

**L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS EN MILIEU ARIDE :
UNE APPROCHE FONCTIONNELLE**

par

Cédric Frenette Dussault

thèse présentée au Département de biologie en vue
de l'obtention du grade de docteur ès sciences (Ph.D.)

FACULTÉ DES SCIENCES
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, juillet 2012



Library and Archives
Canada

Published Heritage
Branch

395 Wellington Street
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Bibliothèque et
Archives Canada

Direction du
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington
Ottawa ON K1A 0N4
Canada

Your file Votre référence

ISBN: 978-0-494-89645-7

Our file Notre référence

ISBN: 978-0-494-89645-7

NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

Canada

Le 3 août 2012

*le jury a accepté la thèse de Monsieur Cédric Frenette Dussault
dans sa version finale.*

Membres du jury

**Professeur John-William Shipley
Directeur de recherche
Département de biologie**

**Monsieur Yves Hingat
Membre
Reneco Wildlife consultants**

**Professeure Teresa Navarro
Membre externe
Université de Malaga, département de biologie végétale**

**Professeure Sophie Calmé
Membre
Département de biologie**

**Professeur Marc Bélisle
Président rapporteur
Département de biologie**

SOMMAIRE

La survie des populations humaines est directement reliée à la préservation de leur environnement, principalement par le maintien des services écosystémiques. Cependant, depuis les débuts de l'industrialisation, plusieurs actions anthropiques ont fortement modifié les écosystèmes et les services écosystémiques en découlant, sur une échelle temporelle relativement courte. Cette situation est d'autant plus préoccupante pour les milieux arides dédiés au pastoralisme. Un surpâturage des terres de parcours combiné à des précipitations faibles et erratiques menacent la pérennité de la végétation et la sécurité alimentaire des populations locales qui dépendent de ces milieux pour leur survie. Pour ces raisons, il est primordial d'acquérir des connaissances sur le fonctionnement écologique des milieux arides et de s'attarder à leur devenir. Au cours de mon projet de doctorat, je me suis penché sur les relations entre les conditions environnementales et l'écologie fonctionnelle des communautés de plantes et de fourmis des steppes de l'Oriental marocain.

Dans un premier temps, je me suis intéressé au changement dans la composition fonctionnelle de la végétation en fonction de l'aridité et du pâturage. Une approche fonctionnelle permet de suggérer des mécanismes explicites de l'assemblage des communautés en plus de pouvoir être utilisée peu importe les espèces et le type de milieu considérés. Les résultats ont mis en évidence trois groupes de traits fonctionnels qui rappellent la théorie C-S-R de Grime. La végétation a montré une stratégie d'évitement du pâturage plutôt qu'une réponse de résistance au pâturage en favorisant les espèces annuelles à croissance rapide, de petite taille et avec des graines de faible masse. L'aridité a sélectionné une végétation composée d'espèces ligneuses avec des feuilles succulentes et une teneur élevée en carbone isotopique ^{13}C . Malgré l'existence de corrélations significatives entre les traits fonctionnels et l'environnement, la force de ces corrélations était relativement faible. Le

gradient d'aridité et le temps de mise en défens des exclos considérés n'étaient probablement pas suffisamment contrastés afin d'observer un filtrage environnemental net.

Dans un deuxième temps, j'ai utilisé un modèle statistique novateur (MaxEnt) pour prédire les abondances relatives des espèces des communautés de plantes actuelles dans un contexte de changements climatiques. On prévoit une augmentation de l'aridité dans l'Oriental marocain pour la période 2080-2099. Le modèle MaxEnt s'appuie sur un principe clé de l'écologie fonctionnelle, soit le filtrage environnemental par les traits, et sur des outils empruntés à la mécanique statistique et à la théorie de l'information pour faire de telles prédictions. Les résultats ont montré que les prédictions d'abondances relatives des communautés actuelles sont plus précises lorsque les traits agrégés observés sont utilisés. Pour la période 2080-2099, le modèle MaxEnt suggère que les communautés passeront d'une dominance d'espèces annuelles à des espèces ligneuses tolérantes au stress. Ceci suggère un processus de désertification. Les prochaines études devront se pencher sur la définition du *pool* d'espèces et sur l'évolution des activités pastorales.

Finalement, j'ai intégré les traits fonctionnels de fourmis à l'étude des communautés de plantes afin de suggérer une approche multitrophique à l'assemblage des communautés. Les résultats ont montré que la végétation a un effet direct sur la structure des communautés de fourmis et que l'environnement a un effet indirect sur ces mêmes communautés via la végétation. Ce modèle était supporté autant par les données de composition taxonomique que par les données de composition fonctionnelle des plantes et des fourmis. Ceci constitue un développement pour l'écologie des communautés, car ce type d'approche fonctionnelle est encore peu utilisé en écologie animale. Le développement d'un cadre conceptuel similaire à celui de la théorie C-S-R de Grime pourrait être très utile pour mieux comprendre les mécanismes d'assemblage des communautés animales.

Mots-clés : aridité; communauté; fourmis; modèle MaxEnt; pâturage; steppe; trait fonctionnel; végétation

SOMMAIRE (en arabe)

إن بقاء المجتمعات البشرية رهين بالحفاظ على نظم البيئة وتحديد الحفاظ على نظامها الايكولوجي، ومع بداية الحقبة الصناعية كان للتأثيرات البشرية تأثير ملحوظ على ذلك النظام في وقت زمني وجيز، الأمر الذي أثر سلبا على البيئات القاحلة المكرسة للرعي. فالرعي الجائر وقلة التساقطات يهددان استمرارية نمو الغطاء النباتي والأمن الغذائي للسكان المحليين الذين يرتبطون بهذه الأوساط لضمان بقائهم. وعلى هذا الأساس كان لزاما اكتساب معارف ودراسات حول النظام البيئي بالمناطق الجافة وما ستؤول إليه في المستقبل.

إن موضوع بحثي لرسالة الدكتوراه سينصب حول تلك التفاعلات القائمة بين المتغيرات البيئية للمناطق القاحلة الجافة التي تعتمد أساسا على الرعي وبين علم البيئة الذي يركز على الدور الوظيفي للمجتمعات النباتية والنمل المتواجد بسهوب منطقة الدراسة وتحديدًا بمنطقة شرق المغرب.

في المرحلة الأولى من هذا البحث سيكون موضوع اهتمامي حول التغيرات الوظيفية للغطاء النباتي بمنطقة الدراسة من جراء ظاهرتي الجفاف والرعي الجائر. فالمقاربة الوظيفية ستتيح لنا اقتراح ميكانيزمات واضحة لمجموع المجتمعات النباتية مع إمكانية تحديد الأجناس والنوع المتواجد بالمنطقة. وقد أظهرت النتائج ظهور ثلاث سمات وظيفية في إطار نظرية "كريم" التي تعتمد على ثلاث استراتيجيات رئيسية منتقاة من عوامل بيئية مختلفة. ولضمان الحفاظ على النباتات السنوية السريعة النمو، الصغيرة الحجم والقليلة البذور يجب العمل على استراتيجية تفادي الرعي. وعلى هذا الأساس تم انتقاء نباتات تتأقلم مع البيئات الجافة وهي من الأنواع الخشبية ذات أوراق عصارية والتي تعرف ارتفاعا في نسبة نظير الكربون 13. إن قوة الارتباط بين السمات الوظيفية والبيئية تبقى ضعيفة بالرغم من العلاقة التي توجد بينهما. كما أن مقياس حدة الجفاف والوقت المحدد لمنع الرعي لا يتباين بشكل كافي من أجل مراقبة عملية فلتر البيئة وتصنيفتها.

في الشق الثاني من هذا البحث، استعنت بنموذج إحصائي مبتكر (MaxEnt)، يعمل على معرفة التوقعات المرتبطة بنسبة المجتمعات النباتية المتواجدة ببيئات مناخية مختلفة والتي تشير إلى زيادة في حدة الجفاف بمنطقة شرق المغرب وذلك في مرحلة 2080-2099.

يستند نموذج MaxEnt على مبدأ رئيسي من مبادئ علم البيئة الوظيفي الذي يقوم بتصنيفية النظام البيئي، والذي يعتمد على سمات بيئية معينة وكذا على الآليات الإحصائية ونظرية المعلومات وذلك بهدف العمل على تلك التوقعات التي يحددها النموذج. وقد تبين من خلال النتائج ان نسبة المجتمعات النباتية التي تتواجد بمنطقة الدراسة هي أكثر دقة في حال استعمال

السمات الإجمالية المرئية. ويشير النموذج أن مرحلة 2080-2099 ستعرف تحولا كبيرا بحيث ستصبح النباتات الخشبية التي تتكيف مع بيئات مناخية جافة أكثر تواجدا بعد أن كانت النباتات السنوية أكثر هيمنة من قبل. وعلى هذا الأساس يكون التصحر هو السمة المناخية التي تميز منطقة شرق المغرب، الأمر الذي يستدعي اهتماما كبيرا حول الدراسات المستقبلية التي ستمعمل على تحديد مجموع الأنواع النباتية وتطوير النشاط الرعوي.

في نهاية هذا البحث، عمدت إلى إدماج تلك السمات الوظيفية للنمل لدراسة المجتمعات النباتية للتوصل إلى مقارنة شمولية لنظامها الغذائي. وقد أظهرت نتائج البحث أن النباتات لها تأثير مباشر على مجتمعات النمل وأن النظام البيئي له تأثير غير مباشر على تلك المجتمعات في علاقتها بالغطاء النباتي. وقد تم دعم النموذج بواسطة بيانات الوضع التصنيفي في مقابل بيانات الأساس التركيبي والوظيفي للنباتات والنمل. وهذا الأمر جعل من علم البيئة الجماعية يعرف تطورا في دراسة بيئة جماعة نباتية التي تتألف من كثير من الأنواع النباتية. وهذا النوع من المقاربة الوظيفية نادرا ما يستخدم في علم البيئة الحيوانية، وعلى هذا الأساس أمكننا وضع إطار مفاهيمي مماثل على مجموع الآليات والميكانيزمات المرتبطة بمجتمعات البيئة الحيوانية لتصبح أكثر فعالية تبعا لما جاء في إطار نظرية "كريم" التي تعتمد على ثلاث سمات وظيفية C-S-R.

المفاتيح: الجفاف، المجتمعات النباتية، النمل، نموذج MaxEnt، الرعي، السهوب، السمات الوظيفية، الغطاء النباتي

REMERCIEMENTS

L'aboutissement de ce projet de doctorat a été rendu possible grâce aux interactions avec plusieurs personnes intéressantes. J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de thèse, le professeur Bill Shipley, pour m'avoir fait confiance et pour m'avoir si bien encadré tout au long du doctorat. Sa rigueur intellectuelle et ses conseils éclairés m'ont été très utiles et m'ont permis de mener ce projet à terme. J'ai pu bénéficier d'un excellent encadrement scientifique au Maroc grâce aux bons conseils du Dr. Yves Hingrat, du professeur Driss Meziane et de Jean-François Léger. Leurs connaissances sur l'Oriental marocain m'ont permis de mieux apprécier ce milieu. Je suis également redevable à l'ECWP pour le financement de la thèse. Je remercie les membres de mon comité de conseillers, les professeurs Marc Bélisle et Sophie Calmé, d'avoir été impliqués dans mon projet de recherche. Colette Anseau et André Nuyt ont eu une influence déterminante sur la réalisation de ce projet, car ils ont développé mon intérêt pour le travail dans de nouveaux contextes culturels. Merci!

La récolte de données de qualité a été un travail d'équipe. Je remercie très sincèrement tous ceux qui ont participé de près ou de loin à cette récolte : Fadila Ould Ezza, Hamid Hdidou, Hadhoum Saada, Mohammed Sbai, Solène Gyssels, Alexandre François, Almudena San Roman Sanz, Mathieu Bidat, Alain Mauric, Houcine Hlilou, Ahmed Elaouki, Sylvain Boullenger, Éric Le Nuz, Abdelaziz Chlih, les gardiens de Lamjalil et la professeure Teresa Navarro. J'aimerais aussi remercier les étudiants en écologie de l'Université de Sherbrooke (spécialement Grégory, Pierre-Philippe, Sébastien, Sylvain, Mathieu, Charles, Antoine, Pierre-Olivier et Pierre-Luc) pour la bonne ambiance de bureau. Travailler c'est bien, mais travailler en riant c'est mieux!

Finalement, je tiens à remercier tout particulièrement ma famille qui m'a encouragé à continuer jusqu'au bout et qui a gardé un intérêt pour ce que je fais depuis le tout début. Je vous aime!

TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	i
SOMMAIRE (en arabe).....	iii
REMERCIEMENTS	v
LISTE DES ABRÉVIATIONS	x
LISTE DES TABLEAUX	xii
LISTE DES FIGURES	xvi
INTRODUCTION	1
Pourquoi s'intéresser aux milieux arides?	1
L'écologie des communautés.....	3
Une approche fonctionnelle de l'écologie des communautés.....	5
<i>Le regroupement en stratégies fonctionnelles.....</i>	<i>7</i>
<i>L'assemblage des communautés par un processus de filtrage environnemental</i>	<i>8</i>
<i>L'écologie fonctionnelle en milieu aride.....</i>	<i>10</i>
Prédire le changement des communautés	10
<i>Le fonctionnement du modèle MaxEnt</i>	<i>11</i>
<i>Les critiques du modèle MaxEnt</i>	<i>12</i>
Étendre l'approche fonctionnelle à d'autres niveaux trophiques.....	14
Objectifs de la thèse	16
<i>Objectif général.....</i>	<i>17</i>
<i>Objectifs spécifiques.....</i>	<i>17</i>
CHAPITRE 1 - UNE DESCRIPTION FONCTIONNELLE DES STEPPES ARIDES BASÉE SUR LA THÉORIE C-S-R.....	18
Avant-propos.....	19

Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory	21
Résumé.....	22
Abstract.....	24
Introduction.....	25
Materials and methods	28
<i>Study sites</i>	28
<i>The aridity gradient</i>	32
<i>Grazing exclosures</i>	34
<i>Determination of community structure</i>	35
<i>Trait selection and measurements</i>	36
<i>Statistical analysis</i>	38
Results.....	40
<i>Trait correlations and response to environmental conditions</i>	40
<i>Formal testing of trait-environment relationships: the fourth-corner analysis</i>	43
Discussion	46
<i>How do CWM trait values covary along the aridity and grazing gradients?</i>	46
<i>How do arid CWM trait values, and their correlations, differ from those of more mesic grasslands?</i>	50
<i>Formal testing of trait-environment relationships in observational studies</i>	52
<i>Arid ecosystem management from a functional perspective</i>	52
Acknowledgements.....	53
References	54
Supporting information.....	61
CHAPITRE 2 - UNE APPROCHE PRÉDICTIVE DE L'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE. 64	
Avant-propos.....	65
Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes.....	67
Résumé.....	68
Abstract.....	70

Introduction.....	71
The MaxEnt model	72
Materials and methods	75
<i>Study sites</i>	75
<i>Predicting actual species assemblages</i>	78
<i>Predicting future species assemblages under a climate change scenario</i>	79
<i>Statistical analysis</i>	80
Results.....	80
<i>Predicting actual species assemblages</i>	80
<i>Predicting future species assemblages under a climate change scenario</i>	83
Discussion.....	84
<i>Predicting actual species assemblages</i>	84
<i>Predicting future species assemblages under a climate change scenario</i>	87
Acknowledgements.....	89
References.....	89
Supporting information.....	94
CHAPITRE 3 - ÉTENDRE L'APPROCHE FONCTIONNELLE AUX INSECTES	96
Avant-propos.....	97
Linking plant and insect traits to understand multitrophic community structure in arid steppes.....	99
Résumé.....	100
Abstract	101
Introduction.....	101
Materials and methods	103
<i>Study sites and abiotic environmental variables</i>	103
<i>Vegetation and ant sampling</i>	105
<i>Trait measurements</i>	105
<i>Causal relationships between the environment, vegetation structure and ant communities</i> ...	106
<i>Ant community assembly based on functional traits</i>	107

<i>Data analysis</i>	107
Results.....	108
<i>Causal relationships between the environment, vegetation structure and ant communities</i> ...	108
<i>Ant community assembly based on functional traits</i>	108
Discussion	111
<i>Causal relationships between the environment, vegetation structure and ant communities</i> ...	111
<i>Ant community assembly based on functional traits</i>	112
Acknowledgements.....	114
References.....	115
Supporting information.....	119
CONCLUSION	126
L'approche fonctionnelle appliquée à la conservation	132
BIBLIOGRAPHIE	134
ANNEXES	144

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A_{\max}	Carbon assimilation
ANT	Ant dissimilarity matrix
C:N	Carbon:nitrogen ratio
CWM	Community-weighted mean
ECWP	Emirates Center for Wildlife Propagation
ENV	Environmental dissimilarity matrix
H_{\max}	Plant maximum height
H_{veg}	Plant vegetative height
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
LA	Leaf area
LDMC	Leaf dry matter content
LNC	Leaf nitrogen content
MaxEnt	Maximum entropy

PCA	Principal components analysis
RDA	Redundancy analysis
SLA	Specific leaf area
VEG	Vegetation dissimilarity matrix
$\delta^{13}\text{C}$	^{13}C isotopic content
$\delta^{15}\text{N}$	^{15}N isotopic content

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

1. List of functional traits used to describe the functional structure of vegetation along an aridity gradient in grazed and ungrazed conditions. The different traits were chosen to reflect a wide variety of ecological functions. 29
2. Environmental variables used to characterise aridity and grazing pressure in the five study sites of eastern Morocco. Precipitation and temperature data for the Missouri, Maatarka, and Enjil sites were obtained from local meteorological stations, while those for the Tirnest and Lamjalil sites were estimated by regression equations (see text for further details). 31
3. Aridity indices for various locations in western Europe and North Africa compared with two of our study sites (Enjil and Missouri). 33
4. Brief description of seed survival adaptations to environmental conditions. 37
5. Results of the fourth-corner analysis. This analysis indicates the tendency of the permutation results for each significant trait – environment combination. For significant relationships at the 5% significance level, the sign indicates if the observed value is above (+) or below (-) the expected value (mean of the permutation results). 44

6. Comparison of functional trait values measured in the steppes of eastern Morocco with other studies from more mesic ecosystems in southern Quebec and in southern France. 51

Chapitre 2

1. Environmental variables characterising the five study sites. The aridity index and the time since the sites were fenced were used as environmental variables in the redundancy analysis (RDA). 76
2. List of the 14 functional traits and their ecological relevance used in the maximum entropy analysis to predict species relative abundances. Annual life cycle, presence of a woody stem, clonal reproduction and succulence of leaves or stem are binary traits. Pastoral value is an ordinal trait on a 1-10 scale. Detailed methodology of trait measurement is available in Frenette-Dussault *et al.* (2012). 77
3. Results of the backward stepwise selection based on observed CWM traits with (a) a uniform prior and (b) a neutral prior. Shown are the traits removed at each successive step, the proportion of explained deviance (R^2_{KL}) and the significance of the trait constraints to explain species relative abundances. Trait abbreviations are detailed in Table 2. 82
- S1. Functional trait value for each species and their relative abundance. 94
- S2. Plausible probability vectors and their relative entropy. 95

Chapitre 3

1. Relationships among the environmental variables (ENV), vegetation structure (VEG), and ant community composition (ANT). The values indicate the Pearson correlation coefficients for simple (above the diagonal) and partial Mantel correlations (below the diagonal). Analyses were performed on a) plant and ant taxonomic composition and b) plant and ant functional trait composition. Ant abundance was \log_{10} -transformed. Significance was assessed with 9999 permutations. 109

2. Results of the fourth-corner analysis. This analysis indicates the tendency of the permutation results for each trait-environment combination. Pairwise relationships at the 5% significance level are indicated in dark gray for positive association, light gray for negative association and white for non-significant association. For each significant result, a Pearson correlation coefficient (r) for quantitative-quantitative trait associations or an ANOVA-like pseudo-F (F) for quantitative-qualitative trait associations, is shown (Dray and Legendre 2008). 110

- A1. Environmental description of the six study sites. Additional details, concerning the measurement of environmental variables, are available in Frenette-Dussault *et al.* (2012). 119

- C1. Results of the two-way anova for head length among three ant species. 121

- D1. Interpretation of null model analysis when combining the results of unconstrained and environmentally constrained null models for a) segregated species co-occurrences and b) aggregated species co-occurrences. Interpretations are based on Peres-Neto *et al.* (2001) and Azeria *et al.* (2012). 123

D2. Standardized effect size (SES) values of the unconstrained and constrained null model analyses of ant occurrence data. SES values in bold indicate a significant result based on the C score. Positive SES values indicate species segregation, while negative SES values indicate species aggregation.

124

LISTE DES FIGURES

Introduction

1. Le triangle C-S-R de Grime représentant les trois stratégies primaires en fonction de deux filtres environnementaux, soient le stress et les perturbations. Les trois stratégies primaires sont les plantes compétitrices (C), les plantes tolérantes au stress (S) et les plantes rudérales (R), c'est-à-dire adaptées aux perturbations. 8
2. Illustration du processus de filtrage environnemental sur la base des traits fonctionnels. Chaque symbole représente une espèce avec des traits fonctionnels différents de ceux des autres espèces (Tiré de Cornwell & Ackerly, 2009). 9

Chapitre 1

1. Locations of the five study sites in eastern Morocco where plant communities were assessed and functional traits measured inside and outside enclosures. 30
2. Annual and monthly rainfall (in mm) for the Missouri, Maatarka and Enjil sites. Data were recorded by meteorological stations maintained by the Emirates Center for Wildlife Propagation. The peak in 2008 is due to unusually high levels of precipitations in September and October of the same year. 34

3. Ordination plots of the CWM trait matrix with abundance data from (a) 2009 and (b) 2010 resulting from principal components analysis. Axes 1 and 2 explain 33.8% and 22.3% of variance respectively in 2009 and 33.2% and 25.1% respectively in 2010. Grime's CSR triangle was added to the plots to display the three primary strategic extremes. Acronyms are listed in Table 1. 41

4. Ordination plots of the CWM trait matrix with abundance data from (a) 2009 and (b) 2010 resulting from redundancy analysis with aridity and duration of exclosure as environmental variables. Axes 1 and 2 explain 11.8% and 6.5% of total variance respectively in 2009 and 11.5% and 6.6% respectively in 2010. Acronyms are listed in Table 1. 42

Chapitre 2

1. Percentage of explained deviance (R^2_{KL}) as a function of the number of functional traits included in the MaxEnt model when considering all sites (grazed and ungrazed). The minimum number of traits to significantly predict species relative abundances was two and three for the models with the uniform and neutral prior, respectively. 83

2. Community composition by functional group (C-, S- and R-strategists) for 2010 and 2080 based on the MaxEnt model in grazed and ungrazed sites. The numbers in the columns represent the predicted relative abundances of each functional group per year and condition (grazed or ungrazed). 85

Chapitre 3

1. Four plausible ecological models explaining ant community composition. Each model explicitly displays the causal relationships between

environmental conditions (ENV), vegetation structure (VEG), and ant communities (ANT). This representation is valid when using taxonomic or functional trait community composition. The notation $A \bullet B$ represents the correlation between dissimilarity matrices A and B and the notation $A \bullet B | C$ represents the partial correlation between dissimilarity matrices A and B when accounting (i.e. statistically controlling) for C. To be considered plausible, the model that is supported by the data has to meet all model predictions computed from the Mantel tests.

