touchées par les incendies, comme le Nord de la Corse ou le Sud du Portugal, ainsi que les zones où les incendies sont intermédiaires et où les herbivores exercent également une pression notable sur le couvert végétal. La majorité du pourtour méditerranéen est caractérisée par des milieux ouverts, tandis que la bordure Nord de la région méditerranéenne française et espagnole présente un couvert arboré relativement important (Fig. 12c). Néanmoins, l'ensemble du bassin méditerranéen est principalement constitué de milieux ouverts. Il est important de noter la présence de milieux semi-fermés à fermés dans le Sud-Est de la France, au-dessus de Nice. Concernant la sécheresse, certaines régions abritent des communautés fortement affectées, notamment les Pyrénées-Orientales, l'Est de la Corse et la Sicile (Fig. 12d). Il est intéressant de noter que le Sud du Portugal, bien que souvent touché par les incendies, fait partie des régions les moins exposées à la sécheresse.

2.2.2. Des nouveaux groupes fonctionnels formés ?

Plusieurs groupes fonctionnels ont été représentés dans nos analyses (Fig. 14) formant 4 groupes. Le premier groupe est adapté à l'ombre, avec une LCE (g/m² de branche) relativement élevée par rapport aux autres groupes et une hauteur à la cinquième fourche plus importantes que les autres groupes. Ces espèces semblent évoluer dans des environnements plutôt fermés (Charles-Dominique et al., 2018). Le deuxième groupe se caractérise par une forte protection des bourgeons, une croissance rapide de l'écorce, un indice

de cage élevé et une faible taille de bouchée, suggérant une adaptation à une pression pyrique et herbivore (Charles-Dominique et al., 2015, 2017ab). Le troisième groupe possède une densité de bois très élevée et des capacités de réitération et de drageonnage, indiquant une capacité de repousse après une perturbation (Wigley et al., 2020). Enfin, le dernier groupe se distingue par la persistance de ses feuilles, une densité de bois élevée, un indice de cage élevé et un *LMA* (g/cm² de feuille) important, semblant indiquer une adaptation à des milieux arides (sclérophylles) fréquemment soumis à la sécheresse et à une pression herbivore (Chave et al., 2006; Churski et al., 2022; Wellstein et al., 2017).

3. Influence du régime de perturbations sur la distribution des types de végétations

3.1. Influence de ses facteurs sur la distribution des communautés ligneuses méditerranéennes

La combinaison de ces divers facteurs crée une mosaïque de perturbations qui influence la distribution des communautés ligneuses méditerranéennes (Fig. 12, Fig. 19). Comme l'indiquent nos analyses (Fig. 14, 15),

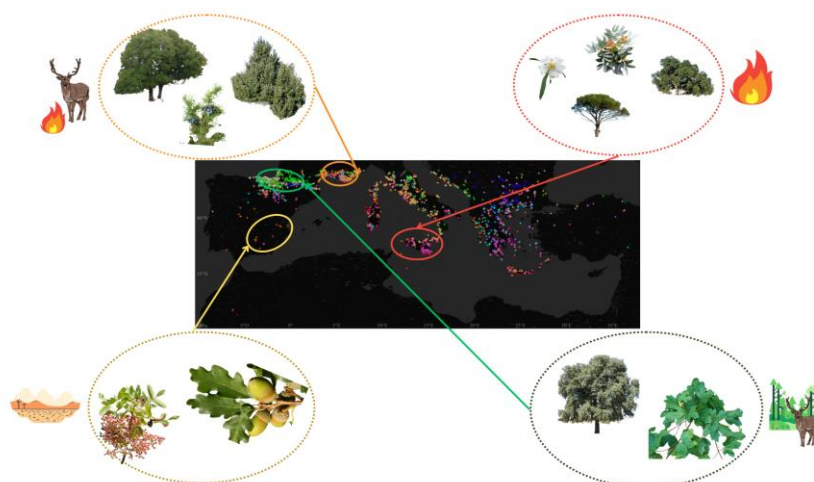


Fig. 19 : Figure de synthèse identifiant les 4 groupes fonctionnels avec des communautés ligneuses adaptées au feu et à l'herbivorie (orange), des communautés uniquement adaptées au feu (rouge), des communautés adaptées à la sécheresse (jaune) et des communautés adaptées à l'ombre et l'herbivorie (vert).

il est possible d'identifier 4 grands groupes fonctionnels distincts, chacun formant des communautés ligneuses autonomes dans les paysages méditerranéens. Le premier groupe, adapté aux feux fréquents, inclut des espèces telles que *Cistus monspeliensis*, *Quercus suber* et *Pinus halepensis*. Ces espèces dominent dans les formations végétales telles que les chênaies méditerranéennes (avec *Quercus suber*) et les garrigues et maquis sclérophylles, où l'on trouve également *Pistacia lentiscus* et *Cistus monspeliensis* (Fig. 17). Le second groupe, caractérisé par son adaptation à l'herbivorie pyrique, est composé de communautés comme les prairies dominées par *Juniperus communis* et les matorrals arborescents où *Juniperus oxycedrus* et *Quercus coccifera* sont prévalents (Fig. 17). Le troisième groupe est constitué de communautés adaptées à des conditions ombrophiles, telles que les forêts méditerranéennes où *Quercus ilex* est dominant (Fig. 17, 18). Enfin, le quatrième groupe est constitué de communautés adaptées à la sécheresse et à des conditions arides telles que les forêts sclérophylles avec des espèces comme *Pistacia terebinthus* ou *Quercus pubescens* (Fig. 17).