104

Conclusion

1. Un modèle théorique pour représenter les interactions entre l'environnement, la végétation et les communautés d'insectes.

131

INTRODUCTION

Ce document de thèse présente les résultats des travaux de recherche en écologie que j'ai menés pendant ma thèse de doctorat et les manuscrits qui en découlent. Je me suis intéressé aux relations fonctionnelles entre l'environnement, les plantes et les fourmis des milieux steppiques de l'Oriental marocain. Je débute en précisant le contexte de ma recherche. J'introduis quelques notions théoriques (en particulier l'écologie des communautés, l'écologie fonctionnelle et le modèle MaxEnt) afin de bien saisir comment le projet de recherche a été construit et comment chaque partie du projet est reliée avec les autres. Les objectifs de recherche sont ensuite présentés. Finalement, les chapitres 1, 2 et 3 résument ma contribution au domaine de l'écologie sous forme de manuscrits scientifiques.

Pourquoi s'intéresser aux milieux arides?

La survie des populations humaines est directement reliée à la préservation de leur environnement, principalement par le maintien des services écosystémiques. Cette affirmation semble triviale, mais depuis les débuts de l'industrialisation, plusieurs actions anthropiques ont fortement modifié les écosystèmes, et les services écosystémiques en découlant, sur une échelle temporelle relativement courte (Vitousek *et al.*, 1997; Chapin *et al.*, 2000). Le changement d'utilisation des terres en est un exemple concret. Depuis 1990, 82 330 km² de forêt en moyenne sont perdus annuellement à des fins d'agriculture et d'urbanisation (données FAOSTAT 2007, <http://www.faostat.org/>). Il en est de même en ce qui concerne l'utilisation des terres dédiées au pastoralisme. L'intensification des pratiques agricoles force les bergers à utiliser des terres de moins en moins propices pour faire paître les troupeaux (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). On estime en moyenne que près de 60 % du territoire mondial voué au pastoralisme est considéré dégradé (Lund, 2007). Ceci est énorme, considérant que les

terres de parcours couvrent environ un quart des terres émergées et produisent 10 % de la viande consommée au niveau mondial (Blench, 2001). Le risque de détruire complètement ces milieux est particulièrement sérieux dans les régions arides (Milton *et al.*, 1994). En effet, une surexploitation, par une pression pastorale trop intense, crée divers problèmes, augmentant ainsi la vulnérabilité de ces écosystèmes : dégradation de la qualité du sol, perte d'espèces à valeur économique et diminution de la productivité globale (Milchunas & Lauenroth, 1993; McNeely, 2003; Pei *et al.*, 2008).

Les milieux arides sont caractérisés par des précipitations faibles et erratiques. Selon la classification du Programme des Nations Unies pour l'Environnement (UNEP, 1992), un climat est considéré aride si l'évapotranspiration potentielle annuelle dépasse les précipitations annuelles de 5 à 20 fois. Étant donné les faibles rendements agricoles de ces milieux, ils sont généralement exploités pour leurs ressources pastorales et environ 250 millions de personnes en dépendent pour leur survie (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; UNCCD, 2007). Les activités pastorales contribuent de façon significative à l'économie des pays en développement, mais les gouvernements de ces pays reconnaissent rarement leur importance ou ne mettent pas en place des politiques pour favoriser cette activité économique (Blench, 2001). De plus, le processus de désertification pourrait menacer la sécurité alimentaire des décennies futures en diminuant la disponibilité des ressources pastorales (Wang *et al.*, 2009).

Il est reconnu que la préservation des milieux arides peut aider à combattre la désertification (Al-Eisawi, 2003). La préservation de ces milieux est une question complexe qui doit chercher des réponses autant dans le domaine de l'écologie que dans les sphères socioéconomique et politique. Mon projet de thèse n'était pas directement centré sur des moyens concrets pouvant favoriser la préservation des milieux arides. J'ai plutôt contribué à améliorer les connaissances écologiques de ces milieux. Plus précisément, je me suis attardé sur les liens entre les communautés de plantes et d'insectes et deux variables environnementales influençant fortement le fonctionnement des milieux arides : l'aridité et la pression de pâturage. J'ai utilisé les steppes de l'Orient marocain comme système d'étude.

Une des activités économiques principales de cette région est le pastoralisme (Lazarev, 2008). Ces steppes sont une propriété collective des populations locales et sont considérées dégradées en raison d'une pression pastorale trop élevée et de la récolte d'espèces ligneuses (Ait, 1996; Msika *et al.*, 1997).

L'écologie des communautés

La végétation représente une des ressources les plus importantes de l'Oriental marocain (Lazarev, 2008). Il importe donc de s'attarder aux causes pouvant influencer la structure des communautés végétales. Traditionnellement, l'écologie des communautés est définie comme la discipline scientifique qui s'intéresse aux interactions entre les populations de différentes espèces sur une même unité géographique (Krebs, 2009). Un de ses principaux objectifs est d'expliquer les processus menant à l'assemblage des communautés (Whittaker, 1975). Cette étape est nécessaire pour atteindre un autre objectif majeur, soit la capacité de prédire le changement dans la structure des communautés en fonction des conditions environnementales. Pour Lawton (1999), l'écologie des communautés est un véritable « gâchis », dû à la difficulté, voire l'impossibilité, de produire des règles générales expliquant l'assemblage des communautés. Selon lui, le problème de l'écologie « traditionnelle » des communautés est qu'elle est trop centrée sur une approche à petite échelle et réductionniste. Malgré ces critiques, on peut reconnaître des patrons récurrents. Les courbes de dominance-diversité (Whittaker, 1967, 1975) en sont un exemple. Cependant, cette relation ne suggère pas de règles explicites de l'assemblage des communautés, mais représente plutôt une description qualitative d'un patron observé en nature.

Une théorie fréquemment citée pour expliquer l'assemblage des communautés est la théorie du ratio des ressources de Tilman (1982). L'accent est mis sur les interactions compétitives entre les espèces via leur consommation de ressources limitant la croissance. En mesurant les taux de consommation des ressources pour différentes espèces, Tilman suggère qu'il est possible de prédire la structure de la communauté. L'espèce pouvant subsister à plus faible

concentration de ressources limitantes sera celle qui pourra persister dans l'environnement. Ce que Tilman propose est intéressant, car il s'intéresse directement aux mécanismes de compétition entre les espèces. Cependant, cette théorie a été très peu testée en milieu naturel (Miller *et al.*, 2005) en raison de la difficulté de mesurer le taux de consommation des ressources et le nombre grandissant de paramètres à mesurer avec l'augmentation de la taille de la communauté. En effet, pour une communauté composée de S espèces et utilisant R ressources limitantes, il faudrait mesurer $S(3 + R) + 2R$ paramètres en supposant que ceux-ci ne fluctuent pas dans le temps ni l'espace (Shipley, 2009a). Cette théorie demeure donc d'une utilité pratique limitée.

Une autre approche pour expliquer l'assemblage des communautés est celle de Diamond (1975). En se basant sur ses travaux sur la structure des communautés aviaires sur différentes îles de la Nouvelle-Guinée, Diamond a suggéré que seulement une partie des combinaisons d'espèces possibles est observée en nature en raison de la compétition interspécifique. Ceci lui a permis de suggérer des règles d'assemblage. Dans un tel contexte, les règles d'assemblage peuvent être définies comme « les restrictions sur la présence ou l'abondance d'espèces qui sont basées sur la présence ou l'abondance d'une ou plusieurs autres espèces » (Wilson & Gitay, 1995). Cette approche a été fortement critiquée, notamment parce que les patrons observés de cooccurrence peuvent être obtenus de façon aléatoire (Connor & Simberloff, 1979). De plus, des règles d'assemblage basées sur les patrons de cooccurrence des espèces ne peuvent pas être généralisées à des habitats où le *pool* d'espèces est distinct, car la formulation de ces règles est basée sur l'identité taxonomique des espèces.

Même si les deux exemples précédents ont le mérite de proposer des mécanismes pour expliquer l'assemblage des communautés, on note également deux faiblesses qui empêchent leur utilisation à grande échelle : la complexité inhérente aux mesures des interactions entre les espèces et l'impossibilité de généraliser l'application des règles d'assemblage. De plus, les modèles présentés par Tilman (1982) et Diamond (1975) mettent surtout l'accent sur les interactions biotiques (principalement la compétition) entre les espèces, mais n'incluent pas les effets abiotiques ayant un impact sur la structure des communautés. Les facteurs abiotiques

tels que le broutage (Milchunas & Lauenroth, 1993; McIntyre *et al.*, 1995), le feu (Turner *et al.*, 1997; Smith & Knapp, 1999) et la disponibilité en eau (Lauenroth *et al.*, 1978; de Bello *et al.*, 2006) ont des impacts reconnus sur la structure des communautés végétales. Une manière complémentaire d'étudier les communautés est de les mettre en relation avec les conditions environnementales qui pourraient expliquer leur structure, c'est-à-dire en étudiant le changement dans la composition des communautés le long de gradients environnementaux (Whittaker, 1967, 1975). Les méthodes d'ordination (ter Braak & Prentice, 1988) permettent de telles études, mais le problème de généralisation demeure toujours présent et il n'est pas possible de suggérer des mécanismes explicites d'assemblage des communautés.

Une approche fonctionnelle de l'écologie des communautés

La section précédente a souligné des limites importantes de l'écologie des communautés basée sur l'identité taxonomique des espèces pour expliquer et prédire l'assemblage des communautés. Afin de contourner ces problèmes, il faut modifier la façon dont on décrit la communauté, c'est-à-dire en recentrant notre intérêt sur l'écologie fonctionnelle des individus plutôt que sur leur identité taxonomique. Un des principaux objectifs de l'écologie fonctionnelle réside dans l'identification de traits fonctionnels de la végétation permettant d'expliquer la structure des communautés et de prédire les changements de cette structure en fonction de variables environnementales (*e.g.* Díaz & Cabido, 1997; Garnier *et al.*, 2004). L'accent doit être mis sur une approche comparative entre les espèces (Bradshaw, 1987) et sur la divergence des traits fonctionnels dans divers environnements (Calow, 1987) afin de comprendre l'impact des conditions environnementales sur l'évolution des traits et leur impact sur la valeur adaptative (*i.e. fitness*) des individus. Un trait est une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique, mesurée au niveau de l'individu et sans référence à l'environnement (Violle *et al.*, 2007). Un trait est dit « fonctionnel » lorsque celui-ci influence la valeur adaptative d'un individu via ses effets sur la croissance, la reproduction ou la survie (Violle *et al.*, 2007). L'approche fonctionnelle permet d'éviter l'étape de la dynamique des populations et la mesure des interactions entre les espèces (Shipley, 2009a).

De plus, cette approche est applicable peu importe le type de milieu et le *pool* d'espèces considéré.

L'intérêt principal de l'approche fonctionnelle réside dans le fait qu'elle permet de générer des explications générales sur le processus d'assemblage des communautés. En ce sens, l'approche fonctionnelle propose une vision déterministe de l'assemblage des communautés, c'est-à-dire qu'elle suppose l'existence de facteurs causaux pour expliquer ces assemblages. Il existe également une vision contraire mettant plutôt l'emphase sur les phénomènes stochastiques tels que la migration, la dispersion et les extinctions (MacArthur & Wilson, 1967; Hubbell, 2001). L'exemple le plus développé de cette vision est probablement la théorie neutre de Hubbell (2001) qui permet de prédire la diversité des communautés. Le postulat de base est que tous les individus d'un même niveau trophique sont écologiquement équivalents : les probabilités de donner naissance, de mourir, de se disperser et d'évoluer vers une autre espèce sont semblables pour tous les individus. Ceci équivaut à dire que les traits fonctionnels d'une espèce ne sont pas importants pour prédire son « succès » dans une communauté. Dans le cadre de cette thèse, je me suis concentré seulement sur une approche déterministe, car un des objectifs était de pouvoir prédire la composition des communautés, ce qui n'est pas possible avec une approche neutre.

Il est à noter que la définition de communauté, qu'elle soit définie de manière taxonomique ou fonctionnelle, ne fournit pas de détails sur sa délimitation spatiale et temporelle. Dans le cadre de cette thèse, je ne me suis pas intéressé à cet aspect. Dans des études de communautés le long de gradients environnementaux, il importe plutôt d'avoir des parcelles qui limitent au maximum l'hétérogénéité entre les parcelles d'une même communauté. Afin de récolter des résultats valides, les parcelles expérimentales doivent être choisies de manière à ce que les conditions environnementales soient homogènes à l'intérieur de celles-ci, c'est-à-dire en évitant les écotones. Dans le cadre de cette thèse, je me suis limité aux milieux steppiques. Les lignes de drainage, les surfaces d'épandage et les oueds (*sensu* Le Cuziat, 2005) n'ont pas été considérés en raison de la très grande hétérogénéité de ces milieux.

Le regroupement en stratégies fonctionnelles

Une avancée importante de l'écologie fonctionnelle végétale est la théorie C-S-R de Grime (1974; 1977; 2001). L'idée novatrice de Grime a été de mesurer plusieurs traits fonctionnels sur un grand nombre d'espèces et de les relier avec divers types d'habitats. Cette théorie décrit les stratégies fonctionnelles le long de deux gradients environnementaux, soient le stress et les perturbations (Figure 1). Selon ce modèle, les espèces présentes dans des milieux similaires (*i.e.* milieux stressés, perturbés ou productifs) devraient démontrer des traits fonctionnels semblables. Le stress correspond à tout facteur limitant la production de biomasse, tels que le manque d'eau et de nutriments. Les perturbations correspondent à tout facteur détruisant, en partie ou entièrement, la biomasse produite, tels que le feu et le pâturage. Les niveaux de stress et de perturbation identifient trois stratégies fonctionnelles primaires sur la base des traits fonctionnels des espèces : les espèces compétitrices (C), les espèces tolérantes au stress (S) et les espèces rudérales (R) (Figure 1). Les espèces compétitrices sont principalement retrouvées dans les communautés où les niveaux de stress et de perturbations sont minimaux. Ces espèces possèdent des traits leur conférant une grande habileté compétitive pour acquérir des ressources comme une grande taille (Gaudet & Keddy, 1988) et la capacité de s'étendre latéralement. Les espèces tolérantes au stress sont retrouvées dans les milieux stressés et peu perturbés et possèdent des traits fonctionnels leur permettant de persister plus facilement dans les milieux où les ressources limitent la croissance. Ces espèces ont généralement une croissance faible, des feuilles d'une durée de vie très longue et un haut taux de rétention des ressources (Grime, 2001). Les espèces rudérales sont adaptées aux milieux perturbés et peu stressés. Une croissance rapide, un cycle de vie court et une grande production de petites graines sont les principaux traits associés à cette stratégie (Grime, 2001).

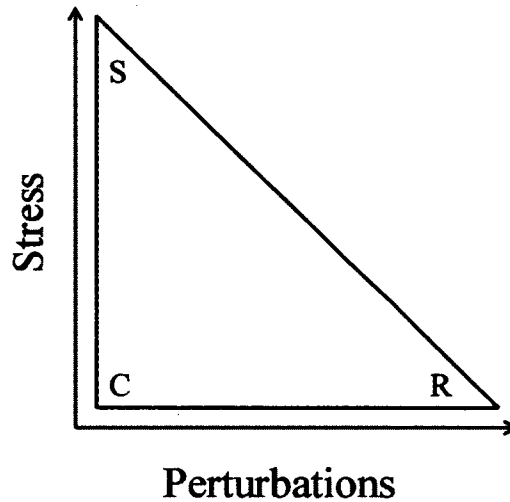


Figure 1. Le triangle C-S-R de Grime représentant les trois stratégies primaires en fonction de deux filtres environnementaux, soit le stress et les perturbations. Les trois stratégies primaires sont les plantes compétitrices (C), les plantes tolérantes au stress (S) et les plantes rudérales (R), c'est-à-dire adaptées aux perturbations.

L'assemblage des communautés par un processus de filtrage environnemental

En combinant la formulation des règles d'assemblage de Diamond (1975) et la mesure de traits fonctionnels, Keddy (1992a) a proposé que les communautés soient issues d'un processus de filtrage environnemental par les traits. Selon cette idée, une espèce est présente ou non dans une communauté dépendamment de ses traits fonctionnels. L'environnement agit comme un filtre et permet la présence d'une espèce seulement si ses traits lui permettent de subsister dans un environnement donné (Figure 2). Par exemple, un milieu fortement stressé en eau permettra la persistance d'espèces qui possèdent des traits fonctionnels qui peuvent tolérer le stress hydrique (*e.g.* Lenz *et al.*, 2006) ou qui maximisent les gains en carbone par quantité d'eau transpirée (*e.g.* Aber & Melillo, 2001). Cette approche permet de formuler des règles d'assemblage quantitatives, ce qui est une avancée majeure vers une écologie prédictive quantitative.

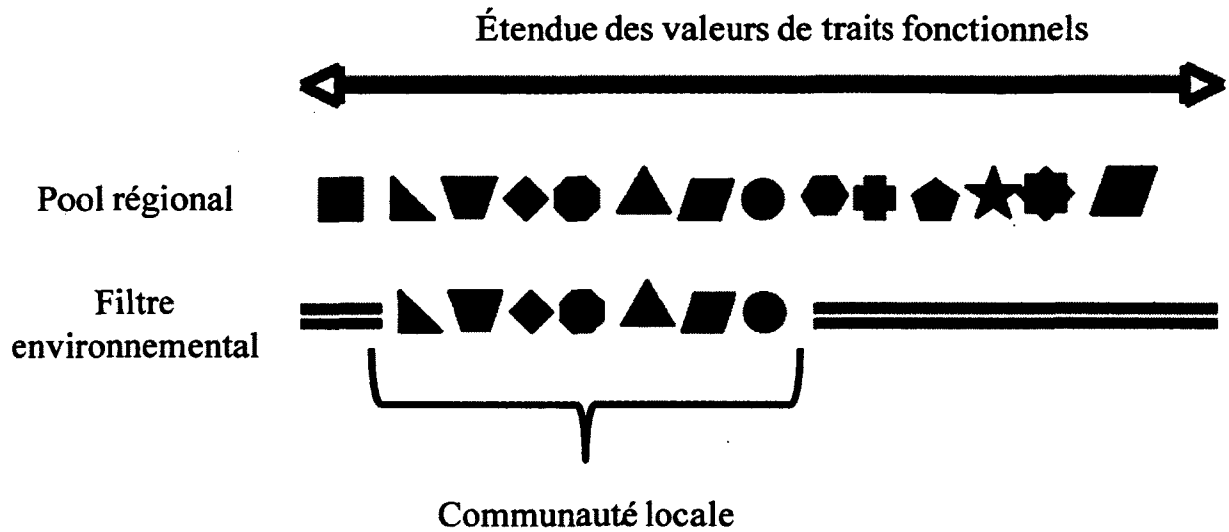


Figure 2. Illustration du processus de filtrage environnemental sur la base des traits fonctionnels. Chaque symbole représente une espèce avec des traits fonctionnels différents de ceux des autres espèces (Tiré de Cornwell & Ackerly, 2009).

La communauté résultant de ce processus de filtrage peut être caractérisée au niveau fonctionnel en calculant les traits agrégés (T_{jk} ; Garnier *et al.*, 2004; Díaz *et al.*, 2007a). Ceux-ci correspondent à la moyenne pondérée des traits de la communauté en fonction de l'abondance relative des espèces :

$$T_{jk} = \sum_{i=1}^S p_{ik} t_{ij} \quad (\text{équation 1})$$

où p_{ik} correspond à l'abondance relative de l'espèce i dans la communauté k , t_{ij} correspond à la valeur du trait fonctionnel j pour l'espèce i et S représente le nombre total d'espèces considérées. Les traits fonctionnels agrégés se basent sur l'hypothèse que les espèces les plus abondantes ont un impact plus important sur les propriétés et le fonctionnement des écosystèmes (Grime, 1998). Les traits agrégés et le filtrage environnemental occupent une place centrale dans le modèle prédictif MaxEnt présenté plus loin.

L'écologie fonctionnelle en milieu aride

Bien qu'il existe des études sur l'écologie fonctionnelle en milieu aride et pâturé (*e.g.* Jauffret & Lavorel, 2003; Navarro *et al.*, 2006; Anderson & Hoffman, 2007), la grande majorité des études de ce type provient des milieux tempérés (*e.g.* Grime, 1974; Garnier *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006; Gaucherand & Lavorel, 2007). Les espèces des milieux arides sont généralement moins représentées dans les bases de traits mondiales telles que TRY (Kattge *et al.*, 2011), GLOPNET (Wright *et al.*, 2004) ou LEDA (Kleyer *et al.*, 2008). Pour ces raisons, il est primordial de documenter l'écologie fonctionnelle des espèces et des communautés des milieux arides. Ceci permettra de confirmer jusqu'à quel point les concepts théoriques de cette discipline sont applicables aux milieux arides et d'extraire les tendances générales de la végétation en réponse à l'aridité et au pâturage (Díaz *et al.*, 2007b). En effet, il est possible que la réponse de la végétation au pâturage diffère entre les milieux arides et les milieux tempérés (Cingolani *et al.*, 2005).

Selon la théorie C-S-R de Grime (1974; 1977; 2001), il ne peut pas exister de stratégie viable pour persister à la fois dans les milieux stressés et perturbés. On peut expliquer ceci par la notion de compromis, implicite au modèle de Grime : une espèce ne peut pas posséder des traits qui lui permettront d'être abondante à la fois dans des milieux stressés et dans des milieux perturbés. Wright *et al.* (2004) ont mis un tel compromis en évidence au niveau des traits foliaires. On retrouve pourtant plusieurs espèces de plantes dans les steppes pâturées de l'Oriental marocain. L'étude du changement de composition fonctionnelle de la végétation en réponse à l'environnement présentée au chapitre 1 a permis d'apporter un nouvel éclairage sur cette problématique.

Prédire le changement des communautés

Le besoin de développer des modèles prédictifs sur le changement de la végétation est primordial en raison du contexte environnemental actuel. Tel que mentionné précédemment,

les changements climatiques ainsi que les perturbations de nature anthropique risquent de menacer le fonctionnement des écosystèmes et les services écosystémiques en découlant (Chapin *et al.*, 2000). Afin de réduire les effets négatifs de tels changements, il est primordial de développer des modèles qui permettront d'anticiper ces changements. Le deuxième chapitre de la thèse s'inscrit dans ce cadre afin de suggérer l'évolution possible des communautés steppiques de l'Oriental marocain dans un contexte d'augmentation de l'aridité prévue pour la période 2080-2099 (IPCC, 2007).