Ces résultats sont exploratoires et des analyses plus approfondies, notamment sur les variables environnementales méditerranéennes, seraient nécessaires.

3.2. Perspectives de gestion et de conservation des milieux méditerranéens

3.2.1. Paradigme actuel de conservation

Le paradigme actuel de conservation dans la région méditerranéenne consiste en la reforestation et la fermeture générale des milieux (Bellot et al., 2004; Nadal-Romero et al., 2023). La plupart des milieux méditerranéens sont ouverts (Fig. 12, 16) et ce sont des milieux qui sont historiquement soumis à différents agents environnementaux comme le feu (Keeley, 2012; Marriner, 2013), l'herbivorie (Danell et al., 2006; Quinn, 1986) ou la sécheresse (Forner et al., 2018). Les politiques de conservation pourraient donc menacer l'intégrité des écosystèmes méditerranéens en promouvant une fermeture des milieux, modifiant la complexité paysagère méditerranéenne caractérisée par cette forte hétérogénéité (Fig. 17, 18). Nos analyses ont montré que les espèces méditerranéennes présentent des adaptations à ces facteurs et que les communautés ligneuses semblent organisées selon ces traits (Fig. 7, 12). La prise en compte des traits des espèces pourrait, par exemple, permettre d'adapter des stratégies de gestion de feu (Moreira et al., 2012) nécessaires aux communautés pyrophytes. Néanmoins, en France notamment, la politique appliquée s'apparente à une suppression des feux, en lien avec la déprise agricole (Sayedi et al., 2024 ; Fig. 9a).

3.2.2. L'herbivorie pyrique, une stratégie de conservation ?

Une approche de réensauvagement est considérée pour les milieux méditerranéens (Cerqueira et al., 2015), basée sur trois objectifs : se concentrer sur les espèces présentes avant l'expansion agricole majeure (~1500), essayer de restaurer la distribution des espèces du début de l'Holocène (~ 11 000 BP), recréer les écosystèmes du Pléistocène tardif (~ 50 000 BP, avant les impacts significatifs des hommes) (Schowanek et al., 2021). Nos analyses suggèrent que le feu combiné à l'herbivorie augmente la biodiversité et l'équitabilité des espèces au sein des communautés (Fig. 11). Les interactions entre le feu et le pâturage, connues sous le nom d'herbivorie pyrique, créent un paysage en mosaïque où les perturbations varient dans le temps et l'espace, ce qui est essentiel pour la diversité biologique et le fonctionnement des écosystèmes (Fuhlendorf et al., 2009). Cette approche permet de maintenir des habitats diversifiés nécessaires pour différentes espèces de flore et de faune, soutenant ainsi des écosystèmes résilients. Par exemple, dans la Tallgrass Prairie Preserve, l'introduction des bisons et la mise en place de brûlages prescrits ont démontré que cette interaction favorise l'hétérogénéité paysagère et la résilience écologique.

La réintroduction des grands herbivores réduit la fréquence des incendies et, surtout, réduit l'intensité de ces derniers en réduisant la hauteur du combustible (Rouet-Leduc et al., 2021). La combinaison du pâturage avec des feux contrôlés améliore l'efficacité des stratégies de conservation des milieux et de gestion des feux (Rouet-Leduc et al., 2021). Les herbivores (*Bovidae*) broutent préférentiellement les sites brûlés car la proportion de la parcelle brûlée est positivement corrélée à la hauteur de l'herbe avant le feu. Le pâturage par les bovins, dans les parcelles brûlées, réduit la hauteur de l'herbe plus efficacement que le pâturage seul. L'herbivorie pyrique fonctionne dans un contexte européen tempéré de manière similaire à d'autres régions du monde. Le feu attire les herbivores, et leur pâturage réduit les charges de combustible, diminuant ainsi les futures occurrences de feux (Amsten et al., 2024). L'intégration de l'herbivorie pyrique dans les pratiques de gestion des écosystèmes européens tempérés et méditerranéens pourrait offrir une méthode efficace et durable pour réduire les risques d'incendie, améliorer la biodiversité et restaurer les processus

écologiques évolutifs. Des recherches supplémentaires dans les milieux méditerranéens seraient particulièrement pertinentes pour évaluer l'efficacité de ces stratégies dans ces écosystèmes spécifiques.

CONCLUSION

Cette étude s'attardait à identifier les principaux types de communautés ligneuses méditerranéennes et leurs déterminants environnementaux en analysant les traits fonctionnels des espèces et en cartographiant leur distribution. Nos analyses ont révélé 4 groupes fonctionnels parmi les espèces ligneuses méditerranéennes : tolérance au feu, tolérance combinée au feu et à l'herbivorie (herbivorie pyrique), tolérance à l'ombre et tolérance à la sécheresse. Ces groupes fonctionnels sont cruciaux pour la structuration des communautés et la résilience des écosystèmes méditerranéens.

La compréhension des adaptations des communautés aux régimes de perturbation historiques fournit des informations essentielles pour les stratégies de conservation. Il est nécessaire de prendre en compte les traits fonctionnels des espèces pour maintenir la biodiversité et la résilience des écosystèmes face aux changements environnementaux et aux pressions anthropiques. Cependant, nous ne pouvons pas conclure quant à la relation trait-environnement dans les milieux méditerranéens.

Bien que cette étude ait permis d'identifier des patrons significatifs, certaines limitations subsistent, notamment le manque de données environnementales (herbivorie), le manque de données temporelles (feu) et le manque de représentativité des espèces ligneuses dans les relevés de communautés (*sPlot*). De futures études pourraient bénéficier de campagnes d'échantillonnage pour effectuer des relevés de communautés standardisés, d'une intégration de données paléobotaniques et d'un comptage d'excréments (herbivores) pour quantifier l'herbivorie plus précisément.