J'ai utilisé le modèle MaxEnt (pour maximisation de l'entropie), récemment développé par Shipley (2009a), afin de prédire l'abondance des communautés végétales. Ce modèle se base sur le principe du filtrage environnemental par les traits (Keddy, 1992a) pour effectuer de telles prédictions. Tel que mentionné précédemment, l'environnement sélectionne certaines espèces en raison de leurs traits fonctionnels, ce qui détermine leur probabilité de passer à travers différents filtres. Ceci se reflète par leur abondance dans la communauté, mais aussi par la structure fonctionnelle de la communauté (*i.e.* les traits agrégés). Le modèle MaxEnt permet de retourner en sens inverse du processus de filtrage, c'est-à-dire qu'en se basant sur les valeurs de traits agrégés le modèle peut calculer les valeurs d'abondances relatives des espèces qui composent les communautés.

Le fonctionnement du modèle MaxEnt

Au niveau mathématique, le modèle MaxEnt se base sur des principes de la mécanique statistique et de la théorie de l'information (Jaynes, 1957a, 1957b) afin d'émettre des prédictions sur la structure des communautés. Il faut spécifier trois composantes afin d'utiliser ce modèle. Tout d'abord, il faut définir un *pool* régional de S espèces à partir duquel le modèle pourra attribuer des abondances relatives et, pour chaque espèce, les valeurs de leurs traits fonctionnels. Les espèces incluses dans le *pool* correspondent généralement à la liste de toutes les espèces échantillonnées dans l'aire d'étude (Shipley, 2009a; Sonnier *et al.*, 2010a). Chaque espèce incluse dans ce *pool* possède une probabilité non nulle d'être prédite dans la communauté. Ensuite, il faut spécifier les valeurs de traits agrégés, observées ou prédites, qui

correspondent aux contraintes d'assemblage de la communauté et qui serviront à définir les probabilités d'abondances relatives des espèces. Finalement, il est nécessaire de spécifier une distribution *a priori*. Cette distribution correspond à la probabilité attendue qu'une espèce se retrouve dans la communauté qui soit la moins informative (*i.e.* la moins biaisée) possible. Ceci permet de calculer l'entropie de Shannon. On utilise généralement une distribution uniforme (chaque espèce *i* possède une probabilité $1/S$) ou une distribution équivalente aux abondances relatives du *pool* régional (Sonnier *et al.*, 2010a).

Le modèle MaxEnt doit tout d'abord calculer tous les vecteurs d'abondances relatives qui s'accordent avec les contraintes (*i.e.* les traits agrégés). Pour obtenir de tels vecteurs, la solution est une distribution exponentielle généralisée qui utilise les multiplicateurs de Lagrange (Shipley, 2009a). Pour effectuer un choix entre les différents vecteurs d'abondances relatives, il faut utiliser l'entropie de Shannon. Ceci mesure la quantité d'information contenue dans une source (Shannon, 1948). Plus l'entropie est élevée, moins la source contient d'information. Dans le cas du modèle MaxEnt, l'entropie sera maximale pour le vecteur le plus similaire à la distribution *a priori*. On considère que c'est le choix le moins biaisé, car c'est le vecteur qui apporte le moins d'information (Jaynes, 1957a, 1957b). Choisir un autre vecteur suggérerait que toutes les informations relatives à la communauté n'auraient pas été incluses avant d'utiliser le modèle MaxEnt. Il est à noter que l'entropie est maximale pour une distribution uniforme.

Les critiques du modèle MaxEnt

Plusieurs auteurs ont critiqué l'utilité et le fondement même du modèle MaxEnt pour prédire la structure des communautés (Marks & Muller-Landau, 2007; Roxburgh & Mokany, 2007; Haegeman & Loreau, 2008, 2009). La critique principale est que le modèle obtient un succès prédictif élevé en raison d'un fonctionnement circulaire, c'est-à-dire que les abondances relatives prédites dépendent des contraintes du modèle plutôt que du lien (*i.e.* le processus de filtrage) entre l'environnement et le modèle (Shipley, 2009a). On utilise des traits agrégés d'une communauté calculés à partir de l'abondance relative et des traits des espèces

échantillonnées sur le terrain pour prédire l'abondance relative des espèces de cette même communauté. Bien qu'à première vue cette critique semble fondée, elle ne résiste pas à l'analyse. Il est possible de mesurer les traits agrégés sans avoir préalablement mesuré les abondances relatives des espèces. Ceci est fait en mesurant les traits fonctionnels sans connaître l'identité taxonomique de l'espèce (Gaucherand & Lavorel, 2007). Il est également possible d'utiliser la validation croisée (Marks & Muller-Landau, 2007) ou un modèle statistique (Shipley *et al.*, 2011) afin d'estimer les relations entre les traits agrégés et l'environnement pour ensuite utiliser les traits agrégés prédits comme contraintes du modèle MaxEnt. La critique est également inappropriée, car le choix d'une distribution des abondances relatives des espèces, en se basant sur le critère de maximisation de l'entropie, est statistiquement indépendant si le nombre de degrés de liberté résiduels est suffisamment élevé. Le nombre de degrés de liberté résiduels du modèle MaxEnt correspond à la différence entre le nombre d'espèces incluses dans le *pool* d'espèces et le nombre de contraintes (*i.e.* les traits agrégés)¹. Si on considère autant d'espèces que de contraintes, le système est surdéterminé et le succès prédictif sera automatiquement de 100 %. Il est donc préférable de maximiser le nombre d'espèces incluses dans le *pool* et de limiter le nombre de traits agrégés pour obtenir des prédictions qui ne soient pas seulement dues à un modèle sur-ajusté (*i.e.* « overfitted »).

Une autre critique concerne l'utilisation du principe de maximisation de l'entropie. En effet, Marks et Muller-Landau (2007) ont suggéré que le critère de maximisation de l'entropie est relativement peu important pour choisir un vecteur d'abondance relative qui s'accorde avec les contraintes du modèle et que la minimisation de l'entropie permet d'obtenir un succès prédictif comparable. Cette critique est facilement réfutable, car elle est en partie due à une incompréhension du principe de maximisation de l'entropie (Haegeman & Loreau, 2008; Shipley, 2009b). Tel qu'expliqué précédemment, maximiser l'entropie correspond au choix le moins biaisé. L'entropie ne repose pas sur des critères écologiques, mais bien sur l'information contenue dans chaque vecteur d'abondances relatives (Jaynes, 1957a, 1957b).

¹ Pour être plus exact, le nombre de degrés de liberté résiduels correspond à $S - T - 1$, où S représente le nombre d'espèces du *pool* et T représente le nombre de contraintes (*i.e.* les traits agrégés) incluses dans le modèle (Shipley, 2009a). Il faut enlever un degré de liberté, car on inclut une contrainte de normalisation qui fait que les vecteurs d'abondances relatives ont une somme de un.

Pour l'instant, le modèle MaxEnt a encore été très peu testé (Shipley *et al.*, 2006; Sonnier *et al.*, 2010a; Laughlin *et al.*, 2011; Merow *et al.*, 2011; Shipley *et al.*, 2011; Shipley *et al.*, 2012; Sonnier *et al.*, 2012). Il est trop tôt pour décider si le modèle MaxEnt est utile pour prédire la structure des communautés. Le modèle n'a pas non plus été testé en milieu aride et fortement pâturé. Pour ces raisons, il est nécessaire d'analyser les différents aspects du modèle MaxEnt pour bien en définir son potentiel ainsi que ses limites d'application.

Étendre l'approche fonctionnelle à d'autres niveaux trophiques

Plusieurs avancées scientifiques majeures en écologie fonctionnelle sont issues de l'étude des communautés végétales (*e.g.* Keddy, 1992a; Reich *et al.*, 1997; Westoby, 1998; Grime, 2001; Cornelissen *et al.*, 2003; Garnier *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2004; Ackerly & Cornwell, 2007; Díaz *et al.*, 2007a; Shipley, 2009a). Aucun autre type de communauté n'a reçu autant d'intérêt, d'un point de vue fonctionnel, de la part des scientifiques. Cela pourrait cependant amener un certain biais dans la perception qu'on se fait d'une communauté, car celle-ci est composée d'une multitude d'organismes autres que les végétaux qui jouent un rôle primordial dans le fonctionnement des écosystèmes. En considérant que la définition de trait fonctionnel proposée par Violle *et al.* (2007) n'est pas limitée au règne végétal, le présent travail doctoral tente d'approfondir les liens entre les traits fonctionnels de plantes, les conditions environnementales et les traits fonctionnels des communautés de fourmis.

Intégrer les traits fonctionnels de deux niveaux trophiques le long de gradients environnementaux constitue une perspective intéressante pour l'écologie des communautés. Des études se sont déjà intéressées aux changements dans la composition fonctionnelle d'insectes (Ribera *et al.*, 2001; Stutzner *et al.*, 2004; Moretti *et al.*, 2010; Wiescher *et al.*, 2012) en fonction de diverses variables environnementales. D'autres études se sont penchées sur l'influence des traits fonctionnels de plantes sur la composition fonctionnelle de communautés d'insectes (Dennis *et al.*, 2004; Peeters *et al.*, 2007). L'étape suivante est donc d'intégrer des communautés situées à plus d'un niveau trophique le long de gradients

environnementaux et ce, en se basant sur les traits fonctionnels de ces différents niveaux trophiques. Les fourmis constituent un bon point de départ pour ce type d'étude : elles constituent un groupe taxonomique abondant, facilement identifiable et jouent un rôle important dans les milieux arides (Hölldobler & Wilson, 1990). De plus, les fourmis sont souvent utilisées comme indicateurs, car elles répondent aux changements environnementaux (Agosti *et al.*, 2000) et sont influencées par la structure de la végétation (Siemann, 1998). Par exemple, la complexité de l'habitat (*e.g.* humidité du sol, débris au sol et couvert végétal) peut influencer la richesse spécifique des communautés de fourmis (Lachau & Hochuli, 2004). Ceci pourrait être utile pour accroître la compréhension des mécanismes d'assemblage des communautés et pour appuyer les programmes de suivi et de gestion de la biodiversité et des services écosystémiques (Vandewalle *et al.*, 2010; Luck *et al.*, in press). De plus, le modèle MaxEnt (Shipley, 2009a), utilisé jusqu'à maintenant sur des communautés de plantes, pourrait servir à prédire simultanément les abondances de plantes et d'insectes. Cette démarche s'inscrit dans un désir de développer l'écologie en tant que science intégrative et prédictive à plus d'un niveau trophique.

Il est à noter que le choix d'inclure les communautés de fourmis dans mon projet de doctorat n'a pas été aléatoire, mais découle plutôt d'un contexte plus vaste d'écologie appliquée. L'Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP), basé en plein cœur du Maroc Oriental, est un organisme de recherche impliqué dans la conservation de l'Outarde houbara (*Chlamydotis undulata undulata*), un oiseau omnivore au statut précaire des steppes arides du Nord de l'Afrique (IUCN, 2008). La chasse abusive (Combreau *et al.*, 2001) et la dégradation de l'habitat (Lavee, 1988) sont généralement considérées comme les causes les plus probables du déclin des populations d'Outarde houbara. L'ECWP mène des recherches notamment sur la reproduction, la sélection sexuelle (Chargé, 2009), le comportement en nature (Hingrat *et al.*, 2007a) et l'alimentation (Bourass *et al.*, 2012) de cette espèce. La création de zones protégées ainsi qu'un important programme de réintroduction en milieu naturel ont permis à l'ECWP d'augmenter les densités des populations d'Outarde houbara dans les steppes du Maroc Oriental. Des études ont également montré l'influence de la structure de la végétation sur l'utilisation de l'habitat (Hingrat *et al.*, 2007a) et sur la disponibilité en ressources alimentaires

(Hingrat *et al.*, 2007b) pour cette espèce. Cependant, les activités pastorales, qui sont d'une grande importance socioéconomique dans cette région, modifient la structure de la végétation et nuisent à la reproduction de cette espèce (Lavee, 1988). Afin de mieux comprendre comment le changement de la structure de la végétation influence les populations d'Outarde houbara et la distribution des ressources alimentaires, il est nécessaire, dans un premier temps, de s'interroger sur les causes principales pouvant modifier cette structure, soient l'aridité et la pression pastorale. La thèse, même si elle se voulait plutôt fondamentale par l'étude de l'écologie fonctionnelle des milieux steppiques, pourrait éventuellement intégrer les projets de conservation de l'ECWP et leur donner une orientation plus prédictive. Une approche fonctionnelle reliant les changements de la végétation à ceux des communautés de fourmis pourrait permettre de prédire l'utilisation de l'habitat et les ressources alimentaires disponibles pour l'Outarde houbara. Dans ce contexte, il est à noter que j'ai utilisé les fourmis comme indicateur de ressource alimentaire. Les fourmis peuvent représenter une proportion importante de la diète de l'Outarde houbara (Bourass *et al.*, 2012). Afin d'atteindre les objectifs de la thèse dans un délai raisonnable, j'ai décidé de me concentrer sur ce groupe taxonomique, bien que les fourmis ne soient pas la seule ressource alimentaire consommée par l'Outarde houbara. Idéalement, une étude portant sur les relations entre les communautés végétales et animales devraient inclure un maximum de taxons ayant une importance significative pour cet oiseau (*e.g.* les carabiques). L'étape suivante sera d'utiliser les prédictions sur les changements de la structure de la végétation et des ressources alimentaires et de les relier à la distribution des populations d'Outarde houbara. En combinant les études existantes sur l'Outarde houbara avec mon projet de thèse, l'ECWP est en train de développer une approche intégrative et multi-facette de la biologie de la conservation.

Objectifs de la thèse

Si on résume ce qui a été mentionné dans l'introduction, on peut définir la thèse en fonction d'un objectif général et de trois objectifs spécifiques. La méthodologie utilisée pour répondre à ces objectifs est présentée dans les trois chapitres suivants.

Objectif général

Étudier les relations fonctionnelles entre l'environnement et les communautés écologiques de l'Oriental marocain.

Objectifs spécifiques

L'objectif général d'étudier les relations fonctionnelles a été scindé en trois objectifs spécifiques afin d'explorer différentes facettes de l'écologie fonctionnelle. Chaque objectif spécifique correspond à un chapitre de la thèse. Tout d'abord, le premier chapitre présente une approche descriptive de l'écologie fonctionnelle en reliant les traits fonctionnels agrégés des communautés de plantes et les conditions environnementales. Le deuxième chapitre étudie ces mêmes communautés, mais aborde le sujet par une approche prédictive et ce, dans un contexte de changements climatiques. Le troisième chapitre étend le concept de trait fonctionnel aux communautés de fourmis et propose une approche multitrophique de l'assemblage des communautés. Plus spécifiquement, les objectifs spécifiques sont définis de la façon suivante :

Décrire le changement des communautés de plantes en fonction de l'aridité et du pâturage sur la base des traits fonctionnels des plantes et comparer ce changement avec la théorie C-S-R (chapitre 1).

Prédire la structure des communautés de plantes à l'aide du modèle MaxEnt pour les communautés actuelles et dans un contexte d'augmentation de l'aridité pour la période 2080-2099 (chapitre 2).

Déterminer les liens entre l'environnement, la végétation et les communautés de fourmis sur la base de leurs traits fonctionnels (chapitre 3).

CHAPITRE 1

UNE DESCRIPTION FONCTIONNELLE DES STEPPES ARIDES BASÉE SUR LA THÉORIE C-S-R

Avant-propos

L'objectif principal de ce premier chapitre de thèse a été de décrire la réponse fonctionnelle des communautés de plantes de l'Oriental marocain à l'aridité et au pâturage. Ce sont deux variables ayant un impact très important sur la structure de la végétation des steppes arides. Ce travail a également permis de voir si les patrons de covariation des traits au niveau de la communauté sont comparables à ceux des milieux tempérés. En effet, l'écologie fonctionnelle a principalement été développée en milieu tempéré, notamment par la théorie C-S-R de Grime (2001), mais a été très peu appliquée en milieu aride jusqu'à présent (Jauffret & Lavorel, 2003; Díaz *et al.*, 2007b). L'intérêt d'utiliser l'approche fonctionnelle réside dans le fait qu'il est possible de comparer la structure des communautés entre des milieux très différents en termes de composition spécifique et de fournir une explication sur les mécanismes d'assemblage des communautés (Keddy, 1992a; 1992b).

Plus spécifiquement, j'ai travaillé sur les milieux steppiques de l'Oriental marocain. J'ai récolté des mesures d'abondance et de traits fonctionnels d'espèces végétales dans 50 parcelles le long d'un gradient d'aridité et dans des conditions pâturées et non pâturées. Les identifications ont été validées par une botaniste spécialiste de la végétation de l'Oriental marocain (F. Ould Ezza). J'ai récolté ces données durant deux saisons, soit au printemps 2009 et au printemps 2010 avec l'aide de techniciens de terrain. Les données sont présentées en annexe. Les analyses statistiques ont porté sur la réponse des traits agrégés (*i.e.* au niveau de la communauté; Garnier *et al.*, 2004) à l'aridité et au pâturage. Le résultat de ce travail est présenté dans le manuscrit « *Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory* » (Frenette-Dussault *et al.*, 2012). Ce manuscrit, dont je suis premier auteur, a été accepté pour publication dans la revue *Journal of Vegetation Science* en septembre 2011 et a été publié dans le numéro d'avril 2012 (volume 23, pages 208-222). J'ai effectué toutes les analyses statistiques et j'ai rédigé l'ensemble du manuscrit. Tous les co-auteurs ont joué un rôle important lors de la planification de l'échantillonnage et lors de l'élaboration du plan de rédaction. Ils m'ont également soutenu par leurs conseils éclairés lors

des analyses et de la discussion et ont apporté des commentaires pertinents afin d'améliorer autant la forme que le contenu du manuscrit.

Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory

Cédric FRENETTE DUSSAULT^{1*}, Bill SHIPLEY¹, Jean-François LÉGER², Driss MEZIANE³ & Yves HINGRAT⁴

¹Département de biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada J1K 2R1.

²Emirates Center for Wildlife Propagation, Province de Boulemane, P.O. Box 47, 33250 Missour, Morocco

³Faculté des sciences Dhar El Mahraz-Fès, Université Sidi Mohammed Ben Abdallah, P.O. Box 1796, 30003 Fes, Morocco

⁴RENECO Wildlife Consultants LLC, P.O. Box 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates

*Correspondence author. E-mail: cedric.frenette.dussault@usherbrooke.ca

Keywords: community-weighted mean; grazing; water stress; trait correlations; Eastern Morocco; fourth-corner analysis; precipitation fluctuation

Abbreviations: LA, leaf area; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; carbon:nitrogen ratio, C:N; $\delta^{13}\text{C}$, ^{13}C isotopic content; $\delta^{15}\text{N}$, ^{15}N isotopic content; H_{\max} , plant maximum height; A_{\max} , carbon assimilation; CWM, community-weighted mean; PCA, principal components analysis; RDA, redundancy analysis

Reference: Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Léger, J.F., Meziane, D. & Hingrat, Y. (2012). Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science* 23: 208-222.

Résumé

Questions : (1) Comment est-ce que les traits fonctionnels agrégés (CWM) de 23 traits fonctionnels, mesurés sur 34 espèces végétales, varient en fonction d'un gradient d'aridité en conditions pâturées et non pâturées dans les steppes du Maroc Oriental? (2) Comment est-ce que cette variation fonctionnelle des traits agrégés diffère de celle des prairies tempérées?

Localisation : Maroc Oriental.

Méthodes : Nous avons mesuré l'abondance relative et les traits fonctionnels d'espèces végétales dominantes le long d'un court gradient d'aridité à cinq sites fortement pâturés et à l'intérieur d'exclos au cours de deux années consécutives. Nous avons analysé la relation entre l'aridité, le pâturage et les traits fonctionnels agrégés à l'aide de méthodes d'ordination et la méthode du quatrième coin.

Résultats : Les ordinations non contraintes et contraintes ont identifié trois groupes de traits fonctionnels en réponse à l'aridité et au pâturage. Ces résultats étaient similaires pour les deux années d'échantillonnage. La méthode du quatrième coin a identifié des corrélations significatives, mais faibles, entre les traits et l'environnement. Le pâturage a favorisé les espèces annuelles de petite taille, avec un taux de croissance, une valeur de SLA et une valeur pastorale élevés et une masse de graine faible. L'aridité a favorisé les espèces possédant des feuilles succulentes, un taux élevé de $\delta^{13}\text{C}$ foliaire, des épines, une valeur de LDMC faible et une petite taille bien que l'importance relative des précipitations ait changé entre les deux années d'échantillonnage.

Conclusions : Bien que nos sites soient différents des prairies tempérées, ceux-ci ont montré des patrons de corrélation de traits similaires au spectre économique mondial des feuilles. Ces corrélations ont représenté les trois stratégies primaires du modèle C-S-R de Grime. Les ordinations contraintes ont corroboré cette interprétation. La variation temporelle a été causée

en partie par la fluctuation des précipitations entre les deux années d'échantillonnage. Nos résultats ont aussi indiqué que la végétation adoptait une réponse d'évitement du broutage en conditions fortement pâturées. L'utilisation des traits fonctionnels de plantes aux projets de conservation et de gestion des écosystèmes arides représente une approche novatrice et stimulante pour s'assurer d'une utilisation plus durable de ces territoires.

Abstract

Questions: (1) How do community-weighted mean (CWM) trait values of 23 functional traits measured on 34 plant species vary along a gradient of aridity under grazed and ungrazed conditions in an arid steppe? (2) How does variation in our CWM trait values differ from those of more mesic grasslands?

Location: Eastern Morocco.

Methods: We measured relative abundance and functional traits along a short aridity gradient over two consecutive years at five heavily grazed sites, each with an enclosure preventing grazing. We analysed the relationship between aridity, grazing, and the expression of CWM trait values using ordination methods and a fourth-corner analysis.

Results: Unconstrained and constrained ordinations identified three distinct suites of temporally consistent functional traits that covaried with aridity and grazing and the fourth-corner analysis identified a number of significant but weak trait – environment associations. Grazing selected for short, fast-growing annual species with high SLA, high pastoral value, and low seed mass, while aridity selected for species possessing succulent leaves with high $\delta^{13}\text{C}$ leaf content, spines, low LDMC, and short stature, although the relative importance of precipitation and grazing changed between years.

Conclusions: Although distinct from more mesic grasslands, our study sites exhibited patterns of trait correlations that were similar to the worldwide leaf economics spectrum. These correlation patterns represented three groups that were reminiscent of Grime's C-S-R model. Direct ordinations supported this interpretation. Temporal variation in our results was due in part to precipitation fluctuations. Our results also indicated the selection for a grazing avoidance strategy under heavy grazing. Integrating plant functional traits in conservation and

management of arid ecosystems represents a novel and challenging task to ensure more sustainable use of these lands.