Pour approfondir ces résultats, des recherches supplémentaires devraient se concentrer sur l'effet combiné des perturbations (feu et herbivorie) sur la biodiversité et la productivité des écosystèmes méditerranéens. De plus, les études devraient explorer les approches de réensauvagement, telles que l'herbivorie pyrique, pour restaurer les dynamiques écologiques naturelles des écosystèmes méditerranéens.

REFERENCES

- Amsten, K., Cromsigt, J. P. G. M., Kuijper, D. P. J., Loberg, J. M., Jung, J., Strömgren, M., Niklasson, M., & Churski, M. (2024). Pyric herbivory in a temperate European wood-pasture system. *Journal of Applied Ecology*, *61*(5), 1081–1094. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14618>
- Archer, S., Schimel, D. S., & Holland, E. A. (1995). Mechanisms of shrubland expansion: Land use, climate or CO₂? *Climatic Change*, *29*(1), 91–99. <https://doi.org/10.1007/BF01091640>
- Barthélémy, D., & Caraglio, Y. (2007). Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, *99*(3), 375–407. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- Basnou, C., Vicente, P., Espelta, J. M., & Pino, J. (2016). Of niche differentiation, dispersal ability and historical legacies: What drives woody community assembly in recent Mediterranean forests? *Oikos*, *125*(1), 107–116. <https://doi.org/10.1111/oik.02534>
- Bellot, J., Maestre, F. T., Chirino, E., Hernández, N., & De Urbina, J. O. (2004). Afforestation with *Pinus halepensis* reduces native shrub performance in a Mediterranean semiarid area. *Acta Oecologica*, *25*(1–2), 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2003.10.001>
- Blondel, J. (2006). The 'Design' of Mediterranean Landscapes: A Millennial Story of Humans and Ecological Systems during the Historic Period. *Human Ecology*, *34*(5), 713–729. <https://doi.org/10.1007/s10745-006-9030-4>
- Bond, W. J. (2019). *Open ecosystems: Ecology and evolution beyond the forest edge*. Oxford University Press.
- Bouchet. (2023). *Analyse des traits des plantes ligneuses méditerranéennes et caractérisation de l'importance des feux*