Introduction

Arid rangelands, which cover approximately 25% of the world's land area, support nearly 20 million households (Blench, 2001), and are of vital economic importance for nomadic and sedentary pastoralists in developing countries (Narjisse, 2000; Hatfield & Davies, 2006; Lund, 2007). However, these ecosystems are at risk of irremediable degradation and desertification because of erratic and low precipitation regimes, soil erosion, and increasing grazing pressures (Sombroek & Sene, 1993). These ecosystems are rarely privately owned and, thus, subject to the "Tragedy of the Commons" (Hardin, 1968). Therefore, there is a serious need to maintain their ecological integrity.

To preserve and manage arid rangelands, we must understand how their plant communities are influenced by the two major environmental gradients structuring these ecosystems, namely water availability and grazing intensity, and how such communities might differ from those of better-known mesic grasslands. It is becoming clear that major ecosystem properties are determined more by functional than by taxonomic properties of vegetation (Díaz & Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2007a). Plant functional traits have proven useful in understanding the impacts of grazing and aridity on plant community structure (Jauffret & Lavorel, 2003; de Bello *et al.*, 2006; Zheng *et al.*, 2009). Changes in plant community functional structure translate into modification of ecosystem functioning and services in grasslands (Díaz & Cabido, 2001 and references therein). An important impact of grazing on ecosystem functioning in grasslands is the change in plant functional groups leading to a reduction of aboveground net primary production (Rusch & Oesterheld, 1997). Also, altering the plant community structure can lead to a change in drought resistance (Symstad & Tilman, 2001). Assessing the significance of grazing in arid grasslands is thus of primary importance for the understanding of plant community assembly and its effect on ecosystem functioning. In this

paper, we describe how a suite of 23 functional plant traits varies along these two key environmental gradients in the eastern Moroccan steppes.

In contrast to more mesic rangelands, little research has been conducted on the functional traits that are most important in arid rangelands and how average values of such traits change along environmental gradients. In fact, these ecosystems are among the most under-represented ones in global trait databases such as TRY (Kattge *et al.*, 2011). The most exhaustive work on functional variation in rangelands is a meta-analysis by Díaz *et al.* (2007b), who compiled data from 197 studies of plant trait responses to grazing from across the globe. Although these authors identified some tendencies of plant traits in response to grazing (*i.e.* short, annual species with a prostrate habit), these trends were usually less clear in arid ecosystems with a long history of grazing. A clear result, however, was that palatability tended to decrease in arid systems with a long history of grazing (Díaz *et al.*, 2007b).

Several plant community studies in arid rangelands have reported changes in plant functional types with grazing pressure (Jauffret & Lavorel, 2003; Adler *et al.*, 2004; Navarro *et al.*, 2006; Anderson & Hoffman, 2007; Angassa & Oba, 2010), but no common tendencies could be extracted from these studies, except that grazing value (*i.e.* based on preference of livestock for different plant species) decreased with increased grazing pressure (Jauffret & Lavorel, 2003). Furthermore, these studies usually did not include quantitative functional traits such as specific leaf area, plant height and seed mass, which would facilitate comparisons between studies, and that are thought to express fundamental trade-offs controlling plant strategies (Westoby, 1998). Responses of these traits to grazing pressure have been documented mostly for temperate and semi-arid ecosystems (*e.g.* Díaz *et al.*, 2001; Peco *et al.*, 2003; de Bello *et al.*, 2006; Garnier *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2009; Zheng *et al.*, 2009; Niu *et al.*, 2010).

In a multi-site analysis that did not include arid sites, Garnier *et al.* (2007) showed that grazing affects community-weighted mean (CWM) values of whole-plant and leaf traits (plant height, specific leaf area, leaf dry matter content, and leaf nitrogen, carbon and phosphorus

content). A focus on arid rangelands is important because the ecological strategies employed by plants to deal with grazing might be different from those used in more mesic rangelands (Cingolani *et al.*, 2005). Grime's (1974; 1977; 2001) C-S-R model is perhaps the most empirically rich treatment of plant ecological strategies that are based on functional traits related to stress and disturbance, but it has been based primarily on the English flora for which the levels of "stress" associated with aridity are clearly not comparable. Grime's C-S-R model is based on two fundamental selective forces (stress and disturbance) that give rise to three primary strategic extremes: competitor species, stress-tolerant species and ruderal species. Competitor species (C-strategists) are encountered in low stress and low disturbance areas. They have a high growth rate, produce a lot of biomass that is rapidly replaced, are tall, and can outcompete other species because they exploit resources efficiently. Stress-tolerant species (S-strategists) are encountered in high stress and low disturbance areas. They have a slow growth rate, a long leaf lifespan, and high rates of nutrient retention. Ruderal species (R-strategists) thrive in low stress and high disturbance areas. They have a high growth rate, complete their lifecycle in a short period, can produce large quantities of small seeds, and are usually annuals. Grime's C-S-R model has primarily been applied to herbaceous vegetation in the more mesic and productive areas of the United Kingdom and northern Europe (*e.g.* Hodgson *et al.*, 1999; Grime, 2001). It has also been applied with success to vegetation undergoing primary succession following glacier melting in the Italian Alps (Caccianiga *et al.*, 2006) and by Cerabolini *et al.* (2010) to alpine and southern European vegetation. The subsequent identification of a fundamental, and very general, trade-off in leaves between resource acquisition and retention (Wright *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006) has largely contrasted S-strategists (resource retention) with both R- and C-strategists (resource acquisition).

Our primary objective was to describe how 23 CWM functional traits (Table 1) vary as a function of aridity and as a function of grazing in the arid steppes of eastern Morocco. More specifically, we asked two questions: (1) How do community-weighted mean (CWM) trait values of 23 functional traits measured on 34 plant species vary along a gradient of aridity under grazed and ungrazed conditions in an arid steppe? (2) How does variation in our CWM

trait values differ from those of more mesic grasslands? We expected that plant communities would respond to water stress by adopting traits that minimise water losses (*e.g.* succulent leaves, low osmotic potential, C₄ metabolism, small leaf area) and would respond to grazing by adopting grazing resistance traits (*e.g.* spines, lower palatability, tougher leaves, investment in woody structures).

Materials and methods

Study sites

We conducted this study in the arid steppes of the provinces of Boulemane and Figuig, eastern Morocco (Figure 1). The land, which is collectively owned, has been degraded due to excessive grazing pressure by sheep and goats, by the absence of fallow periods, and by the harvest of woody species (Ait, 1996; Msika *et al.*, 1997). For the purpose of this study, we selected five sites (Table 2) along a short precipitation gradient, each having both grazed and ungrazed (slightly grazed in the case of the Lamjalil site) areas. The ungrazed sites were permanent exclosures maintained by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) (Missour, Maatarka, Enjil and Lamjalil sites) and the Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification (Eaux et Forêts) (Tirnest site).

Table 1. List of functional traits used to describe the functional structure of vegetation along an arid and ungrazed conditions. The different traits were chosen to reflect a wide variety of ecologi

Functional Traits (Abbrev., units)	Variable type	<i>N</i>	Ecological Rel
Leaf area* (LA, mm ²)	Continuous	25	Stress avoidance
Specific leaf area* (SLA, mm ² /mg)	Continuous	25	Resource acquis
Leaf dry matter content* (LDMC, mg/g)	Continuous	25	Resource acquis
Leaf nitrogen content* (LNC, mg/g)	Continuous	5 pooled samples of 5 individuals each	Resource acquis
Carbon : nitrogen ratio* (C:N)	Continuous	5 pooled samples of 5 individuals each	Resource acquis
¹³ C isotopic content* (δ ¹³ C, ‰)	Continuous	5 pooled samples of 5 individuals each	Stress resistance
¹⁵ N isotopic content* (δ ¹⁵ N, ‰)	Continuous	5 pooled samples of 5 individuals each	Potential to fix n
Maximum plant height (H _{max} , cm)	Continuous	50	Competitive abil
Seed mass (g)	Continuous	5 samples of 20-100 seeds	Dispersal strateg
Carbon assimilation (A _{max} , μmol g ⁻¹ s ⁻¹)	Continuous	6	Resource acquis
Leaf osmotic potential (MPa)	Continuous	3	Stress resistance
Annual lifecycle	Binary	-	Stress and distur
Woody stem	Binary	-	Stress and distur
Clonality	Binary	-	Competitive abil
Succulence of leaves or stems	Binary	-	Stress resistance
Presence of spines	Binary	-	Grazing resistan
Onset of flowering (month)	Ordinal	-	Stress and distur
Pastoral Value (on a 1-10 scale)	Ordinal	-	Palatability, proc
Five seed survival adaptations (Table 4)	Categorical	-	Dispersal strateg

* Traits measured on the same individuals.

† Based on Grime (2001) and Cornelissen *et al.* (2003) and references therein.

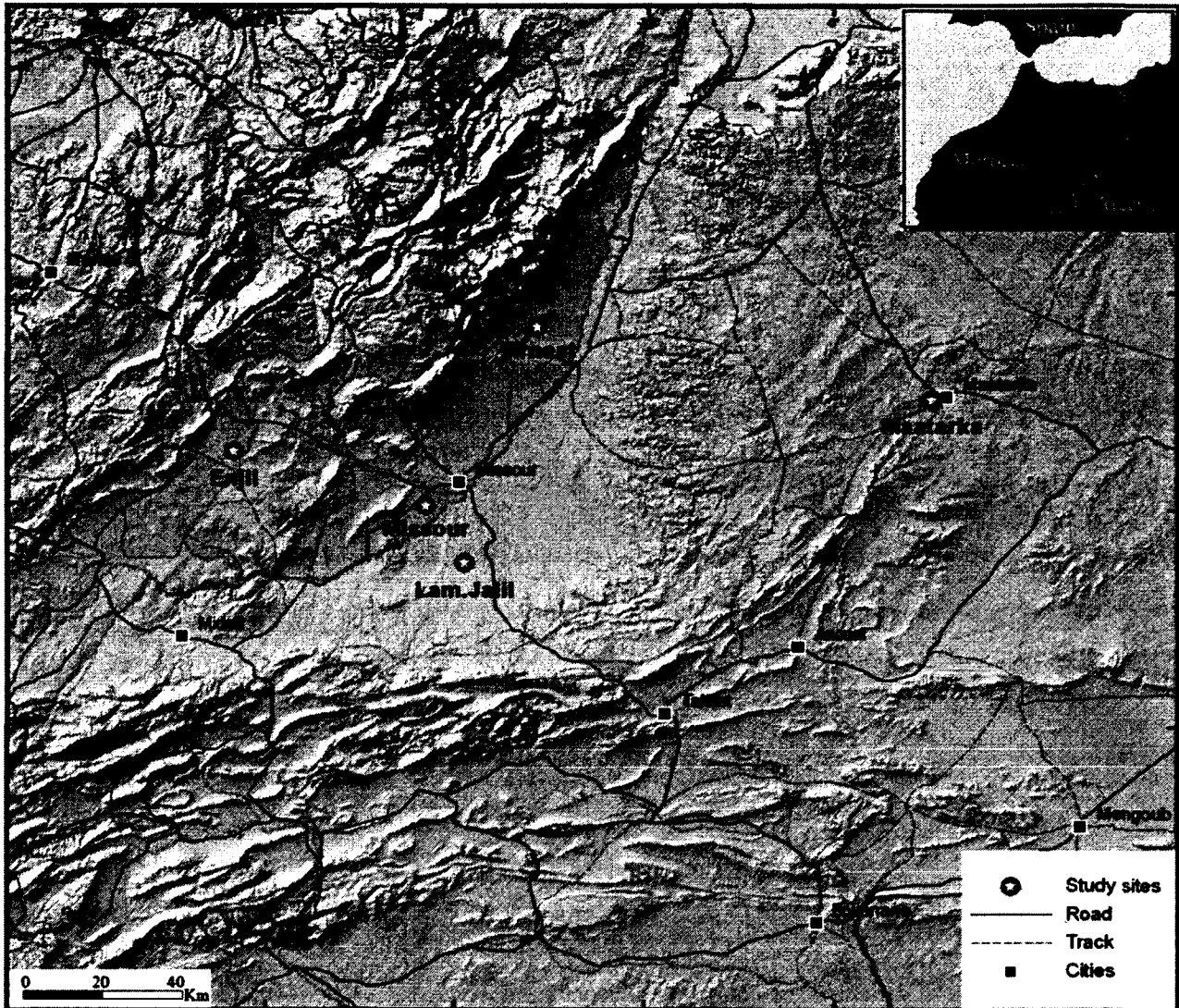


Figure 1. Locations of the five study sites in eastern Morocco where plant communities were assessed and functional traits measured inside and outside exclosures.

Table 2. Environmental variables used to characterise aridity and grazing pressure in the five study sites of eastern Morocco. Precipitation and temperature data for the Missouri, Maatarka, and Enjil sites were obtained from local meteorological stations, while those for the Tirnest and Lamjalil sites were estimated by regression equations (see text for further details).

Environmental variables	Sites				
	<i>Missour</i>	<i>Lamjalil</i>	<i>Tirnest</i>	<i>Maatarka</i>	<i>Enjil</i>
	33.006 N 4.102 W	32.894 N 3.957 W	33.414 N 3.788 W	33.257 N 2.724 W	33.160 N 4.586 W
Annual precipitations (P) (mm)	164	164	190	183	264
Potential Evapotranspiration (PET) ⁺ (mm)	1546.4	1546.0	1512.6	1492.9	1406.4
Altitude (m)	960	1000	980	1300	1600
Mean maximum annual temperature (°C)	24.1	23.1	24.4	22.6	20.1
Mean minimal annual temperature (°C)	10.7	9.7	11.2	9.3	6.6
Peak of standing biomass	April	April	April	April/May	May
Fenced since	1996	Not fenced [°]	1998	2008	2004
Aridity index (PET/P)	9.410	9.432	7.976	8.151	5.331

⁺ PET is computed with data from the Climate Information Tool (CIT) and adjusted with meteorological data coming from ECWP weather stations (<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/gis/index3.stm>).

[°] The Lamjalil site was not fenced at the time of sampling but see text for further details concerning its grazing history.

The aridity gradient

The climate in this area has been described as Mediterranean arid with cold winters and hot dry summers (Le Houérou, 1995). Drought occurs from June to September. Rainfall episodes are mostly concentrated from March to May but a non-negligible proportion is also received in September and October after the summer droughts. Rainfall can be very variable from one year to the next (Le Houérou, 1995).

To better illustrate the fact that our study system was different from the types of grazed grasslands that have been more extensively studied, we have summarised different locations from western Europe and North Africa, and their respective aridity indices (potential evapotranspiration to rainfall ratio) in Table 3. A higher index indicated a more arid site. Thus, our sites were almost 8 to 12 times as arid as those in Sheffield and almost 4 to 6 times as arid as those in Montpellier for Enjil (the least arid of our study sites) and Missouri (the most arid of our study sites), respectively.

Meteorological stations that are maintained by the ECWP allowed us to quantify monthly precipitation and mean temperatures for the Missouri, Maatarka and Enjil sites. Meteorological data were not available in close proximity to the other sites and so we proceeded as follows. First, we regressed mean values of annual precipitation, monthly minimum and maximum temperatures, and monthly relative humidity that were recorded at the ECWP meteorological stations against values provided by the Climate Information Tool (CIT) on the Food and Agriculture Organisation website (<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/gis/index3.stm>) to determine the accuracy of CIT values in our region. Given monthly values of precipitation, temperature, relative humidity, and wind speed, CIT computes monthly and annual evapotranspiration, based on the equations in Allen *et al.* (1998). This produced strong correlations between ECWP meteorological data and CIT for annual precipitations ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.78$, $p = 0.005$), monthly minimum temperature ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.98$, $p < 0.001$), monthly maximum temperature ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.96$, $p < 0.001$) and monthly relative humidity ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.75$, $p < 0.001$). Second, we regressed the evapotranspiration values estimated by CIT after

imputing the meteorological data from the ECWP against CIT-generated evapotranspiration values when only geographic coordinates and elevation were specified. Again, the correlation was strong ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.93$, $p < 0.001$). This allowed us to compute valid aridity indices (evapotranspiration:rainfall ratios) for all sites.

Table 3. Aridity indices for various locations in western Europe and North Africa compared with two of our study sites (Enjil and Missouri).

Location	Aridity index*
Sheffield, England	0.706
Amsterdam, Netherlands	0.756
Edinburgh, Scotland	0.818
Paris, France	1.133
Montpellier, France	1.416
Córdoba, Spain	2.490
Madrid, Spain	2.758
Enjil, Morocco†	5.331
Missour, Morocco†	9.410
Bouarfa, Morocco [∞]	14.651

* The aridity index is computed with data from the Climate Information Tool (CIT): (<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/gis/index3.stm>).

† Indices for these sites were adjusted with meteorological data coming from ECWP weather stations.

[∞] Bouarfa is a city located relatively close to the Sahara Desert.

Water availability was superior in 2009 with higher than normal precipitations prior to the growing season during fall of 2008 (410 mm in September and October 2008), while conditions were more similar in 2010 to long-term average values (81 mm in September and October 2009) (Figure 2), albeit slightly more humid.

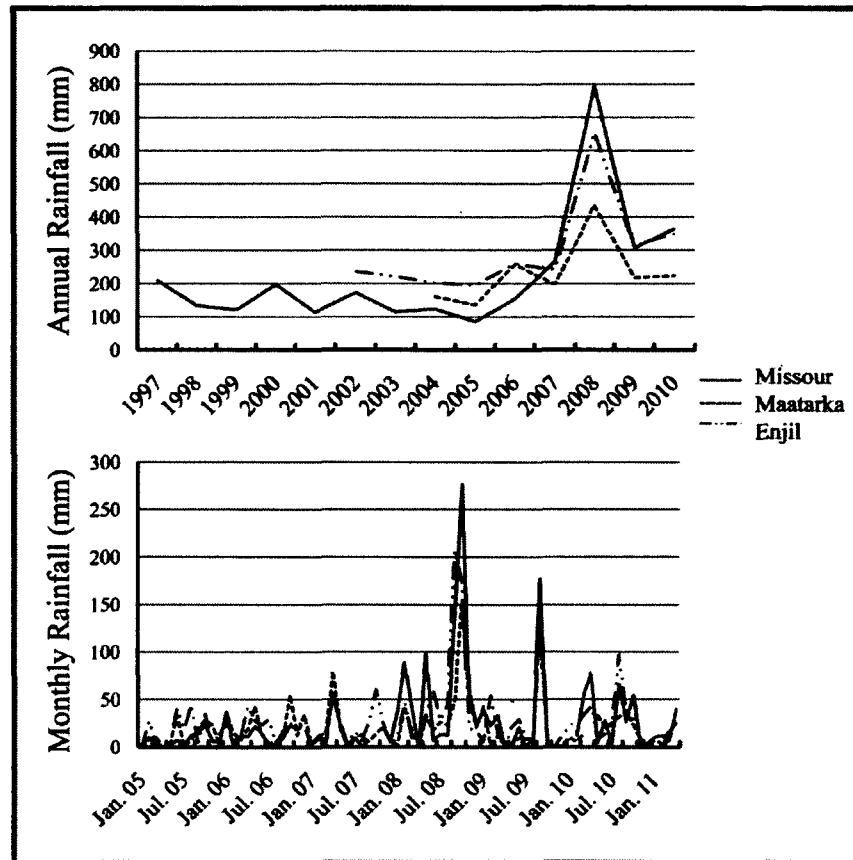


Figure 2. Annual and monthly rainfall (in mm) for the Missouri, Maatarka and Enjil sites. Data were recorded by meteorological stations maintained by the Emirates Center for Wildlife Propagation. The peak in 2008 is due to unusually high levels of precipitations in September and October of the same year.

Grazing exclosures

The intensity of grazing by sheep and goats in our study sites was divided into two classes: intense grazing wherever grazing was permitted or its absence wherever grazing was prevented. Land use for grazing is year-round and average stocking rates are estimated to be around 1.6 animal unit ha⁻¹ year⁻¹ (Laouina *et al.*, 2001). Steppes can provide as much as 75% of herd fodder requirements during wet years but this amount can drop to 30% during dry

years (Lazarev, 2008). Each site was fenced at a different time, thus creating a temporal gradient of vegetation response after grazing was prevented (Table 2). For the Missouri, Maatarka and Enjil sites, no grazing was allowed after a fence was constructed. The Tirnest site had a 244 ha enclosure for about 30 gazelles from 1998 to 2003 and was kept ungrazed afterwards (Eaux et Forêts, pers. comm.). The Lamjalil site possibly had a grazing history that was different from the others. It had been fenced at the end of the 1950s and was used for agronomic and pastoralist experiments by the Institut National de la Recherche Agronomique (INRA, France) with densities of about one sheep per hectare (Direction Provinciale de l'Agriculture, pers. comm.). After 2004, the fence was removed and the site remained loosely protected by two guards to limit grazing pressure, although it is likely that moderate grazing still occurred. Another fence was put up by the ECWP during summer of 2010.

Determination of community structure

For each of the five sites, we randomly located ten plots within steppe vegetation to measure species abundance and functional traits while avoiding heterogeneous areas like wadis, drainage lines, and flooding surfaces (*sensu* Le Cuziat, 2005). We sampled five plots in grazed conditions and five plots in ungrazed conditions (*i.e.* within enclosures). The plots were separated by at least 800 m in grazed conditions and 500 m in ungrazed conditions to avoid pseudoreplication (Hurlbert, 1984).

We assessed species abundance based on plant cover within each of the 50 plots using the point-intercept method (Daget & Poissonnet, 1971) in 2009 and 2010. The same plots were sampled in both years. We preferred a transect-based method rather than a quadrat-based method to estimate plant cover because most grazed sites had very low and sparse vegetation cover and would have required an intensive sampling effort when using quadrats. The point-intercept method based on plant cover yields essentially the same results for CWM trait values (Lavorel *et al.*, 2008) or species abundances for annual grasses and perennial forbs (Chiarucci *et al.*, 1999) as when biomass is used. Briefly, we recorded species presence along 20 m-long transects by lowering a thin dowel every 10 cm. We noted every individual in contact with the

dowel and multiple contacts were possible for an individual at each point. A minimum of three parallel transects, which were separated by 6 m, were established within each plot. If a minimum of 100 intercepts with vegetation was not attained, extra transects were sampled until that number was reached to get an appropriate estimate of community structure (Daget & Poissonnet, 1971). We calculated species relative abundance by dividing the number of contacts for each species by the total number of contacts in each plot. Species that accounted for 85% of total community abundance were selected for trait measurements because this value constitutes a reasonable compromise between accuracy and sampling effort (Pakeman & Quested, 2007). The inclusion of rare species rarely influences general tendencies in CWM trait values (Garnier *et al.*, 2004). This is based on the assumption that ecosystem properties are primarily influenced by dominant species in plant communities (Grime, 1998).

Trait selection and measurements

Based on literature searches, we selected 23 functional traits targeted for their potential to respond to aridity and grazing gradients (Table 1). The various seed survival adaptations that we considered, together with a brief description, have been listed in Table 4.

Leaves that were used for leaf area (LA), specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC) measurements were sampled and treated following Garnier *et al.* (2001b). The leaf samples were directly placed in vials filled with deionised water at the moment of harvest, transported in a cooler back to the laboratory as soon as possible, and stored for about 18h at 4°C. Leaf saturated mass was weighted to the nearest 0.1 mg and leaf area (mm²) was obtained with ImageJ software (version 1.41, NIH, USA). Leaves were then oven-dried at 60°C for 72h. To minimise measurement errors, leaf masses and areas were measured by the same individual. Dried leaves were further processed for leaf nitrogen content (LNC), carbon:nitrogen ratio (C:N), ¹³C isotopic content ($\delta^{13}\text{C}$) and ¹⁵N isotopic content ($\delta^{15}\text{N}$). LNC and C:N were measured using an elemental analyser (ANCA-GSL, SerCon, Cheshire, UK). Isotope values for ¹³C and ¹⁵N were determined by continuous flow isotope ratio mass spectrometry at the Stable Isotope Facility of the University of California-Davis.

Table 4. Brief description of seed survival adaptations to environmental conditions.

Seed survival adaptation	Description*
Bradyspory	Dispersal of diaspores from the mother plant is delayed and spread over significant periods of time.
Hygrochasy	Opening of the dispersal unit (or organ of the mother plant enclosing the dispersal units) as a function of moisture (<i>i.e.</i> opening when wet).
Myxospermy	An anchorage mechanism, where mucilage is produced upon being moistened.
Synaptospermy	Two or more seeds (or one-seeded fruits) are joined together to form a compound diaspore.
Trypanocarpy	The form and/or appendages of the diaspore favour burial in the soil at the point of initial contact (<i>e.g.</i> by drilling or wedging into cracks).

* Based on Gutterman (1993).

Plant reproductive height (H_{\max}) and seed mass were measured following Cornelissen *et al.* (2003). Seed dry mass was obtained by weighing five groups of dried seeds (up to 100 seeds for very small seeds) each originating from 10 individuals. Before drying and weighing, seed viability was visually assessed and seeds showing signs of parasitism were removed. We used seed mass data provided by the Kew Royal Botanic Gardens (<http://data.kew.org/sid/>) for *Noaea mucronata* (Forssk., Asch. & Schweinf), *Stipagrostis ciliata* (Desf., De Winter), *Koelpinia linearis* (Pallas) and *Filago pyramidata* (L.) because insufficient quantities of their seeds were harvested in the field. Mass-based carbon assimilation (A_{\max}) ($\mu\text{mol mg}^{-1} \text{s}^{-1}$) was measured with an open-path, portable photosynthesis system (Model LI-6400-XT, Li-Cor Biosciences, Lincoln, NE). Leaf osmotic potential was measured by the hot water extraction

method followed by freezing point osmometry (Osmette II, Precision Systems, Natick, MA) (Callister *et al.*, 2006).

Categorical trait information (plant life form, clonality, presence of succulence and spines, onset of flowering, specific index of pastoral value, and seed survival adaptations) were obtained from local floras and from direct observations by botanists. The specific index of pastoral value is an integrative index of palatability that has been used by agronomists to judge the quality of pastures and rangelands (Akpo *et al.*, 2002) and based on a combination of productivity and nutrient content.

All traits were measured in April and May at the peak of standing biomass when most species sampled had reached the reproductive stage (except for Chenopodiaceae which flower in the fall). Because of the short sampling period available, we measured LA, SLA, LDMC, LNC, C:N, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, H_{\max} and seed mass from individuals sampled during the 2009 field season. A_{\max} and leaf osmotic potential were measured from individuals sampled during the 2010 field season. This implies that, for each trait, we assigned a single value per species. Although there is certainly some variation at the intra-specific level (Albert *et al.*, 2010), the ranking of single traits among species should be relatively constant between years (Garnier *et al.*, 2001a).

Statistical analysis

Trait data were first analysed via principal components analysis (PCA) to visualise patterns of correlation among traits at the community level. To do so, we used a matrix containing the CWM values for each plot. We computed CWM values following Garnier *et al.* (2004). Although some of the functional traits that we considered are categorical variables, it is acceptable to use PCA, because the multiplication of these values by the species' relative abundances convert them into continuous variables. This is equivalent to classic ordination analyses where species relative abundances are used. CWM data were centred and standardised to give equal weight to the different traits.

Redundancy analysis (RDA; a constrained linear ordination technique: Lepš and Smilauer, 2003) was performed with the matrix containing CWM trait values for each plot and another matrix containing two environmental variables: time since enclosure and aridity index (Table 2). We chose a linear ordination rather than a unimodal ordination method based on the criteria of Lepš and Smilauer (2003) but also because trait-environment relationships should be linear or monotonic at least over short environmental gradients (Garnier *et al.*, 2004; Cingolani *et al.*, 2007). All CWM values were centred and standardised before analysis to give equal weight to all traits. Ordinations were performed using the `vegan` package available within the R statistical environment (R Development Core Team, Vienna, AT).

To assess the significance of each of the environmental variables on trait values, we performed a fourth-corner analysis (Legendre *et al.*, 1997; Dray & Legendre, 2008). This allowed a direct, simultaneous comparison of three matrices containing information on species abundances, species functional traits, and environmental variables. We chose permutation model #2 (the “species assemblage” model (*sensu* Dray & Legendre, 2008): permutation of the rows of the plots per species matrix) with 9999 permutations. This created a null model representing the case where “species assemblages were randomly attributed to sites, irrespective of the site characteristics” (Dray & Legendre, 2008). This null model preserved both the link between species and their traits and the pattern of trait covariation. Holm’s correction for multiple testing was used to limit the inflation of Type-I error (Holm, 1979). The fourth-corner analysis provided a multivariate statistic (S_{RLQ}) that tested the global link between the trait matrix and the environmental variables and a statistic (r , F or χ^2 depending on the nature of variables) for each trait-environment combination (Dray & Legendre, 2008). Fourth-corner analyses were performed using the `ade4` package available within the R statistical environment (R Development Core Team, Vienna, AT).

Because we had different durations of enclosure at the various aridity levels, these two environmental variables were not uncorrelated. To correct for this, we regressed the duration of enclosure against aridity and vice versa and used the residuals of each dependent variable

(aridity or duration of exclosure) as the input for the fourth-corner analysis. The relationship between duration of exclosure and aridity was positive and non negligible ($r^2 = 0.28$, $p = 0.007$), because the exclosures with the longest length of exclosure were located in the more arid sites. By considering only the residuals, we statistically control for the problem of covariation between duration of exclosure and aridity.

Results

Trait correlations and response to environmental conditions

The first and second axes of PCA, based on CWM traits, explained respectively 33.8% and 22.3% of total variance in 2009, and 33.2% and 25.1% in 2010. Results from the PCA analysis identified three distinct groups of trait correlations (Figure 3). The first group of such trait correlations corresponded to communities dominated by species that have high values of plant height, seed mass, LDMC, and C:N ratio, and which show clonality. The second group represented communities that are composed of woody shrubs with high values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, that possess succulent leaves or stems, spines, and low leaf area, and that flower after water stress. The third group consisted of communities with high specific pastoral values, LNC and SLA values, annual lifecycle, low seed mass and high (less negative) osmotic potential. Although both years had roughly the same correlation patterns, axis 1 on the 2009 PCA graph was associated with the third group, while axis 1 in 2010 was associated with the second group.

RDA showed how community functional structure responded to environmental conditions (Figure 4). The first and second axes respectively explained 11.8% and 6.5% of total variance in 2009 and 11.5% and 6.6% in 2010. In 2009, as aridity increased, CWM trait values tended

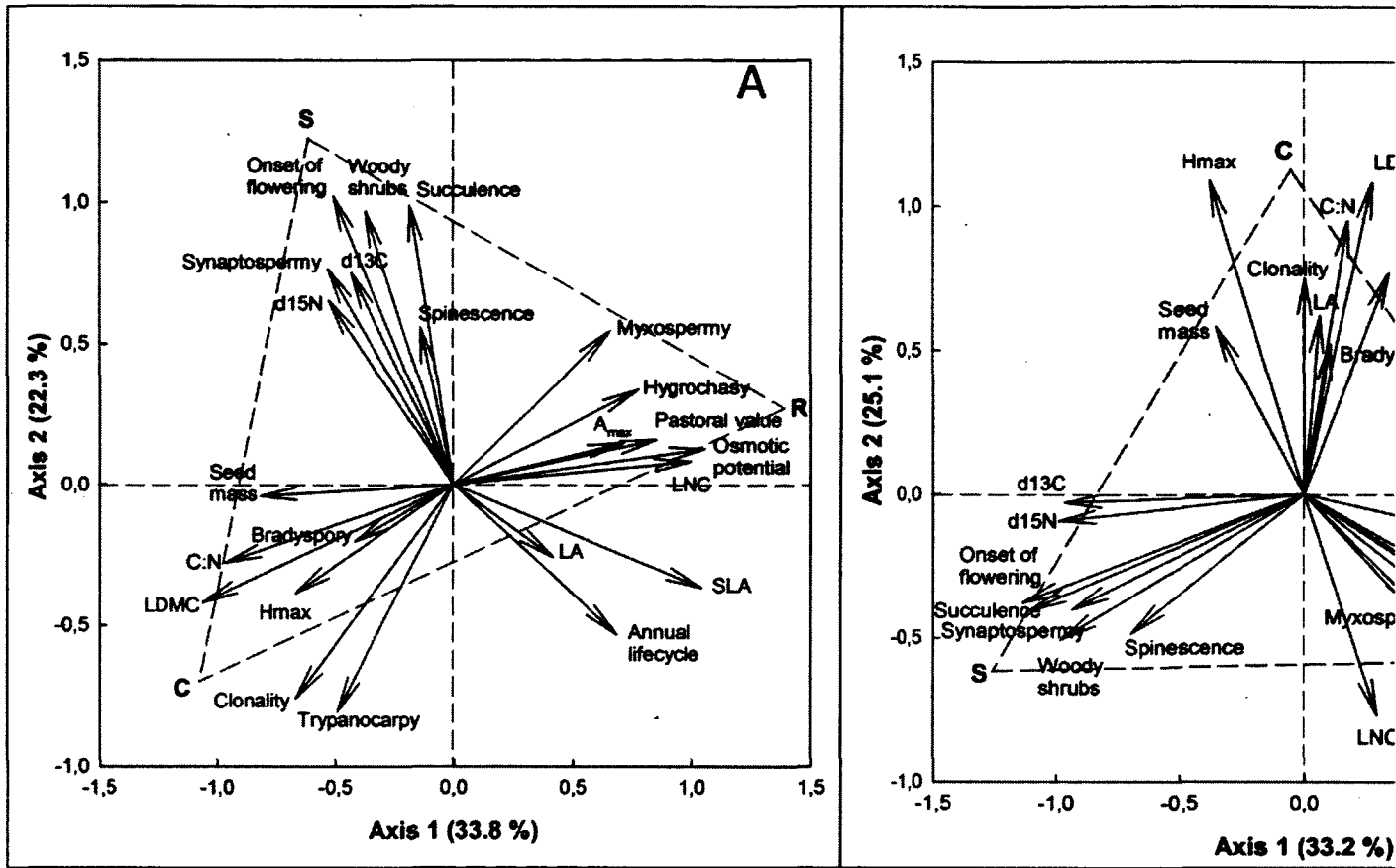


Figure 3. Ordination plots of the CWM trait matrix with abundance data from (A) 2009 and (C) 2010. Axes 1 and 2 explain 33.8% and 22.3% of variance respectively and 25.1% respectively in 2010. Grime's CSR triangle was added to the plots to display strategic extremes. Acronyms are listed in Table 1.

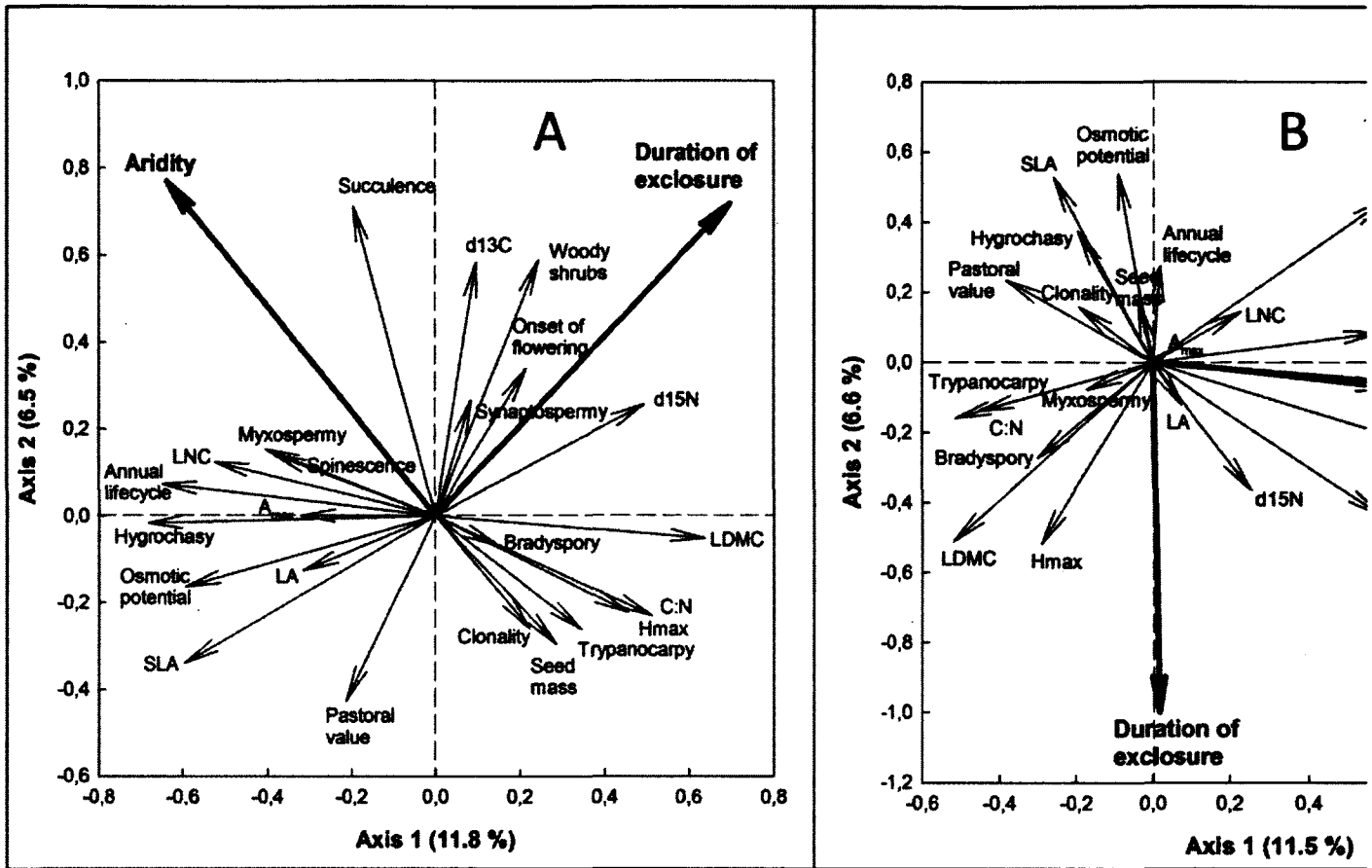


Figure 4. Ordination plots of the CWM trait matrix with abundance data from (A) 2009 and (B) 2010. Redundancy analysis with aridity and duration of exposure as environmental variables 11.8% and 6.5% of total variance respectively in 2009 and 11.5% and 6.6% respectively listed in Table 1.

to decrease for specific pastoral value, seed mass, LDMC and plant height while CWM trait values tended to increase for succulence, spinescence, $\delta^{13}\text{C}$, annual life form and LNC. Along the second axis, longer time without grazing induced a shift towards communities with high LDMC, low SLA, a high proportion of woody shrubs, late onset of flowering, high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, and low pastoral value. In heavily grazed conditions, communities were likely to be composed of annual species with high SLA, LNC, and specific pastoral values.

In 2010, similar trait responses to the environment were observed, but aridity was closely associated with axis 1 and duration of exclosure with axis 2. A major difference in 2010 was that the annual life form was not associated with aridity but rather with duration of exclosure. Also, LDMC and plant height were more correlated to the duration of exclosure than in 2009.

Formal testing of trait-environment relationships: the fourth-corner analysis

The multivariate S_{RLQ} statistic indicated a significant relationship between the trait matrix and the environmental variables for 2009 ($S_{\text{RLQ}} = 0.976$, $p < 0.001$) and 2010 ($S_{\text{RLQ}} = 1.425$, $p < 0.001$). For 2009, plots with a longer duration of exclosure were associated with low LA and SLA, high $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, an increase in woody shrubs and succulent leaves, later onset of flowering, and synaptospermy as an adaptation to seed survival (Table 5). In 2009, aridity favoured low LDMC and C:N ratios, high LNC, species with short stature and low seed mass, an annual life form, spinescence, succulence and myxospermy and hygrochasy as an adaptation to seed survival.

In 2010, fourth-corner results exhibited some noticeable differences from those obtained for 2009 (Table 5). For example, in 2009, aridity seemed to favour an annual life form, but in 2010, woody shrubs were positively correlated with aridity. Aridity was also positively correlated with $\delta^{13}\text{C}$ in 2010, but this relationship was not significant in 2009. Onset of flowering responded only to aridity in 2010, but only responded to duration of exclosure in 2009.

Table 5. Results of the fourth-corner analysis. This analysis indicates the tendency of the permutation results for each significant trait – environment combination. For significant relationships at the 5% significance level, the sign indicates if the observed value is above (+) or below (-) the expected value (mean of the permutation results).

Traits	Aridity		Exclosure	
	2009	2010	2009	2010
LA	n.s.	n.s.	---	n.s.
<i>r</i>			-0.142	
SLA	n.s.	n.s.	---	---
<i>r</i>			-0.227	-0.217
LDMC	---	---	n.s.	---
<i>r</i>	-0.244	-0.290		0.202
$\delta^{13}\text{C}$	n.s.	---	---	---
<i>r</i>		0.253	0.213	0.276
$\delta^{15}\text{N}$	n.s.	n.s.	---	---
<i>r</i>			0.229	0.265
LNC	---	n.s.	n.s.	n.s.
<i>r</i>	0.167			
C:N	---	---	n.s.	n.s.
<i>r</i>	-0.227	-0.188		
H _{max}	---	---	n.s.	---
<i>r</i>	-0.205	-0.176		0.219
Seed mass	---	n.s.	n.s.	n.s.
<i>r</i>	-0.141			
Annual lifecycle	---	n.s.	n.s.	n.s.
<i>F</i>	2.867			
Woody stem	n.s.	---	---	n.s.
<i>F</i>		5.870	1.735	
Clonality	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>F</i>				

Table 5. Results of the fourth-corner analysis (continued).

Traits	Aridity		Exclosure	
	2009	2010	2009	2010
Spinescence			n.s.	—
<i>F</i>	0.761	6.049		2.905
Succulence				n.s.
<i>F</i>	2.050	9.819	1.268	
Onset of flowering	n.s.			n.s.
<i>r</i>		0.246	0.1396	
Pastoral value	n.s.	—	n.s.	n.s.
<i>r</i>		-0.196		
Myxospermy		n.s.	n.s.	n.s.
<i>F</i>	1.795			
Bradyspory	n.s.	—	n.s.	
<i>F</i>		1.283		1.584
Synaptopsermy	n.s.			n.s.
<i>F</i>		2.294	0.674	
Hygrochasy		n.s.	—	n.s.
<i>F</i>	2.704		1.594	
Trypanocarpy	—	—	n.s.	n.s.
<i>F</i>	1.584	2.472		
Osmotic potential		n.s.	—	—
<i>r</i>	0.159		-0.190	-0.292
A_{max}	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
<i>r</i>				

The traits that showed the greatest consistency (*i.e.* same response for both years) with aridity are LDMC, C:N ratio, H_{max} , spinescence, succulence, and trypanocarpy. The duration of exclosure was significantly associated with SLA, $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$ and osmotic potential for both years. Some traits did not show any significant relationship for either environmental variable. In 2009, the association of aridity or duration of exclosure with pastoral value and bradyspory were not significant. In 2010, the association of aridity or duration of exclosure with LA,

LNC, seed mass, and annual life form were not significant. There was no significant association between aridity and either duration of exclosure with clonality and A_{\max} in either year.

Discussion

How do CWM trait values covary along the aridity and grazing gradients?

Although the C-S-R model has been overwhelmingly applied to species-level patterns of trait correlation, Grime's (1974) original paper also applied it to community-level patterns via abundance weighting. This study is one of the few extensions to community-level patterns of trait correlation. Moreover, it is also one of the few studies to examine such trait correlations in vegetation that is experiencing both extreme environmental stresses due to water limitation and extreme disturbance due to overgrazing by sheep and goats. Our exclosure treatments have allowed us to see how the reduction of disturbance for a constant level of stress changed the trait values.

Let us first consider the patterns of trait covariation without reference to the environmental gradients. The 2009 PCA (Figure 3a) identified three groups of CWM traits that broadly corresponded to Grime's three primary strategies. The first axis contrasted traits of resource acquisition and retention between R- and C-strategists and represents a community-level equivalent of the worldwide leaf economics spectrum (Wright *et al.*, 2004). Vegetation that loaded positively on the first axis (Figure 3a) was dominated by plants that can rapidly acquire, but also rapidly lose, resources: an annual lifecycle, leaves with high SLA, high osmotic potential, high leaf nitrogen, and high A_{\max} . These traits have been often associated with a high maximum relative growth rate (Poorter & Remkes, 1990; Reich *et al.*, 1992) and allow species to grow rapidly and complete their life-cycle in a short period. Many of these traits explained why the dominant species in such communities have a high pastoral value. We interpreted this strategy as grazing avoidance. This strategy is probably more suitable when a

stress is juxtaposed on disturbance. Grazing resistance (by investment in defensive physical structures and chemical compounds) might have been too costly to be a successful strategy. However, this interpretation needs more empirical support. In our study, spinescence loaded rather strongly upon the second PCA axis, which would indicate that spines were more effective for heat dissipation than for reducing grazing (Aber & Melillo, 2001).

Vegetation that loaded negatively on the first axis was dominated by plants that both acquire and lose resources more slowly: clonal perennials (woody or not), leaves with dense tissues, and a high C:N ratio but low A_{\max} . Plant height and clonality have been usually assumed to indicate a plant's capacity for competitive dominance (Gaudet & Keddy, 1988; Hodgson *et al.*, 1999) but high LDMC and C:N ratio values suggested a retentive strategy of resource capture. The second PCA axis (Figure 3a) primarily contrasted woody vegetation (positively loading on the second axis) with herbaceous vegetation and also discriminated vegetation according to traits adapted to diminish water stress or maximise water-use efficiency. Traits like succulent leaves, high $\delta^{13}\text{C}$ leaf content, low SLA and small leaf size are recognised adaptations to resist water stress in hot climates (Farquhar & Richards, 1984; Hubick *et al.*, 1986; Aber & Melillo, 2001). Late onset of flowering could also be interpreted as a means of avoiding water stress by postponing the flowering stage until after the summer drought (Crimmins *et al.*, 2011). The relative importance of the two axes switched between 2009 (Figure 3a) and 2010 (Figure 3b) but without changing the patterns of trait covariation. This difference probably arose because of the difference in the precipitation regime between the two years. The less arid conditions of 2009 might have alleviated the water stress so that the impact of grazing was more noticeable than in 2010.