- et de l'herbivorie dans la dynamique fonctionnelle des écosystèmes méditerranéens (p. 25). Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Bruehlheide, H., Dengler, J., Jiménez-Alfaro, B., Purschke, O., Hennekens, S. M., Chytrý, M., Pillar, V. D., Jansen, F., Kattge, J., Sandel, B., Aubin, I., Biurrun, I., Field, R., Haider, S., Jandt, U., Lenoir, J., Peet, R. K., Peyre, G., Sabatini, F. M., ... Zverev, A. (2019). sPlot – A new tool for global vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 161–186. <https://doi.org/10.1111/jvs.12710>
- Bussotti, F., & Pollastrini, M. (2020). Opportunities and Threats of Mediterranean Evergreen Sclerophyllous Woody Species Subjected to Extreme Drought Events. *Applied Sciences*, 10(23), 8458. <https://doi.org/10.3390/app10238458>
- Caloiero, T., Veltri, S., Caloiero, P., & Frustaci, F. (2018). Drought Analysis in Europe and in the Mediterranean Basin Using the Standardized Precipitation Index. *Water*, 10(8), 1043. <https://doi.org/10.3390/w10081043>
- Carqueira, Y., Navarro, L. M., Maes, J., Marta-Pedroso, C., Pradinho Honrado, J., & Pereira, H. M. (2015). Ecosystem Services: The Opportunities of Rewilding in Europe. In H. M. Pereira & L. M. Navarro (Eds.), *Rewilding European Landscapes* (pp. 47–64). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-12039-3_3
- Charles-Dominique, T. (2023). *Fundamentals of plant architecture*.
- Charles-Dominique, T., Barczy, J., Le Roux, E., & Chamaillé-Jammes, S. (2017a). The architectural design of trees protects them against large herbivores. *Functional Ecology*, 31(9), 1710–1717. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12876>
- Charles-Dominique, T., Beckett, H., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2015). Bud protection: A key trait for species sorting in a forest–savanna mosaic. *New Phytologist*, 207(4), 1052–1060. <https://doi.org/10.1111/nph.13406>
- Charles-Dominique, T., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2015). An index for assessing effectiveness of plant structural defences against mammal browsing. *Plant Ecology*, 216(10), 1433–1440. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0522-4>
- Charles-Dominique, T., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2017a). Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 28(4), 728–735. <https://doi.org/10.1111/jvs.12528>
- Charles-Dominique, T., Midgley, G. F., Tomlinson, K. W., & Bond, W. J. (2018). Steal the light: Shade vs fire adapted vegetation in forest-savanna mosaics. *New Phytologist*, 218(4), 1419–1429. <https://doi.org/10.1111/nph.15117>
- Charles-Dominique, T., Staver, A. C., Midgley, G. F., & Bond, W. J. (2015). Functional differentiation of biomes in an African savanna/forest mosaic. *South African Journal of Botany*, 101, 82–90. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.05.005>
- Chave, J., Müller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. T., & Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 Neotropical tree species. *Ecological Applications*, 16(6), 2356–2367. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2356:RAPVOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2356:RAPVOW]2.0.CO;2)
- Churski, M., Charles-Dominique, T., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., & Cromsigt, J. P. G. M. (2022). Herbivore-induced branching increases sapling survival in temperate forest canopy gaps. *Journal of Ecology*, 110(6), 1390–1402. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13880>
- Danell, K., Bergström, R., Duncan, P., & Pastor, J. (Eds.). (2006). *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation* (1st ed.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511617461>
- De La Riva, E. G., Prieto, I., De Tomás Marín, S., Rodríguez-Calcerrada, J., Golabvand, P., & Galán Díaz, J. (2023). Living at the edge: The functional niche occupation of woody plant communities in the submediterranean ecotone. *Annals of Botany*, 132(3), 471–484. <https://doi.org/10.1093/aob/mcad138>
- De La Riva, E. G., Violle, C., Pérez-Ramos, I. M., Marañón, T., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., & Villar, R. (2018). A Multidimensional Functional Trait Approach Reveals the Imprint of Environmental Stress in Mediterranean Woody Communities. *Ecosystems*, 21(2), 248–262. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0147-7>
- Deza, M., & Deza, E. (2016). *Encyclopedia of distances* (Fourth edition). Springer.
- European Commission. Joint Research Centre. (2024). *Drought in the Mediterranean region: January 2024: GDO analytical report*. Publications Office. <https://data.europa.eu/doi/10.2760/384093>
- European Environment Agency. (2019). *CORINE Land Cover 2018 (raster 100 m), Europe, 6-yearly—Version 2020_20u1, May 2020 (20.01)* [GeoTIFF]. European Environment Agency. <https://doi.org/10.2909/960998C1-1870-4E82-8051-6485205EBBAC>
- European Environment Agency. (2021). *EUNIS habitat classification* [dataset]. <https://eunis.eea.europa.eu>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Forner, A., Valladares, F., & Aranda, I. (2018). Mediterranean trees coping with severe drought: Avoidance might not be safe. *Environmental and Experimental Botany*, 155, 529–540. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.006>
- Fuhlendorf, S. D., Engle, D. M., Kerby, J., & Hamilton, R. (2009). Pyric Herbivory: Rewilding Landscapes through the Recoupling of Fire and Grazing. *Conservation Biology*, 23(3), 588–598. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01139.x>
- Gauzere, P., Morin, X., Violle, C., Caspeta, I., Ray, C., & Blonder, B. (2020). Vacant yet invisable niches in forest community assembly. *Functional Ecology*, 34(9), 1945–1955. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13614>
- GBIF.Org User. (2024). *Occurrence Download* (p. 19845546) [Text/tab-separated-values, application/zip]. The Global Biodiversity Information Facility. <https://doi.org/10.15468/DL.JCZW85>
- Global Forest Watch. (2019). *Tree Canopy Cover 2000–2019* [dataset]. <https://earthenginepartners.appspot.com/science-2013-global-forest>
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O., & Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342(6160), 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), 2427–2439. <https://doi.org/10.1890/06-1736.1>
- Kattge, J., Boenisch, G., & Diaz, S. (2019). TRY plant trait database – enhanced coverage and direct access. *Global Change Biology*, 26(1), 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Keeley, J. E. (Ed.). (2012). *Fire in Mediterranean ecosystems: Ecology, evolution and management*. Cambridge University Press.
- Keeley, J. E., & Pausas, J. G. (2022). Evolutionary Ecology of Fire. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(1), 203–225. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102320-095612>
- Lacher, T. E., Davidson, A. D., Fleming, T. H., Gómez-Ruiz, E. P., McCracken, G. F., Owen-Smith, N., Peres, C. A., & Vander Wall, S. B. (2019). The functional roles of mammals in ecosystems. *Journal of Mammalogy*, 100(3), 942–964. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy183>
- Lacombat, F. (2006). *Pleistocene Rhinoceroses in Mediterranean Europe and in Massif Central (France)*.
- Laurent, P., Mouillot, F., Yue, C., Ciais, P., Moreno, M. V., & Nogueira, J. M. P. (2018). FRY, a global database of fire patch functional traits derived from space-borne burned area products. *Scientific Data*, 5(1), 180132. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.132>
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). *Numerical ecology* (3d English edition). Elsevier.
- Lionello, P. (Ed.). (2012). *The climate of the Mediterranean region: From the past to the future* (first ed). Elsevier.