Using the 2009 ordination (Figure 3a) as an example, and without reference to the actual environmental gradients, we can therefore recognise Grime's three primary strategies as applied to the community level. A quantitative *a priori* approach generated similar results, thus confirming our interpretation of the ordination plots (Appendix S1). Vegetation dominated by R-strategists was found high on axis 1 and low on axis 2. Vegetation dominated by S-strategists was found low on axis 1 and high on axis 2, while C-strategists were found

intermediate on both axes. Since all our sites were strongly water-limited, and likely nutrient-limited, we would characterise the C-strategists as “stress-tolerant competitors” (Grime, 2001).

Grime’s CSR theory considers three primary strategies — and various intermediate strategies — but omits the high stress/high disturbance combination because no single species could combine traits that are simultaneously adapted for both extreme stress and extreme disturbance. Although our study was not directly designed to explore this missing combination, it is interesting to note that the grazed plots with the highest water stress (*i.e.* the Missouri and Lamjalil sites) could correspond to this missing combination. In such plots we observed a combination of traits adapted to grazing (annual life form, high SLA, low plant height) and to water stress (low osmotic potential, succulence, high $\delta^{13}\text{C}$) although these two combinations of traits did not occur within a single species. Rather, the community consisted of a mixture of more ruderal and more stress-tolerant species. It is therefore possible, in agreement with the C-S-R model, that no single evolutionary solution (*i.e.* primary strategy) exists for such an environment but that the community consists of a combination of plants that are all rather poorly adapted for the existing conditions; they are able to occupy the site simply because no superior combination of traits exists. The question of why such a single evolutionary solution never arose in a natural environment remains partly unanswered. The constraints due to energy allocation (*i.e.* a unit of energy allocated to a structure or function cannot be allocated to another one) and the antagonistic pleiotropy hypothesis (*i.e.* a mutation that has a positive impact on a biological function comes with a negative impact on another one) are possible explanations for the existence of trade-offs in biological organisms (Stearns, 1989). The “design” of a plant species that could be resistant to both water stress and grazing could be an interesting research avenue for biotechnologies. Research should focus on the interactions between physiological and genetic constituents of organisms (Weih, 2003) because the underlying genetic mechanisms of trade-offs are not well understood.

The RDA results (Figure 4), in which we constrained the trait ordinations by the measured environmental gradients, provided an independent test of the aforementioned interpretation. In

2010 (Figure 4b), we observed that the vegetation dominated by R-strategists was indeed associated with the most recently grazed sites (*i.e.* negatively associated with the duration of exclosure), while the vegetation dominated by C- or S- strategists was more frequently associated with the sites in which grazing had been excluded for longer periods of time. Furthermore, for a fixed duration of exclosure (*i.e.* grazing exclusion), higher levels of aridity were associated with vegetation that was more strongly dominated by S-strategists. This interpretation was more difficult to make for the 2009 results (Figure 4a) because S-strategists were more strongly associated with the duration of exclusion of grazers, while C-strategists were more strongly associated with lower aridity.

In 2009, RDA results indicated that an annual lifecycle is favoured in the sites with increased aridity. This might seem counter-intuitive at first. However, this was not a causal relationship but rather reflected an increased proportion of annuals that accompanied the unusually abundant precipitation in 2009, especially in the more arid sites. In 2010, following much lower levels of precipitation, the annual lifecycle was associated instead with the duration of exclosure. The onset of flowering also showed a different response between years, in that it was more related to duration of exclosure in 2009 and to aridity in 2010. Again, this might have been caused by the higher proportion of annuals with an early onset of flowering. This response was consistent with the experiment of Miranda *et al.* (2009) who showed that altering precipitation input had a strong impact on annual plant community structure. This interpretation was reflected in the environmental variable loadings. In 2009 (Figure 4a), both environmental variables tended to share roughly the same importance in explaining CWM trait associations with the environment; in 2010 (Figure 4b), the aridity index was strongly correlated with RDA axis 1 while the duration of exclosure was correlated with RDA axis 2. Again, this suggests that higher precipitation levels reduced the predominant influence of water stress and, consequently, the impact of grazing was more easily observed than when precipitation levels were lower.

The fourth-corner results (Table 5) also showed that some traits are temporally consistent with aridity (LDMC, C:N ratio, height, spinescence, succulence, and trypanocarpy) and the

duration of exclosure (SLA, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and osmotic potential), while others (e.g. LNC, seed mass, pastoral value, LA, onset of flowering) were only important in some years. Again, we think that this temporal switch occurred because of the difference in precipitation between 2009 and 2010, which then increased annual plant abundances. This switch emphasised that our aridity gradient is quite short (strong water limitation everywhere) and that annual fluctuations are at least as important as the average differences in precipitation to explain functional plant community structure.

How do arid CWM trait values, and their correlations, differ from those of more mesic grasslands?

Many studies of functional plant community structure in more mesic grasslands have reported patterns of trait correlations, at the species and community levels, across a broad range of stress and disturbance (e.g. Grime *et al.*, 1997; Garnier *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2005; Gross *et al.*, 2007). Even though the mean and the range of trait values reported differed from those measured in this study (Table 6), it is interesting to note that the trait correlation patterns we observed in arid steppes of eastern Morocco correspond to what has previously been observed in more mesic grasslands. This reinforces the idea of the existence of a general covariation pattern in functional traits, regardless of environmental conditions. Trait correlation patterns in this arid ecosystem were no exception to the leaf economic spectrum (Wright *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006).

The functional response of vegetation to grazing indicated differences between our study sites and more mesic grasslands. Comparison, however, has not been straightforward, because the high grazing pressure prevalent in our study sites was probably not comparable to more mesic grasslands with some form of landscape management or control of grazing pressure. Furthermore, grazing in arid ecosystems has usually been performed on marginal lands (Asner *et al.*, 2004) where conventional agriculture is not possible. In arid and semi-arid ecosystems, two broad categories of response to grazing have been reported in the literature: desertification, “the replacement of herbaceous cover by shrub cover and bare soil”, and

Table 6. Comparison of functional trait values measured in the steppes of eastern Morocco with other studies from more mesic ecosystems in southern Quebec and in southern France.

Traits	Species trait range		CWM trait range	
	This study	Sonnier <i>et al.</i> (2010)	This study	Garnier <i>et al.</i> (2004)
SLA (mm ² mg ⁻¹)	1.91-26.60	5.49-52.87	4.06-17.03	13.0-21.9
LDMC (mg g ⁻¹)	120-598	100-900	186-478	182-411
H _{max} (cm)	1.8-84.9	10.8-181.1	4.3-56.3	-
LNC (mg g ⁻¹)	10.9-40.5	10.6-50.7	16.4-31.2	9.5-28.0
LCC (mg g ⁻¹)	281.3-482.1	353.0-492.9	323.7-456.0	-
Seed mass (mg)	0.01-11.6	0.01-15.3	0.3-2.9	-

woody encroachment, “the addition of woody canopies without major losses of herbaceous cover” (Asner *et al.*, 2004). Grazing has been frequently cited to explain woody encroachment in semi-arid environments (Archer *et al.*, 1995). In more mesic ecosystems, the resource availability model (Coley *et al.*, 1985) and Grime’s (2001) C-S-R model should predict investment in photosynthetic tissues to counter-balance the negative impact of grazing on plant growth, whereas investment in anti-herbivore defence should be observed in less productive sites. Based on these theoretical assumptions, we would have expected an increase in woody shrubs and less palatable species with grazing. Rather, we observed the opposite response: an increase in short annual species. Our results are consistent with Milchunas *et al.*’s (1988) prediction for semi-arid grasslands with a long history of grazing and reinforces the idea that aridity and grazing are convergent selection pressures (Coughenour, 1985). Also, the positive response of shrubs to grazing exclusion is probably due to some dominant shrubs (*e.g.* *Artemisia herba-alba* (Asso.), *Krascheninnikovia ceratoides* (L.), and various *Salsola* sp.) being heavily grazed outside of exclosures.

Formal testing of trait-environment relationships in observational studies

The inferential statistical conclusions emerging from the fourth-corner analysis largely corroborated the interpretations of the ordination results. Although significant trait – environment associations were found, the strength of these associations was weak: all Pearson’s correlation coefficients were less than 0.30. One possible explanation might be the length of the gradient considered since the difference in rainfall between the most and least arid sites was small. Globally, all our sites were strongly water-limited. A second possibility would be the very slow response time of arid ecosystems in response to grazing exclosures. In such extreme environments, exclosure time was probably not long enough to produce clear tendencies in vegetation dynamics (West *et al.*, 1984; Westoby *et al.*, 1989).

A limitation to the use of the fourth-corner method is the way environmental variables are measured. In studies with relatively simple environmental gradients, the fourth-corner method is well-suited to answer questions about trait-environment relationships. For example, Aubin *et al.* (2009) used this method to evaluate the restoration potential of abandoned pastures. Their design consisted of five distinct successional stages from old-field pastures to mature forest plots. In our case, we had to deal with the pre-existing exclosures, which protected vegetation from grazing for different lengths of time. The ideal case would have been an experimental design with many exclosures that varied in exclosure duration and were replicated at all precipitation levels. Thus, the impact of exclosure duration on functional traits could have been assessed directly. This is not always technically feasible in observational studies. Because of this, we have had to interpret the results with the “duration of exclosure” variable with caution, not only because the Lamjalil site had a different grazing history than the other sites but also because the exclosures in the more arid sites happened to be the oldest.

Arid ecosystem management from a functional perspective

Despite our initial expectation with respect to sheep grazing, the functional response of the vegetation was not to select for grazing-resistant vegetation, but rather to select for grazing-

avoidance vegetation. From an agronomic point of view, pastures should ideally have a high cover of palatable, grazing-tolerant species throughout the year for optimal herding. Indeed, the specific index of pastoral value served as a rough estimate of palatability. The results of the redundancy analysis, especially in 2009, suggested that pastoral value is favoured under grazing. One might erroneously conclude that the present level of grazing should therefore be maintained in the steppes of eastern Morocco, solely based on these results. This is, however, an incomplete assessment of the situation. The traits that were selected under intense grazing in these dry steppes were indeed those that increased the palatability of the vegetation, but these traits were also associated with a short annual lifecycle that allows the individual to rapidly complete its lifecycle within a few weeks or a month at most. This means that plant cover will be present for only part of the year, leaving the soil bare for the rest of the year and, therefore, subject to desertification (Le Hou  rou, 1977; Novikoff, 1983; Huss, 1996; but see Skarpe, 2000). Integrating plant functional traits in conservation and management of arid ecosystems represents a novel and challenging task to ensure more sustainable use of these lands.

Acknowledgements

Funding and supervision of this study was provided by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) under the leadership of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohamed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC, and H.E. Mohammed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC for their support. Many thanks to F.O. Ezza, A. Mauric, A.S.R. Sanz, M. Bidat, S. Gysseles, Dr. A. El Meskaoui and H. Hdidou who greatly helped during field and laboratory work, and to the Haut Commissariat aux Eaux et For  ts et    la Lutte Contre la D  sertification for authorisation to access the Tirnest site. We acknowledge Dr. William F.J. Parsons, Dr. Peter Adler, Dr. Carly Golodets, and an anonymous reviewer for helpful comments on the manuscript.

References

- Aber, J.D. & Melillo, J.M. (2001). *Terrestrial ecosystems* (San Diego: Harcourt Academic Press).
- Adler, P.B., Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., Sala, O.E. & Burke, I.C. (2004). Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41: 653-663.
- Ait, B. (1996). Rapport d'identification du projet de développement des parcours et de l'élevage dans le cercle de Missour. Direction Provinciale de l'Agriculture, Missour, Morocco.
- Akpo, L.E., Masse, D. & Grouzis, M. (2002). Durée de jachère et valeur pastorale de la végétation herbacée en zone soudanienne au Sénégal. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* 55: 275-283.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24: 1192-1201.
- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D. & Smith, M. (1998). *Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements*. FAO [Irrigation and drainage paper report no. 56], Rome, IT.
- Anderson, P.M.L. & Hoffman, M.T. (2007). The impacts of sustained heavy grazing on plant diversity and composition in lowland and upland habitats across the Kamiesberg mountain range in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 70: 686-700.
- Angassa, A. & Oba, G. (2010). Effects of grazing pressure, age of enclosures and seasonality on bush cover dynamics and vegetation composition in southern Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 74: 111-120.
- Archer, S., Schimel, D.S. & Holland, E.A. (1995). Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂? *Climatic Change* 29: 91-99.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. & Harris, A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29: 261-299.
- Aubin, I., Ouellette, M.H., Legendre, P., Messier, C. & Bouchard, A. (2009). Comparison of two plant functional approaches to evaluate natural restoration along an old-field – deciduous forest chronosequence. *Journal of Vegetation Science* 20: 185-198.

- Blench, R. (2001). Pastoralism in the New Millennium. FAO [Animal Production and Health Paper #150, Rome.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M. & Cerabolini, B. (2006). The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112: 10-20.
- Callister, A.N., Arndt, S.K. & Adams, M.A. (2006). Comparison of four methods for measuring osmotic potential of tree leaves. *Physiologia Plantarum* 127: 383-392.
- Cerabolini, B.E.L., Brusa, G., Ceriani, R.M., de Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. (2010). Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology* 210: 253-261.
- Chiarucci, A., Wilson, J.B., Anderson, B.J. & De Dominicis, V. (1999). Cover versus biomass as an estimate of species abundance: Does it make a difference to the conclusions? *Journal of Vegetation Science* 10: 35-42.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. & Díaz, S. (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18: 911-920.
- Cingolani, A.M., Posse, G. & Collantes, M.B. (2005). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42: 50-59.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A. *et al.* (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Coughenour, M.B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 852-863.
- Crimmins, T.M., Crimmins, M.A. & Bertelsen, C.D. (2011). Onset of summer flowering in a 'Sky Island' is driven by monsoon moisture. *New Phytologist* 191: 468-479.
- Daget, P. & Poissonnet, J. (1971). Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies: critères d'application. *Annales agronomiques* 22: 5-41.
- de Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29: 801-810.

Díaz, S. & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 645-655.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007a). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 20684-20689.

Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I. *et al.* (2007b). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313-341.

Díaz, S., Noy-Meir, I. & Cabido, M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497-508.

Dray, S. & Legendre, P. (2008). Testing the species traits to environmental relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.

Farquhar, G.D. & Richards, R.A. (1984). Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11: 539-552.

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

Garnier, E., Laurent, G., Bellmann, A., Debain, S., Berthelot, P., Ducout, B., Roumet, C. & Navas, M.L. (2001a). Consistency of Species Ranking Based on Functional Leaf Traits. *New Phytologist* 152: 69-83.

Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C. *et al.* (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99: 967-985.

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001b). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688-695.

Gaudet, C.L. & Keddy, P.A. (1988). A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334: 242-243.

Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.

Grime, J.P. (1977). Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.

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

Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*, 2nd ed. (Chichester: John Wiley & Sons).

Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R. *et al.* (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259-281.

Gross, N., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2007). Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18: 289-300.

Gutterman, Y. (1993). *Seed germination in desert plants* (Berlin: Springer).

Hardin, G. (1968). The tragedy of the commons. *Science* 162: 1243-1248.

Hatfield, R. & Davies, J. (2006). *Global Review of the Economics of Pastoralism*. IUCN, Nairobi, KE.

Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. & Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282-294.

Holm, S. (1979). A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.

Hubick, K.T., Farquhar, G.D. & Shorter, R. (1986). Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 803-816.

Hurlbert, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.

Huss, D.L. (1996). The role of domestic livestock in desertification control. FAO [Arid and Semi-Arid Zones (FAO/UNEP) report no. 2], Rome, IT.

Jauffret, S. & Lavorel, S. (2003). Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* 14: 399-408.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J. *et al.* (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.

- Laouina, A., Chaker, M., Nafaa, R. & Naciri, R. (2001). Forest and steppe grazing lands in Morocco: Degradation processes and impacts on runoff and erosion. In The RICAMARE Workshop on land use changes & cover and water resources in the Mediterranean region (ed Puigdefabregas, J.), Institut des Régions Arides, Medenine, Tunisia.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology* 22: 134-147.
- Lazarev, G. (2008). L'élevage pastoral dans les Hauts Plateaux de l'Oriental du Maroc. CIHEAM [Les notes d'analyse du CIHEAM report no. 37], Paris, FR.
- Le Cuziat, J. (2005). Contraintes environnementales et anthropiques influençant la répartition spatiale de l'Outarde houbara *Chlamydotis u. undulata*. Ph.D. thesis, Université Paul Cézanne, Marseille, FR.
- Le Houérou, H.N. (1977). Biological recovery versus desertization. *Economic Geography* 53: 413-420.
- Le Houérou, H.N. (1995). Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. *Options Méditerranéennes Série B: Études et recherches* 10: 1-396.
- Legendre, L., Galzin, R. & Harmelin-Vivien, M.L. (1997). Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Lepš, J. & Smilauer, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO* (Cambridge: Cambridge University Press).
- Lund, H.G. (2007). Accounting for the world's rangelands. *Rangelands* 29: 3-10.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- Miranda, J.D., Padilla, F.M., Lázaro, R. & Pugnaire, F.I. (2009). Do changes in rainfall patterns affect semiarid annual plant communities? *Journal of Vegetation Science* 20: 269-276.
- Msika, B., El Harizi, K., Bourbouze, A. & Lazarev, G. (1997). Rapport de développement de l'élevage et des parcours de l'Oriental - Évaluation à mi-parcours. IFAD, Rome, IT.
- Narjisse, H. (2000). Rangelands issues and trends in developing countries. In *Rangeland desertification*, O. Arnalds & S. Archer, eds. (Dordrecht: Kluwer Academic Publishers), pp. 181-195.

- Navarro, T., Alados, C.L. & Cabezudo, B. (2006). Changes in plant functional types in response to goat and sheep grazing in two semi-arid shrublands of SE Spain. *Journal of Arid Environments* 64: 298-322.
- Niu, K., Zhang, S., Zhao, B. & Du, G. (2010). Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant and Soil* 330: 215-223.
- Novikoff, G. (1983). Desertification by overgrazing. *Ambio* 12: 102-105.
- Pakeman, R.J. & Quested, H.M. (2007). Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10: 91-96.
- Peco, B., Traba, J., Levassor, C., Sánchez, A.M. & Azcárate, F.M. (2003). Seed size, shape and persistence in dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research* 13: 87-95.
- Poorter, H. & Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Rusch, G.M. & Oesterheld, M. (1997). Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed pampas grassland. *Oikos* 78: 519-526.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J., Wright, I. & Reich, P.B. (2006). Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535-541.
- Shipley, B., Vile, D., Garnier, E., Wright, I.J. & Poorter, H. (2005). Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology* 19: 602-615.
- Skarpe, C. (2000). Desertification, no-change or alternative states: Can we trust simple models on livestock impact in dry rangelands? *Applied Vegetation Science* 3: 261-268.
- Sombroek, W. & Sene, E.H. (1993). Land degradation in arid, semi-arid and dry sub-humid areas: rainfed and irrigated lands, rangelands and woodlands. Interdepartmental Working Group on Desertification, FAO, Rome, IT.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21: 1014-1024.
- Stearns, S.C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.

Weih, M. (2003). Trade-offs in plants and the prospects for breeding using modern biotechnology. *New Phytologist* 158: 7-9.

West, N.E., Provenza, F.D., Johnson, P.S. & Owens, M.K. (1984). Vegetation change after 13 years of livestock grazing exclusion on sagebrush semidesert in West Central Utah. *Journal of Range Management* 37: 262-264.

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

Westoby, M., Walker, B. & Noy-Meir, I. (1989). Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266-274.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D.B., Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J. *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821-827.

Zhao, W., Chen, S.P., Han, X.G. & Lin, G.H. (2009). Effects of long-term grazing on the morphological and functional traits of *Leymus chinensis* in the semiarid grassland of Inner Mongolia, China. *Ecological Research* 24: 99-108.

Zheng, S.X., Ren, H.Y., Lan, Z.C., Li, W.H. & Bai, Y.F. (2009). Effects of grazing on leaf traits and ecosystem functioning in Inner Mongolia grasslands: scaling from species to community. *Biogeosciences Discussions* 6: 9945-9975.

Supporting information

Appendix S1: Additional information concerning the comparison of ordinations based on functional traits and an *a priori* C-S-R index.

The interpretation of our results based on a comparison of Grime's C-S-R ecological strategies may seem subjective at first. The initial ordinations were run with community-weighted means (CWM) of plant functional traits and we decided post-hoc to form three groups and label them C, S, or R based on plant functional trait literature. In order to get a more formal assessment of Grime's C-S-R theory in our study sites, we ran additional ordinations. We first assigned a C-S-R index to each of the 34 plant species present in our study sites based on Grime (2001). We couldn't use Hunt *et al.*'s (2004) method to derive a C-S-R index because we lacked an important functional trait (duration of flowering) but also because their method was designed in a temperate ecosystem. The majority of our species are certainly more stress-tolerant than most of the species they used to design this method. Instead, we classified species into C, S or R using Ward's minimum variance clustering on the Gower dissimilarity matrix computed from the species by trait matrix (Laliberté *et al.*, 2010). Based on the criteria of Mardia *et al.* (1979), we identified four groups within the dendrogram: (1) tall grasses with clonal reproduction, and capacity for lateral spread (4 species); (2) annual species with high SLA values, low seed mass, early flowering, and short or prostrate habit (13 species); (3) shrubs with intermediate height, spines, low osmotic potential, and succulent leaves or high leaf $\delta^{13}\text{C}$ content (9 species); (4) short species with prostrate habit and/or rosette architecture, low seed mass, and high pastoral value (8 species). Based on Grime (2001), we ascribed group 1 to C-strategists, group 2 to R-strategists, group 3 to S-strategists, and group 4 to R-strategists. Botanical knowledge of the species did not contradict our classification. We then multiplied the species' C-S-R indices to their relative abundances in the various plots to obtain CWM C-S-R values.

Second, we analysed the CWM C-S-R values via principal components analysis and compared the results of this ordination to those based on CWM of plant functional traits that are presented in the main paper. We used Procrustes analysis (Jackson, 1995; Peres-Neto & Jackson, 2001) to compare the site scores of both ordinations. The Procrustes R^2 statistic measures the degree of association between the site scores of the two ordinations. This analysis reveals a fairly high concordance between the two ordinations for 2009 and 2010, thus validating our interpretation of the ordinations based on CWM functional trait values as primary strategies of Grime's C-S-R theory.

Results for 2009

Procrustes sum of squares: 23.13

Procrustes root mean squared error: 0.68

Correlation in a symmetric procrustes rotation (Procrustes R^2): 0.8096

Significance: 0.0001

Results for 2010

Procrustes sum of squares: 15.63

Procrustes root mean squared error: 0.56

Correlation in a symmetric procrustes rotation (Procrustes R^2): 0.8759

Significance: 0.0001

References

Grime, J.P. (2001). Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties, 2nd ed. (Chichester: John Wiley & Sons).