- MacQueen, J. (1967). *Some methods for classification and analysis of multivariate observations*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Some-methods-for-classification-and-analysis-of-MacQueen/ac8ab51a86f1a9ae74dd0e4576d1a019f5e654ed>
- Marriner, N. (2013). Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology, evolution and management. *Méditerranée*, 121, 111. <https://doi.org/10.4000/mediterranee.6936>
- McGlone, M. S., Richardson, S. J., Burge, O. R., Perry, G. L. W., & Wilmshurst, J. M. (2017). Palynology and the Ecology of the New Zealand Conifers. *Frontiers in Earth Science*, 5, 94. <https://doi.org/10.3389/feart.2017.00094>
- Medail, F., & Quezel, P. (1997). Hot-Spots Analysis for Conservation of Plant Biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84(1), 112. <https://doi.org/10.2307/2399957>
- Moreira, F., Arianoutsou, M., Corona, P., & De Las Heras, J. (Eds.). (2012). *Post-Fire Management and Restoration of Southern European Forests* (Vol. 24). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-2208-8>
- Nadal-Romero, E., Llena, M., Cortijos-López, M., & Lasanta, T. (2023). Afforestation after land abandonment as a nature-based solution in Mediterranean mid-mountain areas: Implications and research gaps. *Current Opinion in Environmental Science & Health*, 34, 100481. <https://doi.org/10.1016/j.coesh.2023.100481>
- Palombo, M. R., Filippi, M. L., Iacumin, P., Longinelli, A., Barbieri, M., & Maras, A. (2005). Coupling tooth microwear and stable isotope analyses for palaeodiet reconstruction: The case study of Late Middle Pleistocene *Elephas* (Palaeoloxodon) antiquus teeth from Central Italy (Rome area). *Quaternary International*, 126–128, 153–170. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2004.04.020>
- Pausas, J. G., & Fernández-Muñoz, S. (2012). Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: From fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change*, 110(1–2), 215–226. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0060-6>
- Quézel, P., & Médail, F. (2003). *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier.
- Quinn, R. D. (1986). Mammalian herbivory and resilience in mediterranean-climate ecosystems. In B. Dell, A. J. M. Hopkins, & B. B. Lamont (Eds.), *Resilience in mediterranean-type ecosystems* (Vol. 16, pp. 113–128). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-4822-8_8
- Raymond, F., Ullmann, A., & Camberlin, P. (2018). Très longs épisodes secs hivernaux dans le bassin méditerranéen : Variabilité spatio-temporelle et impact sur la production céréalière en Espagne. *Cybergeo*. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.29156>
- Rigolot, E. (2012). Conservation, ecology, restoration, and management of Mediterranean pines and their ecosystems: Challenges under global change. *Annals of Forest Science*, 69(4), 417–419. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0221-4>
- Rouet-Leduc, J., Pe'er, G., Moreira, F., Bonn, A., Helmer, W., Shahsavani Zadeh, S. A. A., Zizka, A., & Van Der Plas, F. (2021). Effects of large herbivores on fire regimes and wildfire mitigation. *Journal of Applied Ecology*, 58(12), 2690–2702. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13972>
- Rundel, P. W. (2004). Mediterranean-climate ecosystems: Defining their extent and community dominance. In *Ecology, Conservation and Management of Mediterranean Climate Ecosystems*. (Arianoutsou, M., Papanastasis, V.P.). Millpress.
- Rundel, P. W. (2010). Convergence and Divergence in Mediterranean-Climate Ecosystems: What We Can Learn by Comparing Similar Places. In *The ecology of place: Contributions of place-based research to ecological understanding* (The University of Chicago).
- Rundel, P. W., Arroyo, M. T. K., Cowling, R. M., Keeley, J. E., Lamont, B. B., Pausas, J. G., & Vargas, P. (2018). Fire and Plant Diversification in Mediterranean-Climate Regions. *Frontiers in Plant Science*, 9, 851. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00851>
- Sasaki, N., & Putz, F. E. (2009). Critical need for new definitions of “forest” and “forest degradation” in global climate change agreements. *Conservation Letters*, 2(5), 226–232. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00067.x>
- Sayed, S. S., Abbott, B. W., Vannière, B., Leys, B., Colombaroli, D., Romera, G. G., Slowiński, M., Aleman, J. C., Blarquez, O., Feurdean, A., Brown, K., Aakala, T., Alenius, T., Allen, K., Andric, M., Bergeron, Y., Biagioni, S., Bradshaw, R., Bremond, L., ... Daniua, A.-L. (2024). Assessing changes in global fire regimes. *Fire Ecology*, 20(1), 18. <https://doi.org/10.1186/s42408-023-00237-9>
- Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., & Radoglou, K. (2000). Forests of the Mediterranean region: Gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 132(1), 97–109. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00383-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00383-2)
- Schowaneck, S. D., Davis, M., Lundgren, E. J., Middleton, O., Rowan, J., Pedersen, R. Ø., Ramp, D., Sandom, C. J., & Svenning, J. (2021). Reintroducing extirpated herbivores could partially reverse the late Quaternary decline of large and grazing species. *Global Ecology and Biogeography*, 30(4), 896–908. <https://doi.org/10.1111/geb.13264>
- Smiraglia, D., Cavalli, A., Giuliani, C., & Assennato, F. (2023). The Increasing Coastal Urbanization in the Mediterranean Environment: The State of the Art in Italy. *Land*, 12(5), 1017. <https://doi.org/10.3390/land12051017>
- Tassin, C. (2017). *Paysages végétaux du domaine méditerranéen : Bassin méditerranéen, Californie, Chili central, Afrique du Sud, Australie méridionale*. IRD Éditions.
- Thompson, P. L., Guzman, L. M., De Meester, L., Horváth, Z., Ptacnik, R., Vanschoenwinkel, B., Viana, D. S., & Chase, J. M. (2020). A process-based metacommunity framework linking local and regional scale community ecology. *Ecology Letters*, 23(9), 1314–1329. <https://doi.org/10.1111/ele.13568>
- Trambly, Y., Koutroulis, A., Samaniego, L., Vicente-Serrano, S. M., Volaire, F., Boone, A., Le Page, M., Llasat, M. C., Albergel, C., Burak, S., Cailleret, M., Kalin, K. C., Davi, H., Dupuy, J.-L., Greve, P., Grillakis, M., Hanich, L., Jarlan, L., Martin-StPaul, N., ... Polcher, J. (2020). Challenges for drought assessment in the Mediterranean region under future climate scenarios. *Earth-Science Reviews*, 210, 103348. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2020.103348>
- Tüfekcioğlu, İ., & Tavşanoğlu, Ç. (2022). Diversity and regeneration strategies in woody plant communities of the Mediterranean Basin: Vegetation type matters. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 156(5), 1247–1259. <https://doi.org/10.1080/11263504.2022.2036845>
- Van Der Geer, A., Lyras, G., De Vos, J., & Dermitzakis, M. (2010). *Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands* (1st ed.). Wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444323986>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wellstein, C., Poschlod, P., Gohlke, A., Chelli, S., Campetella, G., Rosbakh, S., Canullo, R., Kreyling, J., Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2017). Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems. *Global Change Biology*, 23(6), 2473–2481. <https://doi.org/10.1111/gcb.13662>
- Wigley, B. J., Charles-Dominique, T., Hempson, G. P., Stevens, N., TeBeest, M., Archibald, S., Bond, W. J., Bunney, K., Coetsee, C., Donaldson, J., Fidelis, A., Gao, X., Gignoux, J., Lehmann, C., Massad, T. J., Midgley, J. J., Millan, M., Schwilk, D., Siebert, F., ... Kruger, L. M. (2020). A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. *Australian Journal of Botany*, 68(8), 473. <https://doi.org/10.1071/BT20048>
- Xoplaki, E., González-Rouco, J. F., Luterbacher, J., & Wanner, H. (2004). Wet season Mediterranean precipitation variability: Influence of large-scale dynamics and trends. *Climate Dynamics*, 23(1), 63–78. <https://doi.org/10.1007/s00382-004-0422-0>