Hunt, R., Hodgson, J.G., Thompson, K., Bungener, P., Dunnett, N.P. & Askew, A.P. (2004). A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation. *Applied Vegetation Science* 7: 163-170.

Jackson, D.A. (1995). Procrustes: a Procrustean randomization test of community environment concordance. *Ecoscience* 2: 297-303.

Laliberté, E, Wells, J.A., DeClerck, F., Metcalfe, D.J., Catterall, C.P., Queiroz, C., Aubin, I., Bonser, S.P., Ding, Y., Fraterrigo, J.M. *et al.* (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology Letters* 13: 76-86.

Mardia, K.V., Kent, J.T. & Bibby, J.M. (1979). *Multivariate analysis* (Waltham: Academic Press).

Peres-Neto, P.R. & Jackson, D.A. (2001). How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* 129: 169-178.

CHAPITRE 2

UNE APPROCHE PRÉDICTIVE DE L'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE

Avant-propos

Le premier chapitre a permis de mettre en relation la structure fonctionnelle des communautés de plantes avec le gradient d'aridité et le pâturage des steppes de l'Oriental marocain. Cette approche permet de mieux comprendre le processus d'assemblage des communautés reposant sur l'idée du filtrage environnemental par les traits (Keddy, 1992a). L'intérêt de développer des règles d'assemblage basées sur les traits fonctionnels est de pouvoir prédire la composition de la communauté peu importe l'identité taxonomique des espèces. Récemment, Shipley *et al.* (2006) ont présenté un modèle statistique (traité de façon plus complète par Shipley (2009a) par la description des détails biologiques et mathématiques du modèle) permettant de faire de telles prédictions. Ce modèle fait appel au principe de la maximisation de l'entropie (Jaynes, 1957a, 1957b) et au filtrage environnemental par les traits (Keddy, 1992a) afin de prédire un vecteur d'abondances relatives des espèces de la communauté. Bien que ce modèle ait été critiqué (Marks & Muller-Landau, 2007; Roxburgh & Mokany, 2007; Haegeman & Loreau, 2008), des études sont encore nécessaires afin de clarifier tous les aspects de ce modèle afin d'évaluer son utilité et ses limites. La deuxième étape de cette thèse a été de vérifier si la structure des communautés peut être prédite en fonction de deux variables environnementales, soit l'aridité et le pâturage. De plus, je me suis également intéressé au changement de la structure des communautés dans un contexte de changements climatiques. En effet, le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat prévoit une augmentation de la température de 3,6°C et une diminution de 20 % des précipitations dans l'Oriental marocain pour la période 2080-2099 (IPCC, 2007).

Les données utilisées proviennent du même échantillonnage que celles présentées dans le premier chapitre. Je n'ai considéré que les données récoltées en 2010. De plus, je n'ai utilisé que 14 des 23 traits présentés au chapitre 1. J'ai décidé de conserver seulement les traits qui étaient les plus fortement corrélés avec les variables environnementales (voir chapitre 1). Le résultat de ce travail est présenté dans le manuscrit « *Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes* ». Ce manuscrit, dont je suis premier auteur, a été

soumis pour publication à la revue *Journal of Ecology* en janvier 2012. Concernant la production du manuscrit, j'ai effectué toutes les analyses statistiques et j'ai assumé la rédaction. Tous les co-auteurs ont joué un rôle important lors de la planification de l'échantillonnage et lors de l'élaboration du plan de rédaction. Ils m'ont également soutenu par leurs conseils éclairés lors des analyses et de la discussion et ont apporté des commentaires pertinents afin d'améliorer autant la forme que le contenu du manuscrit.

Trait-based climate change predictions of plant community structure in arid steppes

Cédric FRENETTE DUSSAULT^{1*}, Bill SHIPLEY¹, Driss MEZIANE² & Yves HINGRAT³

¹Département de biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada J1K 2R1.

²Faculté des sciences Dhar El Mahraz-Fès, Université Sidi Mohammed Ben Abdallah, P.O. Box 1796, 30003 Fes, Morocco

³RENECO Wildlife Consultants LLC, P.O. Box 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates

*Correspondence author. E-mail: cedric.frenette.dussault@usherbrooke.ca

Keywords: community assembly; eastern Morocco; functional traits; grazing; maximum entropy; species pool; vegetation dynamics

Abbreviations: CWM, community-weighted mean; IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change; MaxEnt, maximum entropy; RDA, redundancy analysis

Résumé

1. Les changements climatiques représentent un des défis les plus importants que les populations humaines actuelles et futures devront relever en raison des effets que les changements climatiques auront sur les écosystèmes. Les modèles climatiques globaux suggèrent que dans certaines parties du globe (*e.g.* Afrique du Nord, Amérique centrale) une augmentation de l'aridité puisse perturber la production agricole et affecter la sécurité alimentaire. Afin de contrebalancer ces effets négatifs, des modèles prédictifs fiables sont nécessaires pour anticiper les changements écosystémiques.

2. Nous avons testé la capacité d'un modèle statistique novateur (le modèle MaxEnt), basé sur le formalisme d'entropie maximale et sur le concept de filtrage environnemental des traits, de prédire la structure actuelle et future de communautés de plantes des steppes arides de l'Oriental marocain. Plus spécifiquement, nous avons vérifié si ce modèle pouvait prédire avec justesse la composition actuelle des communautés et quels seraient les changements au sein de ces communautés en supposant qu'une augmentation de 3,6°C et qu'une diminution de 20 % des précipitations annuelles auraient lieu pour la période 2080-2099.

3. Les résultats ont indiqué que le modèle MaxEnt pouvait faire des prédictions justes de la composition des communautés, mais que cette justesse dépendait du nombre de contraintes incluses dans le modèle. Les prédictions étaient également plus justes en utilisant les contraintes observées plutôt que celles prédites par un indice d'aridité, car l'analyse de redondance n'a pu prédire que 24,1 % de la variabilité entre les traits fonctionnels agrégés et l'environnement. Les prédictions pour la période 2080-2099 ont montré que les communautés passeraient d'une dominance d'espèces rudérales à des espèces arbustives tolérantes au stress et ce, autant pour les sites pâturés que non pâturés. Ces espèces arbustives pourraient représenter jusqu'à 62,1 % de l'abondance totale des communautés.

4. *Synthèse.* Le modèle MaxEnt pourrait potentiellement devenir un outil intéressant pour prédire la composition des communautés. Nos résultats ont montré que les effets des changements climatiques vont fortement modifier la composition des communautés végétales des steppes arides et qu'ils vont possiblement accentuer le processus de désertification en cours. La définition du *pool* d'espèces et l'évolution des activités pastorales au Maroc peuvent rendre nos prédictions moins précises, mais offrent tout de même des perspectives intéressantes pour le développement d'une approche prédictive basée sur les traits fonctionnels dans un contexte de changements climatiques.

Abstract

1. Global climate change is possibly one of the most important challenges for current and future human populations due to its wide-ranging effects on ecosystems. Global prediction models suggest that in some areas of the world (*e.g.* northern Africa, Central America) an increase in aridity might strongly disturb agricultural production and affect food security. To counterbalance these negative effects, reliable predictive models are needed to anticipate ecosystem changes.

2. We tested the ability of a promising model (the MaxEnt model), which is based on maximum entropy formalism and trait-based environmental filtering, to predict actual and future plant community composition in the arid steppes of eastern Morocco. Specifically, we asked if this model was adequate for predicting actual community composition and what would be the changes in community composition under a scenario where temperature was increased by 3.6°C and annual precipitation decreased by 20% for the period 2080-2099.

3. Results indicated that the MaxEnt model made accurate predictions of actual community composition, but this accuracy was dependent on the number of trait constraints included in the model. Predictions were also more accurate when based on observed trait constraints than when predicted by an aridity index, because redundancy analysis was only able to predict 24.1% of the trait-environment relationships. The predictions for 2080-2099 suggested that the dominant group in grazed and ungrazed sites would shift from ruderal species to stress-tolerant subshrubs, which would constitute up to 62.1% of total community composition.

4. *Synthesis.* The MaxEnt model holds great potential as a predictive tool of plant community composition. Our findings suggest that effects of climate change will strongly modify plant community structure in arid steppes and possibly accentuate the process of desertification. Some limitations concerning the species pool and the evolution of pastoral activities in Morocco may render such predictions less accurate, but nevertheless offer interesting

perspectives for the development of trait-based climate change predictions in various environmental conditions.

Introduction

Global climate change is possibly one of the most important challenges for current and future human populations due to its wide-ranging effects on ecosystems. Predicted changes in mean annual temperature, precipitation events and atmospheric CO₂ concentrations are expected to influence ecosystem functions, community structure, and species interactions (*e.g.* Hooper & Vitousek 1997; Kardol *et al.* 2010; Yang *et al.* 2011; Brodie *et al.* 2012). Global prediction models suggest that in some areas of the world (*e.g.* northern Africa, Central America) an increase in temperature that is coupled with a decrease in precipitation might strongly disturb agricultural production (IPCC 2007a). In such areas where local populations are already coping with harsh socio-economic conditions, climate change is a potential threat to food security (Parry *et al.* 2004). To counterbalance these negative effects, reliable predictive models are needed to anticipate ecosystem changes. A better understanding of how plant communities might react to climate change is necessary to elaborate sensible natural resource and land management policies which will help to preserve ecosystem integrity and ensure population well-being.

To understand how changes in climatic conditions might affect plant community structure and ecosystem function, one can (1) experimentally manipulate abiotic variables to simulate future environmental conditions on artificial communities and measure ecological variables of interest (*e.g.* productivity, diversity, soil nutrients) (*e.g.* Kardol *et al.* 2010; Miranda *et al.* 2011) or (2) use plant species abundance data from observational studies along environmental gradients and extrapolate to future environmental conditions that are predicted by climate change scenarios (Pompe *et al.* 2010; Bertrand *et al.* 2011). Both approaches have their advantages and should be used concurrently whenever possible. In the second case, researchers need to carefully think about what kinds of models are appropriate to make

sensible predictions. We contribute to the second approach by using a statistical model (MaxEnt), based on the maximum entropy formalism of Jaynes (1957a, b), to predict how changes in temperature and precipitation might affect the structure of plant communities in the eastern Moroccan steppes. These arid ecosystems are strongly structured by water availability and grazing pressure (Frenette-Dussault *et al.* 2012). According to the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC 2007b), eastern Morocco should suffer from decreased precipitation and increased temperature in the next decades.

The MaxEnt model relies on functional trait data to make predictions about species relative abundances (Shipley 2010a). It has shown potential to become a powerful predictive tool (Shipley, Vile & Garnier 2006; Sonnier, Shipley & Navas 2010; Laughlin *et al.* 2011; Merow, Latimer & Silander 2011; Shipley *et al.* 2011; Shipley, Paine & Baraloto 2012), but the model has yet to be applied to the vegetation of arid and heavily grazed regions. The primary objective of this paper was to explore the capacity of the MaxEnt model to make predictions of species abundances under current and future environmental conditions in arid steppes. More specifically, we addressed the following two questions: (1) How well can the MaxEnt model predict actual species assemblages in arid ecosystems, given (i) actual community-weighted traits and (ii) community-weighted traits predicted by an abiotic aridity index? (2) Under the predicted scenario of increased aridity, how might this affect plant community structure?

The MaxEnt model

The MaxEnt model is the direct translation of “trait-based habitat filtering” into a quantitative framework (Shipley 2010a). Biotic and abiotic conditions act as selection filters on vegetation through interactions with species functional traits (Keddy 1992). Depending on their trait values, some species will persist, grow and reproduce in a given environment better than others, giving rise to specific species assemblages. Functional traits influence a species’ probabilities of immigration, growth, survival and reproduction (*i.e.* its fitness: Violle *et al.* 2007). The MaxEnt model predicts relative abundances given a regional species pool and the

average trait values that are expected at a given point along an environmental gradient using the maximum entropy formalism of Jaynes (1957a, b). We can study trait-environment relationships at the community level by computing community-weighted mean (CWM) trait values to investigate how these values vary along environmental gradients (*e.g.* Garnier *et al.* 2004). The utility of the MaxEnt model is that it proceeds in the opposite direction: by knowing (or independently predicting) the CWM trait values, we can assign theoretical probabilities (*i.e.* relative abundances) to each species present in the species pool based on their functional traits.

The logic of maximum entropy formalism is rather simple: given certain macroscopic constraints, we choose the most unbiased probability of each state that is considered in the model, based on their microscopic properties. The concept of maximum entropy has its origin in statistical mechanics (Jaynes 1957a, b), but how does that statement translate in the language of ecological community assembly? Likewise, how does that help us to predict species relative abundances?

Consider first the macroscopic constraints: these are simply the CWM trait values. We see them as constraints on the species assemblages because they are the result of the trait-environment relationships. The states in our model correspond to the S species present in the species pool and their microscopic properties are their K functional traits $\{t_1, t_2, \dots, t_k\}$. Unbiased probabilities relate to a specified prior probability distribution (prior: q_i) and are needed to calculate entropy (see below). In other words, we have to choose a probability distribution that represents our knowledge of a process or a phenomenon **before** analysing the data. For trait-based community assembly, the two most common priors are the maximally uninformative uniform prior ($q_i = 1/S$) and the neutral prior (described in the Materials and Methods section) (Shipley 2010a; Sonnier, Shipley & Navas 2010).

Having the CWM trait values and the species functional traits in hand, we can compute many probability vectors (*i.e.* the feasible set of species relative abundances) that agree with the constraints. Note that there is an additional constraint added to the model (the

normalisation constraint) in order for relative abundances to sum to one. However, the only probability vector that agrees with the stated constraints and the prior (but does not implicitly imply any further information about the process) is the probability vector that maximises relative entropy (Jaynes 1957a, b). The general solution to this problem is given by a general exponential distribution (Shiple 2010a):

$$p_i = \frac{q_i e^{\sum_{j=1}^K x_{ij} \lambda_j}}{\sum_i^S q_i e^{\sum_{j=1}^K x_{ij} \lambda_j}} \quad (\text{eqn. 1})$$

where p_i is the predicted relative abundance for species i , X_{ij} is the observed value of trait j for species i and λ_j is the Lagrange multiplier for trait j . The λ_j inform us about the force and direction of selection occurring at the community level for each functional trait. A λ_j value of zero means that trait j is unimportant in explaining the filtering process. A negative value implies that species with higher values of trait j will be disadvantaged and a positive value implies that species with higher values of trait j will be favoured. The objective is to solve simultaneously for the K Lagrange multipliers while respecting the constraints.

We then need to choose a probability vector (p) from among those in the feasible set that will represent our prediction of species relative abundances. Our criterion for this selection is the information contained in each vector, as quantified by relative entropy (H):

$$H(p, q) = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i/q_i) \quad (\text{eqn. 2})$$

This quantity represents the amount of information that we gain after analysing the data. To make the least biased selection, we have to choose the vector p with the highest entropy, *i.e.* the vector that minimises the difference between p_i and q_i . The vector p that will be closest to the prior q will have the highest entropy among the feasible set. Doing otherwise would imply that we had additional information which we did not include in the prior. This is why, in order to be logically consistent, we choose the vector p with the highest relative entropy. The values

of the p_i that maximise equation (2) while respecting the stated constraints can be obtained using the Improved Iterative Scaling algorithm (Della Pietra, Della Pietra & Lafferty 1997).

We have included a simple example in Appendix S1 in Supporting Information to illustrate the consecutive steps in the MaxEnt model. For a more indepth treatment, including mathematical aspects, we refer readers to Shipley (2010a), Jaynes (1957a, b) and Della Pietra *et al.* (1997).

Materials and methods

Study sites

We carried out this study in the arid steppes of the provinces of Boulemane and Figuig, eastern Morocco. The climate in this area has been described as Mediterranean arid, with cold winters and hot dry summers (Le Houérou 1995); average yearly minimum and maximum temperatures are about 10°C and 25°C, respectively. These steppes, which are collectively owned, have become degraded due to overgrazing by sheep and goats, the harvesting of woody species and the absence of fallow periods (Ait 1996; Msika *et al.* 1997). Land use for grazing is year-round and average stocking rates are estimated to be around 1.6 animal unit ha⁻¹ year⁻¹ (Laouina *et al.* 2001). The steppes can provide as much as 75% of herd fodder requirements during wet years but this amount can drop to 30% during dry years (Lazarev 2008).

We sampled a total of 50 vegetation plots in five sites (ten plots per site) differing in aridity and in grazed and ungrazed conditions (Table 1). We calculated the aridity index as the ratio of potential evapotranspiration to precipitation (Frenette-Dussault *et al.* 2012). The intensity of grazing by sheep and goats was divided into two classes: intense grazing or no grazing. The ungrazed plots were located inside permanent enclosures maintained by the Emirates Center

Table 1. Environmental variables characterising the five study sites. The aridity index and the time since the sites were fenced were used as environmental variables in the redundancy analysis (RDA).

Environmental variables	Sites				
	<i>Missour</i>	<i>Lamjalil</i>	<i>Tirnest</i>	<i>Maatarka</i>	<i>Enjil</i>
	33.006 N 4.102 W	32.894 N 3.957 W	33.414 N 3.788 W	33.257 N 2.724 W	33.160 N 4.586 W
Annual precipitation (P) (mm)	164	164	190	183	264
Potential Evapotranspiration (PET)* (mm)	1546.4	1546.0	1512.6	1492.9	1406.4
Elevation (m)	960	1000	980	1300	1600
Mean maximum annual temperature (°C)	24.1	23.1	24.4	22.6	20.1
Mean minimal annual temperature (°C)	10.7	9.7	11.2	9.3	6.6
Peak of standing biomass	April	April	April	April/May	May
Fenced since	1996	Not fenced [†]	1998	2008	2004
Aridity index (PET/P)	9.410	9.432	7.976	8.151	5.331

* PET was computed with the Climate Information Tool (CIT):

<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/gis/index3.stm> See Frenette-Dussault *et al.* (2012) for additional details.

[†] The Lamjalil site was not fenced at the time of sampling but has been during second half of the 20th century. See Frenette-Dussault *et al.* (2012) for additional details concerning its grazing history.

for Wildlife Propagation (Missour, Lamjalil, Enjil and Maatarka sites) and the “Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification” (Tirnest site, Table 1). We assessed species abundances based on plant cover at each of the 50 plots using the

point-intercept method (Daget & Poissonnet 1971). At each site, we sampled five grazed plots and five ungrazed plots at the peak of standing biomass (April-May 2010).

At each plot, we measured a set of 14 functional traits (Table 2) on species making up at least 85% of total relative abundance (Pakeman & Quested 2007). We chose those traits because of their relationships with water stress and grazing. More details about the sampling method and trait measurements are available in Frenette-Dussault *et al.* (2012).

Table 2. List of the 14 functional traits and their ecological relevance used in the maximum entropy analysis to predict species relative abundances. Annual life cycle, presence of a woody stem, clonal reproduction and succulence of leaves or stem are binary traits. Pastoral value is an ordinal trait on a 1-10 scale. Detailed methodology of trait measurement is available in Frenette-Dussault *et al.* (2012).

Functional traits (abbreviation)	Ecological relevance
Leaf area (LA)	Stress avoidance, light acquisition
Specific leaf area (SLA)	Resource acquisition/retention
Leaf dry matter content (LDMC)	Resource acquisition/retention
¹³ C isotope content ($\delta^{13}\text{C}$)	Stress resistance
Leaf nitrogen content (LNC)	Resource acquisition/retention, palatability
Carbon:nitrogen ratio (C:N)	Resource acquisition/retention, decomposition
Vegetative plant height (H_{veg})	Competitive ability
Seed mass (SM)	Dispersal strategy, establishment success
Annual life cycle (Ann)	Stress and disturbance avoidance
Presence of a woody stem (Wood)	Stress and disturbance avoidance
Clonal reproduction (Clon)	Competitive ability
Succulence of leaves or stem (Succ)	Stress resistance
Onset of flowering (On.fl)	Stress and disturbance avoidance
Pastoral value (PV)	Palatability, productivity

Predicting actual species assemblages

We analysed two aspects of the MaxEnt model: the number of constraints included in the model and the type of prior used to predict actual species relative abundances. We started with a model including all 14 functional traits (Table 2) to run the MaxEnt model. All traits were standardised to unit variance to give equal weight to the λ_j values. We used a backward stepwise selection based on the λ_j values to remove one trait at a time (Sonnier *et al.* 2012). Since λ_j values represent the force of selection, we removed the trait with the λ_j value closest to zero at each step and computed the correlation between observed and predicted relative abundances. We also assessed the significance of the constraints for each model with a permutation test (Shipley 2010b). This permutation test indicated whether or not the set of constraints was relevant in predicting species relative abundances. We quantified the proportion of explained deviance for each set of constraints using a generalisation of the classic model R^2 (R^2_{KL}) that is based on the Kullback-Leibler divergence (Cameron & Windmeijer 1997) and which is appropriate for such models. The R^2_{KL} has the same properties as the usual R^2 coefficient and is interpreted in a similar way.

We tested the effects of a uniform prior and a neutral prior on the predictive performance of the MaxEnt model. The uniform prior implies that differences in species abundance are due only to trait differences between species with no contribution by larger meta-community processes. It is a maximally uninformative prior and each state (*i.e.* species) has the same prior probability ($1/S$). The neutral prior includes non trait-based processes that can explain community structure, like dispersal limitation (Shipley 2010a). If traits are unimportant in explaining community assembly (*i.e.* individuals are functionally equivalent), then species with higher relative abundances in the regional species pool should be more abundant in local communities. The neutral prior is formulated as the species relative abundances in the regional pool (*i.e.* the pool including all plots). The two scenarios that we analysed are thus one including a uniform prior with CWM constraints and a second one that included a neutral prior with CWM constraints. The second scenario is not a “pure” neutral model (*sensu* Hubbell

2001) but rather a “hybrid” scenario where both niche-based and neutral-based processes occur (Sonnier, Shipley & Navas 2010).

We also used predicted CWM trait values to predict species relative abundances. To do this, we ran a redundancy analysis (RDA) of observed CWM trait values against an aridity index and the duration of enclosure to extract predicted CWM trait values. We used these predicted values as constraints in the maximum entropy analysis. This is equivalent to predicting values from a regression model because RDA is the multivariate equivalent of multiple linear regression (Lepš & Smilauer 2003).

Predicting future species assemblages under a climate change scenario

According to the IPCC (2007b), we should expect an increase of 3.6°C in mean annual temperature and a decrease of 20% in precipitation in eastern Morocco for the period between 1980-1999 and 2080-2099. These numbers are based on the median climate change predicted across 21 global circulation models for the A1B scenario. This scenario assumes rapid economic growth, the development and spread of new technology, socio-economic convergence among regions, and a balance between fossil fuel and alternative energy sources (IPCC 2007b).