ANNEXES

Sites	Habitat
<i>Hortus (France)</i>	Forêt sclérophylle méditerranéenne
<i>Carnas (France)</i>	Garrigues arborescentes
<i>Valflaunès (France)</i>	Chênaies thermophiles
<i>Sauteyrargues (France)</i>	Garrigues sclérophylles
<i>Navacelles (France)</i>	Prairies ouvertes
<i>Restinclières (France)</i>	Ripisylve méditerranéenne
<i>Montferrier-sur-Lez (France)</i>	Ripisylve méditerranéenne et garrigues
<i>Sant Llorenç de la Muga (Espagne)</i>	Maquis montagnard et chênaies thermophiles
<i>Mont Roig (Espagne)</i>	Forêt sclérophylle méditerranéenne
<i>Sant Llorenç de les Arenes (Espagne)</i>	Maquis méditerranéens
<i>Sant Pere del Bosc (Espagne)</i>	Forêts mixtes décidues

Annexe 1 : Sites d'échantillonnage dans la région montpelliéraine et catalane et habitats associés.

	RS	BR	Lsup1	BudP	BudA	H5class	BMA	LCE	LMA	SLA	BS	StemDens	BGR	IC_class
<i>Acer campestre</i>	1,000	1,000	0,000	1,000	0,000	4,000	0,092	12,448	0,004	25,587	3,467	0,669	0,114	2,000
<i>Acer monspessulatum</i>	0,000	1,000	0,000	3,000	1,000	2,500	0,216	4,718	0,004	27,260	3,440	0,766	0,019	2,000
<i>Arbutus andrachne</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	3,000	0,211	4,744	0,015	6,599	5,248	0,851	0,070	1,000
<i>Arbutus unedo</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	0,000	2,333	0,198	5,106	0,017	5,785	6,853	0,964	0,017	1,000
<i>Buxus sempervirens</i>	0,000	1,000	1,000	2,000	1,000	2,000	0,194	5,383	0,007	13,742	1,780	0,989	0,010	1,000
<i>Cistus monspeliensis</i>	0,000	1,000	1,000	2,000	1,000	2,000	0,230	4,408	0,011	9,390	2,525	0,977	0,211	1,000
<i>Coriaria myrtifolia</i>	1,000	1,000	1,000	3,000	1,000	3,000	0,187	5,352	0,005	19,617	5,720	0,697	0,423	1,000
<i>Cornus mas</i>	1,000	1,000	0,000	1,000	1,000	2,000	0,180	5,818	0,005	21,840	1,347	0,804	0,009	1,000
<i>Coronilla glauca</i>	1,000	1,000	0,000	1,000	1,000	1,000	0,186	5,390	0,008	13,174	2,000	1,000	0,009	1,000
<i>Fraxinus ornus</i>	1,000	1,000	0,000	2,000	0,000	4,000	0,201	5,013	0,004	23,748	6,060	0,815	0,060	2,000
<i>Juniperus communis</i>	1,000	1,000	1,000	3,000	0,000	2,000	0,381	2,633	0,021	4,910	0,547	0,740	0,097	3,000
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0,000	1,000	1,000	0,000	0,000	2,333	0,226	4,780	0,017	6,215	2,611	0,810	0,012	3,000
<i>Juniperus phoenicea</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	3,000	0,422	2,371	0,043	2,326	2,200	0,974	0,019	2,000
<i>Olea europaea</i>	1,000	1,000	1,000	2,000	0,000	3,000	0,175	5,711	0,016	6,383	4,730	1,149	0,146	1,000
<i>Phillyrea angustifolia</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	0,000	1,500	0,200	5,112	0,018	5,759	2,129	0,839	0,052	1,750
<i>Phillyrea latifolia</i>	0,667	1,000	1,000	1,000	0,000	2,333	0,198	5,934	0,017	6,269	4,486	0,909	0,052	1,667
<i>Pinus halepensis</i>	0,000	0,000	1,000	1,000	1,000	4,000	0,234	4,418	0,024	4,170	8,687	0,722	0,011	2,000
<i>Pinus pinaster</i>	0,000	0,000	0,000	1,000	0,000	4,000	0,251	3,984	0,020	4,921	5,256	0,484	0,814	1,000
<i>Pinus sylvestris</i>	0,000	0,000	0,000	2,000	0,000	4,000	0,183	5,477	0,013	7,449	6,724	0,557	0,086	2,000
<i>Pistacia lentiscus</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,177	5,662	0,018	5,588	6,047	0,992	0,018	1,000
<i>Pistacia terebinthus</i>	1,000	1,000	0,000	3,000	1,000	3,500	0,162	6,189	0,018	5,603	5,020	0,950	0,080	2,000
<i>Prunus spinosa</i>	1,000	1,000	0,000	3,000	1,000	2,000	0,276	3,622	0,005	20,922	0,500	0,785	0,027	3,000
<i>Pyrus spinosa</i>	0,000	1,000	0,000	2,000	1,000	3,000	0,341	3,070	0,005	20,185	1,507	0,798	0,021	3,000
<i>Quercus coccifera</i>	1,000	1,000	1,000	3,000	1,000	1,000	0,256	4,059	0,015	6,802	0,547	1,040	0,008	3,000
<i>Quercus faginea</i>	0,000	1,000	0,000	2,000	0,000	4,000	0,148	8,244	0,011	9,740	2,379	1,003	0,203	1,000
<i>Quercus ilex</i>	0,000	1,000	1,000	1,000	0,000	3,250	0,216	4,824	0,015	6,579	4,146	1,066	0,041	2,500
<i>Quercus pubescens</i>	0,000	1,000	0,000	3,333	1,000	4,000	0,093	10,814	0,006	17,208	7,047	0,821	0,226	1,000
<i>Quercus suber</i>	1,000	1,000	1,000	3,000	0,000	4,000	0,153	6,588	0,010	9,607	4,563	1,392	0,860	1,000
<i>Rhamnus alaternus</i>	1,000	1,000	1,000	0,000	0,000	2,000	0,248	4,096	0,014	7,098	2,660	0,910	0,054	1,750
<i>Rosmarinus officinalis</i>	1,000	1,000	1,000	0,000	1,000	2,000	0,342	2,920	0,012	8,253	4,708	0,843	0,069	1,000
<i>Spartium junceum</i>	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	2,000	0,178	5,621	0,006	16,900	1,350	0,819	0,160	1,000
<i>Ulmus carpiniifolia</i>	0,000	0,000	0,000	3,000	1,000	3,000	0,105	9,557	0,004	25,546	1,660	0,791	0,243	1,000
<i>Ulmus minor</i>	1,000	1,000	0,000	0,000	0,000	4,000	0,042	23,976	0,004	25,830	3,520	0,847	0,114	1,000
<i>Viburnum tinus</i>	0,000	1,000	1,000	1,000	1,000	2,500	0,160	7,044	0,013	8,118	4,609	0,905	0,052	1,000

Annexe 2 : Espèces dominantes ligneuses méditerranéennes (34) et valeurs de 14 traits associés.

	Description	Méthode
BGR	Le taux annuel de production d'écorce mesuré sur la tige principale ou le tronc.	Il est calculé en divisant l'épaisseur totale de l'écorce de la partie la plus ancienne du tronc sans perte d'écorce par l'âge de la tige au niveau où l'épaisseur de l'écorce a été mesurée.
BS	Quantité de matière qu'un herbivore vertébré peut enlever à chaque morsure.	Nous avons prélevé 5 « bouchées » que nous avons ensuite pesée pour chaque individu. L'indice est calculé pour une taille moyenne de bouchée en divisant la masse du total des bouchées par le nombre de bouchées effectuées.
BudP & Buda	Emplacement des bourgeons <i>sensu lato</i> à l'intérieur de la couche d'écorce et présence de bourgeons accessoires (plus d'un bourgeon à l'aisselle de la feuille).	Elle est décrite à l'aide de coupes macro-anatomiques et d'observations morphologiques externes à la base du tronc. La protection des bourgeons décrit le degré de protection des bourgeons (0 pas de protection à 3 protections importante). La présence de bourgeons accessoires (plus d'un bourgeon à l'aisselle de la feuille) peut être évaluée à partir de coupes longitudinales macroanatomiques, d'observations morphologiques externes ou des deux.
Lsup1	La persistance du feuillage	Réalisée à partir des observations sur le terrain
H5class	La hauteur de la cinquième fourche (H5) décrit la façon dont les espèces ligneuses explorent l'espace vertical et est indépendante de l'âge de la plante tant qu'elle a développé cinq fourches.	Pour enregistrer la hauteur de la cinquième fourche, choisir une tige principale à partir du niveau du sol (en excluant toutes les repousses) et compter toutes les fourches jusqu'à la cinquième fourche.
IC_class	Les modes de ramification des plantes ligneuses, <i>i.e.</i> les niveaux de ramification qui peuvent offrir une protection contre les herbivores qui se nourrissent. La méthode utilisée est appelée « indice de cage » (ICA).	Il est nécessaire d'identifier les catégories d'axes de la plante afin de pouvoir mesurer cet indice. Ensuite, pour chaque axe, il faut regarder la spinescence et la conicité de l'axe (conique ou cylindrique). L'index est calculé selon cette formule $ICA = \prod_{i=1}^n (1 + 2^i s_i + 1,2^i c_{i+1})$
BMA	La surface spécifique des branches (BMA) est la masse d'un module prélevé (entre 800 - 1200g) divisé par sa surface. Le BMA est utilisé dans l'analyse des traits de résistance à l'ombre car il permet de caractériser la relation entre la capacité d'une plante à pousser en hauteur et son efficacité photosynthétique.	$BMA = M_t/S$ Pour chaque réplicat, le prélèvement d'un module a été effectuée et une photographie a été réalisée sur un drap bleu. À partir des images obtenues, la surface totale a été calculée en utilisant un seuillage sur le logiciel GIMP, suivi d'une analyse d'image sur le logiciel ImageJ
SLA	La surface foliaire spécifique (SLA) est la surface unilatérale d'une feuille fraîche, divisée par sa masse sèche à l'étuve.	$SLA = A/M_L$ Pour chaque réplicat, une récolte de feuilles a été effectuée afin de remplir une feuille de format A4. Les feuilles ont ensuite été scannées. À partir des images obtenues, la surface foliaire a été calculée en utilisant un seuillage sur le logiciel GIMP, suivi d'une analyse d'image sur le logiciel ImageJ
BR & RS	Superficiellement, les espèces qui drageonnent peuvent être identifiées par des individus groupés ou symétriquement disposés dans une population locale à proximité d'un arbre adulte.	L'excavation des racines est le seul moyen sûr et non destructif d'identifier les espèces drageonnantes.
StemDens	La densité du bois représente la masse de bois par unité de volume et constitue un trait important pour comprendre le fonctionnement et l'écologie des espèces ligneuses.	$WD = \frac{\text{masse sèche}}{\text{masse d'eau déplacée} \cdot \text{densité}}$ Afin de mesurer la densité du bois, nous avons retiré l'écorce après un séchage à l'étuve. Nous avons ensuite pesé chaque individu et divisé la masse de nos individus par la masse d'eau déplacée. Pour mesurer la masse d'eau déplacée nous avons utilisé une tige métallique afin de tremper l'individu dans un bac d'eau dont nous avons considéré la densité comme égale à 1.

Annexe 3 : Méthode mesure des traits fonctionnels des espèces ligneuses méditerranéennes (Bouchet, 2023)

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma profonde gratitude à Tristan Charles-Dominique pour son encadrement, ses conseils avisés et ses enseignements enrichissants. Sa vision de l'écologie a profondément forgé mon esprit critique et ma compréhension des choses. Au cours de ces deux années d'études, son soutien moral et académique a été inestimable. Faire de la recherche avec Tristan est un véritable plaisir, et je suis extrêmement reconnaissant pour ses encouragements constants et son inspiration. Sa supervision a été une source de motivation et de plaisir intellectuel constant.

Je remercie particulièrement Marco Chiminazzo et Gian Luca Spadoni pour leur aide précieuse dans la réalisation des cartes et leurs conseils qui ont grandement contribué à l'élaboration de mon étude. Leur bonne humeur et leur implication ont été essentielles au bon déroulement de mon stage.

Merci à Rémi Palard pour avoir partagé son savoir et son bureau avec moi. Ses précieux conseils en géomatique m'ont été extrêmement utiles.

Merci à Xavier Reynaud et Maud Mouchet pour leur encadrement et leur bienveillance tout au long de mon stage et de mon année universitaire.

Finalement, je tiens à remercier ma famille pour son soutien inconditionnel et ses conseils toujours précieux. Un grand merci à mon père et ma mère pour leur relecture attentive et leurs précieux conseils durant la rédaction de ce mémoire.

Enfin, je remercie particulièrement Jade, qui me soutient au quotidien ; sans elle, rien de tout cela n'aurait été possible. Merci.

ABSTRACT

The Mediterranean region, a biodiversity hotspot, hosts over 15% of the world's vascular flora despite covering only 2% of the Earth's surface. This study explores how key environmental factors such as fire, herbivory, and drought influence the functional traits and community structures of Mediterranean woody species. Our aim is finding the main community types and their environmental drivers by analysing functional traits and mapping species distribution. We analysed fourteen traits of 34 mediterranean woody species, identify communities, mapped their distribution, and linked environmental factors (*i.e.* fire, herbivory, shade, and drought) to community structures. Four adaptive strategies appeared: fire tolerance, combined fire, and herbivory tolerance (pyric herbivory), shade tolerance associated with herbivory and drought tolerance. Understanding these adaptive strategies is essential for effective conservation, highlighting the importance of considering species' functional traits and historical disturbance regimes to sustain biodiversity and ecosystem resilience. Combining rewilding with pyric herbivory could offer a valuable alternative to current conservation paradigms, enhancing biodiversity and functional dynamics in Mediterranean ecosystems.

La région méditerranéenne, un hotspot de biodiversité, abrite plus de 15% de la flore vasculaire mondiale bien qu'elle ne couvre que 2% de la surface terrestre. Cette étude explore comment des facteurs environnementaux clés tels que le feu, l'herbivorie et la sécheresse influencent les traits fonctionnels et la structure des communautés des espèces ligneuses méditerranéennes. Notre objectif est d'identifier les principaux types de communautés et leurs déterminants environnementaux en analysant les traits fonctionnels et en cartographiant la distribution des espèces. Nous avons analysé 14 traits de 34 espèces ligneuses méditerranéennes, identifié les communautés, cartographié leur distribution et lié les facteurs environnementaux (feu, herbivorie, ombre et sécheresse) aux structures des communautés. Quatre stratégies adaptatives ont émergé : tolérance au feu, tolérance combinée au feu et à l'herbivorie (herbivorie pyrique), tolérance à l'ombre et à l'herbivorie. Comprendre ces stratégies adaptatives est crucial pour une conservation efficace, soulignant l'importance de prendre en compte les traits fonctionnels des espèces et les régimes de perturbation historiques pour maintenir la biodiversité et la résilience des écosystèmes. Combiner le réensauvagement avec l'herbivorie pyrique pourrait offrir une alternative précieuse aux paradigmes de conservation actuels, en améliorant la biodiversité et les dynamiques fonctionnelles dans les écosystèmes méditerranéens.