To predict future CWM traits, we first computed the expected aridity indices for the 2080-2099 period, based on the Climate Information Tool from the Food and Agriculture Organisation (FAO) website (<http://www.fao.org/nr/water/aquastat/gis/index3.stm>), by increasing monthly temperature by 3.6°C and decreasing monthly precipitation by 20%. Second, we used these new aridity indices to predict future CWM values from the RDA model structure. Finally, we used the predicted future CWM values as constraints within the MaxEnt model while limiting ourselves to a uniform prior, because we cannot predict the future species regional pool. We also considered that grazing pressure would be maintained in grazed areas and that enclosures would be maintained in the ungrazed areas up to the 2080-2099 period.

To facilitate the interpretation of future community structure, we classified species into one of Grime's (2001) three C-S-R primary strategies. We classified species *a priori* as C-, S- or R-strategists based on their functional traits: (i) perennial species with clonal reproduction, large lateral spread and high stature were ascribed to C-strategists (competitive species; mostly perennial grasses), (ii) perennial species with drought resistance adaptations (e.g. succulence, C₄ metabolism) were ascribed to the S-strategists (stress-tolerant species; mostly subshrubs), and (iii) annual species with short stature, high SLA and LNC values were ascribed to R-strategists (ruderal species). A linear discriminant analysis based on the species by trait matrix confirmed that our classification was acceptable: 88% of species were correctly classified. This type of analysis allows one to verify if a set of predictor variables (in our case the 14 functional traits) are adequate to define groups (here C-, S- and R-strategists) by finding the best linear combination of predictor variables.

Statistical analysis

We ran all analyses within the R statistical environment (R Core Development Team, Vienna, Austria). We obtained predicted species relative abundances with the `maxent` function with a tolerance of $1 \cdot 10^{-8}$. Permutations were performed with the `maxent.test` function with $n = 999$ permutations. Both functions are included within the `FD` package (Laliberté & Shipley 2011). RDA was performed with the `cca` function from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2011). We extracted the fitted CWM values from the predicted environmental values with the `predict` function from the same package. We set the level of statistical significance at $p < 0.05$.

Results

Predicting actual species assemblages

Based on backward stepwise selection, a minimum of two and three traits were required to significantly predict species relative abundances when all sites were included in the analysis

for models with uniform and neutral priors, respectively (Table 3). When considering grazed sites only, seven and one traits were needed to significantly predict species abundances with the uniform and neutral priors, respectively. When considering ungrazed sites only, four and two traits were needed to significantly predict species abundances with the uniform and neutral priors, respectively. However, a minimum of nine traits with the neutral prior was required for the α probabilities to reach a stable value (*i.e.* to remain statistically significant after adding trait constraints).

We observed an asymptotic relationship between the number of traits included in the model and predictive abilities with both priors (Figure 1). Predictions made with the neutral prior were always higher than those with the uniform prior, but the difference decreased as the number of traits that were included in the model increased. Predictive ability reached a plateau at approximately eight traits. The order of the functional traits varied depending on the type of prior and when considering different groups of sites (Table 3). When we looked at the Spearman rank correlations (r_s) between the models with the uniform and neutral priors for the traits that had been removed, the order of the traits removed when considering all sites ($r_s = 0.908$, $p < 0.001$) and ungrazed sites only ($r_s = 0.684$, $p = 0.007$) were more similar than for the grazed sites only ($r_s = 0.160$, $p = 0.586$).

When we used the fitted CWM trait values from the RDA instead of the observed CWM trait values as input for the maximum entropy analysis, we observed lower correlations between observed and predicted relative abundances. The models with the 14 trait constraints with the uniform and neutral priors explained 32.75% and 33.74% of the deviance respectively. As predicted trait constraints were removed, the predictive ability decreased in a fashion similar to that depicted in Fig. 1 (data not shown). For a fixed number of trait constraints, the deviance was always lower when we used predicted CWM trait values as constraints in the maximum entropy analysis compared to when we used observed CWM trait values. All models based on predicted CWM trait values were not statistically significant.

Table 3. Results of the backward stepwise selection based on observed CWM traits with (a) a uniform prior and (b) a neutral prior. Shown are the traits removed at each successive step, the proportion of explained deviance (R^2_{KL}) and the significance of the trait constraints to explain species relative abundances. Trait abbreviations are detailed in Table 2.

(a) Uniform prior									
Number of traits included	Trait removed	All sites		Grazed sites			Ungrazed sites		
		R^2_{KL}	p	Trait removed	R^2_{KL}	p	Trait removed	R^2_{KL}	p
14	C:N	0.990	0.001	PV	0.991	0.001	H _{veg}	0.988	0.001
13	LNC	0.981	0.001	SM	0.959	0.012	C:N	0.975	0.001
12	$\delta^{13}C$	0.979	0.001	SLA	0.950	0.003	$\delta^{13}C$	0.969	0.001
11	PV	0.969	0.001	On.fl	0.913	0.001	LNC	0.952	0.001
10	Succ	0.910	0.001	Succ	0.898	0.002	Clon	0.941	0.001
9	On.fl	0.906	0.001	$\delta^{13}C$	0.882	0.001	Wood	0.918	0.001
8	H _{veg}	0.882	0.001	H _{veg}	0.843	0.001	Ann	0.841	0.001
7	LA	0.758	0.001	Clon	0.819	0.001	SLA	0.787	0.001
6	LDMC	0.691	0.001	Wood	0.578	0.16	PV	0.701	0.001
5	SM	0.599	0.001	Ann	0.548	0.065	LA	0.530	0.001
4	Clon	0.556	0.001	LDMC	0.294	0.344	LDMC	0.478	0.001
3	Wood	0.212	0.001	LNC	0.132	0.753	SM	0.168	0.736
2	Ann	0.125	0.007	C:N	0.069	0.853	Succ	0.101	0.172
1	SLA	0.038	0.179	LA	0.024	0.296	On.fl	0.016	0.908

(b) Neutral prior									
Number of traits included	Trait removed	All sites		Grazed sites			Ungrazed sites		
		R^2_{KL}	p	Trait removed	R^2_{KL}	p	Trait removed	R^2_{KL}	p
14	LNC	0.991	0.001	SLA	0.990	0.002	C:N	0.992	0.001
13	C:N	0.986	0.001	C:N	0.983	0.003	LNC	0.982	0.001
12	$\delta^{13}C$	0.979	0.001	$\delta^{13}C$	0.976	0.004	$\delta^{13}C$	0.976	0.001
11	PV	0.974	0.001	PV	0.966	0.001	LA	0.974	0.001
10	LDMC	0.938	0.001	SM	0.931	0.004	PV	0.955	0.001
9	Succ	0.921	0.001	LA	0.901	0.004	Wood	0.918	0.004
8	On.fl	0.916	0.001	LNC	0.878	0.001	Clon	0.868	0.332
7	H _{veg}	0.871	0.001	Wood	0.841	0.001	Ann	0.817	0.147
6	LA	0.796	0.001	Clon	0.792	0.001	SLA	0.734	0.08
5	Clon	0.731	0.001	On.fl	0.685	0.002	H _{veg}	0.656	0.109
4	Wood	0.585	0.003	Ann	0.610	0.001	LDMC	0.586	0.044
3	Ann	0.494	0.036	Succ	0.518	0.001	SM	0.460	0.189
2	SLA	0.291	0.214	LDMC	0.424	0.001	Succ	0.394	0.046
1	SM	0.192	0.755	H _{veg}	0.252	0.005	On.fl	0.271	0.534

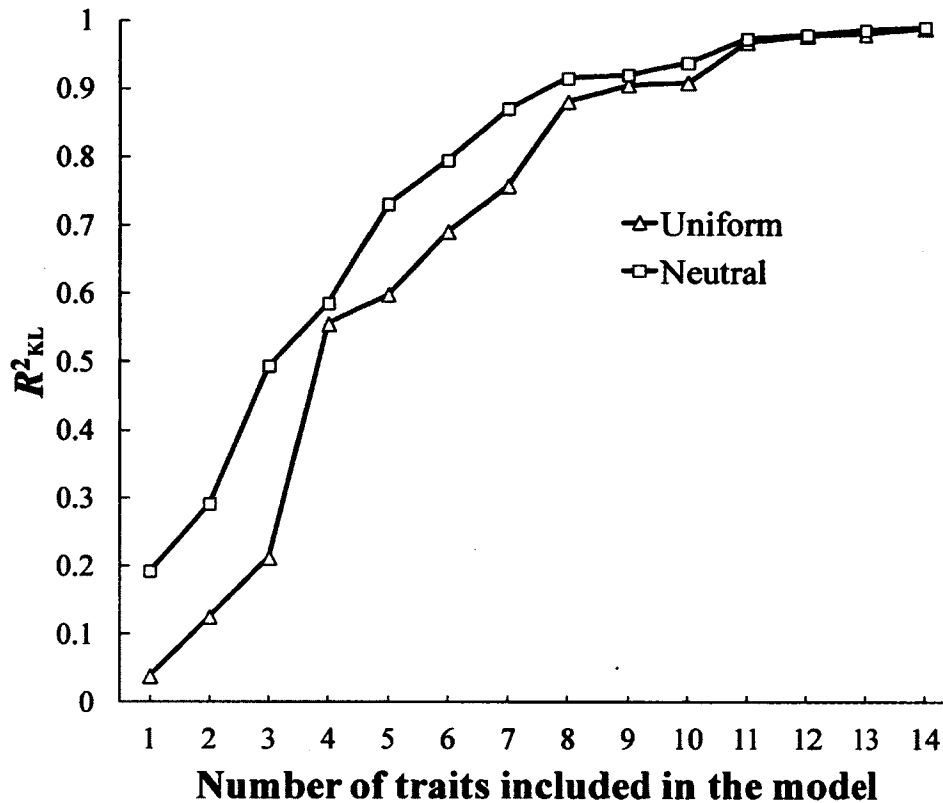


Figure 1. Percentage of explained deviance (R^2_{KL}) as a function of the number of functional traits included in the MaxEnt model when considering all sites (grazed and ungrazed). The minimum number of traits to significantly predict species relative abundances was two and three for the models with the uniform prior and the neutral prior, respectively.

Predicting future species assemblages under a climate change scenario

Results from RDA showed that we were able to explain 24.1% of total variance in CWM trait composition with the aridity index and duration of enclosure. Both constrained RDA axes

were statistically significant ($p = 0.001$ and $p = 0.011$ for axes 1 and 2, respectively). We computed the new CWM trait values from this ordination model with the predicted aridity conditions for the 2080-2099 period. We used them as the input for the second maximum entropy analysis.

Predictions for the 2080-2099 period showed a shift in plant community structure (Fig. 2). For both grazed and ungrazed sites, we observed an increase in stress-tolerant species and a decrease in competitive species and ruderal species. The MaxEnt model predicted that, for both grazed and ungrazed sites, the dominant group would switch from ruderal species in 2010 to stress-tolerant species in 2080. The model also predicted that, in 2080, ruderal species would be more abundant in grazed sites and competitive species would be more abundant in ungrazed sites. The competitive species remained the group with the lowest abundance in both cases.

Discussion

Predicting actual species assemblages

Predictive models can be useful if they demonstrate high predictive ability and include easily accessible variables as inputs. We achieved a relatively high predictive ability with the MaxEnt model. However, the predictive ability of this model relies on various factors such as the number and the nature of trait constraints that were included in the analysis, the type of prior used and the size of the species pool (Sonnier, Shipley & Navas 2010).

Although the MaxEnt model can be applied to any plant community and set of environmental conditions, the choice of trait constraints may be made more specific for different environmental conditions to obtain greater prediction accuracy. Depending on whether we considered all sites or only grazed versus ungrazed sites, the importance of traits changed (Table 3), thereby highlighting the different filtering processes that depend upon the

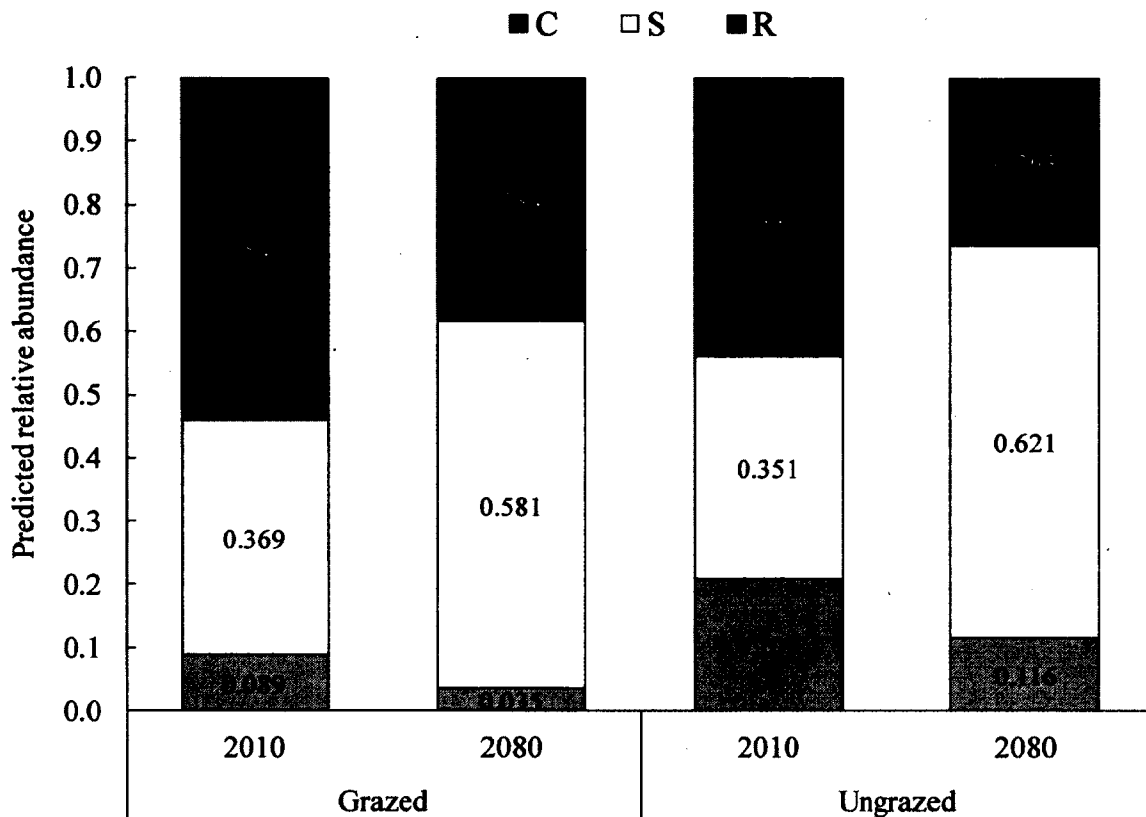


Figure 2. Community composition by functional group (C-, S- and R-strategists) for 2010 and 2080 based on the MaxEnt model in grazed and ungrazed sites. The numbers in the columns represent the predicted relative abundances of each functional group per year and condition (grazed or ungrazed).

environmental conditions. In their analysis of species assemblages in southern France, *Sonnier et al.* (2012) identified leaf dry matter content, plant height and leaf nitrogen concentration as major trait constraints under four agronomic treatments. For herbaceous species assemblages along an altitudinal gradient, *Shipley et al.* (2011) determined that leaf area, isotopic carbon signatures and root chemical composition were the most important traits for predicting community composition. Our results indicated that while those traits could be important here, several other traits (*e.g.* seed mass) also played a crucial role in discriminating among species (*i.e.* determining community composition with the MaxEnt model). Even though inclusion of

more trait constraints logically implies better predictions, the choice of trait constraints should be based on the best available knowledge with respect to the trait-filtering process. The most reasonable approach is to use traits that are well predicted by environmental variables and which vary markedly among species (Laughlin *et al.* 2011). In our case, we selected an ensemble of functional traits that are known to respond to aridity and grazing pressure in the arid steppes of eastern Morocco (Frenette-Dussault *et al.* 2012). In case such trait-environment relationships are not available, we recommend selecting traits based on other studies with similar levels of environmental stress and disturbance.

The prediction of species relative abundances was relatively lower when based on predicted CWM trait values than when based on actual CWM trait values. This was to be expected because RDA only accounted for 24.1% of the covariation in these CWM trait values and, consequently, any errors made in measuring the actual CWM trait values, which are the model constraints in the MaxEnt model, will necessarily reduce the predictive ability of the MaxEnt model. Therefore, the relatively weak trait-environment relationships that are reported here decreased the accuracy of the predictions. Two reasons might explain these weak relationships. First, it is possible that the aridity gradient and exclosure durations considered in this study were too short to illustrate a clear abiotic filtering process. Water stress was a major constraint on community composition even in the least arid sites in our study area. Because of this, neutral processes (*e.g.* dispersal limitation) might have been detected more easily as having some importance in community assembly. The better predictions obtained with the neutral prior suggest this interpretation. Second, as previously shown (Frenette-Dussault *et al.* 2012), plants of arid steppes might not have evolved towards a single “optimal” ecological strategy: rather, they have adopted two distinct strategies, namely stress avoidance (annual species) and stress tolerance (subshrubs). The contrast in functional trait values between those two functional groups probably reduced the correlation between CWM trait values and environmental variables.

Predicting future species assemblages under a climate change scenario

The maximum entropy analysis suggested that stress-tolerant subshrubs would become the dominant functional group in the coming decades. This shift in community composition can be linked to the process of desertification. Desertification consists of a diminution in herbaceous cover, an increase in shrub cover and a general increase in bare soil surface area (Asner *et al.* 2004). Heavy grazing and drought are usually considered to be major factors contributing to desertification (Asner *et al.* 2004). Grazing exclusion may help to restore arid grasslands and steppes, but the very slow response of these ecosystems may delay visible changes in community structure, especially the return of perennial grasses (Valone *et al.* 2002). The MaxEnt model predicted that perennial grasses (*i.e.* the C-strategists) would be the least abundant group even in ungrazed sites (Fig. 2). Changes in soil properties maintaining a stable-state desert shrubland and the accentuation of aridity may partly explain the inability of perennial grasses to recover in those ungrazed sites (Schlesinger *et al.* 1990).

Although our predictions indicated some changes in species assemblages due to increased aridity, we must highlight some limitations of the MaxEnt model under a climate change scenario. A major limitation affecting the validity of our predictions of future species assemblages is our inability to predict how the species regional pool will change with increasing aridity. It is very probable that some species will migrate due to changing climatic conditions (*e.g.* Walther *et al.* 2002; Bertrand *et al.* 2011), although the pool of species that are capable of migrating and their respective speeds of colonisation remain unknown. Some species will not be part of the species pool, due to their “inability” to cope with new environmental conditions, while “newcomers” may be recruited. Adding such new species into the model would be mathematically simple once such potential invaders would be identified and their traits would be measured. For example, *Fredolia aretioides* (Coss. & Dur. ex Bunge) is a drought-resistant endemic subshrub that is currently distributed just north of the Sahara and which can persist in rocky steppes receiving ≤ 100 -120 mm of rain per year. We did not include *F. aretioides* in our species pool because it is not currently found in our study sites but occurs further south where aridity is more severe. Consequently, it is not unrealistic

to think that *F. aretioides* may be found in our study sites in future decades. Future work should focus on defining “extended” species pools, as it has been shown that using a “restricted” species pool may yield misleading conclusions (Barbet-Massin, Thuiller & Jiguet 2010).

Another uncertainty concerns the assumption that grazing pressure will be maintained in future years. Depending on how socio-economic conditions evolve in Morocco, the importance of pastoralism may evolve as well. Pastoralism has often been associated with precarious living conditions (Maatougui, Acherkouk & Bouayad 2005). Recent changes in pastoral activities has increased the pressure on arid steppes of eastern Morocco and further accentuated their current state of degradation (Bechchari *et al.* 2005). Given the importance of arid steppes for ecological processes and socio-economic well-being, future management policies for such ecosystems will have to find a balance between conservation and production to ensure their long-term use.

In conclusion, even though we have outlined some limitations to the application of the MaxEnt model to predict species assemblages under a climate change scenario, we strongly advocate further studies to refine its application. A better definition of the species pool and the simulation of various grazing scenarios may serve to increase predictive ability of the MaxEnt model for arid steppes. One of the current challenges is the accurate prediction of CWM trait values from environmental variables in such ecosystems. Better prediction of trait-environment relationships should facilitate the acceptance and use of the MaxEnt model. From a more practical point of view, if plant community changes are in line with our predictions, serious actions will have to be undertaken to maintain long-term sustainable use of the arid steppes of eastern Morocco.

Acknowledgements

Funding and supervision of this study was provided by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) under the leadership of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohamed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC, and H.E. Mohammed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. We thank F.O. Ezza, A.S.R. Sanz, M. Bidat and H. Hdidou for their assistance during field work. We also thank Dr. G. Sonnier, Dr. W.F.J. Parsons and anonymous reviewers for valuable comments that substantially improved the manuscript. We are grateful to the Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification for authorising access to the Tirnest site.

References

- Ait, B. (1996). Rapport d'identification du projet de développement des parcours et de l'élevage dans le cercle de Missour. Direction Provinciale de l'Agriculture, Missour, Morocco.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. & Harris, A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29, 261-299.
- Barbet-Massin, M., Thuiller, W. & Jiguet, F. (2010). How much do we overestimate future local extinction rates when restricting the range of occurrence data in climate suitability models? *Ecography* 33, 878-886.
- Bechchari, A., Acherkouk, M., El Koudrim, M. & Maatougui, A. (2005). Caractérisation, atouts et contraintes de l'élevage ovin au Maroc oriental. In *L'élevage du mouton et ses systèmes de production au Maroc*, B. Boulanouar & R. Paquay, eds. (Rabat, Morocco: INRA), pp. 77-90.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.C. & Gégout, J.C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479, 517-520.
- Brodie, J., Post, E., Watson, F. & Berger, J. (2012). Climate change intensification of herbivore impacts on tree recruitment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 279, 1366-1370.

- Cameron, C.A. & Windmeijer, F.A.G. (1997). An R-squared measure of goodness of fit for some common nonlinear regression models. *Journal of Econometrics* 77, 329-342.
- Daget, P. & Poissonnet, J. (1971). Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies: critères d'application. *Annales agronomiques* 22, 5-41.
- Della Pietra, S., Della Pietra, V. & Lafferty, J. (1997). Inducing features of random fields. *IEEE Transactions Pattern Analysis and Machine Intelligence* 19, 1-13.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Léger, J.F., Meziane, D. & Hingrat, Y. (2012). Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science* 23, 208-222.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties* (Chichester, UK: John Wiley & Sons).
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302-1305.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (Princeton: Princeton University Press).
- IPCC (2007a). *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC (2007b). *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jaynes, E.T. (1957a). Information theory and statistical mechanics I. *The Physical Review* 106, 620-630.
- Jaynes, E.T. (1957b). Information theory and statistical mechanics II. *The Physical Review* 108, 171-190.
- Kardol, P., Company, C.E., Souza, L., Norby, R.J., Weltzin, J.F. & Classen, A.T. (2010). Climate change effects on plant biomass alter dominance patterns and community evenness in an experimental old-field ecosystem. *Global Change Biology* 16, 2676-2687.

- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Laliberté, E. & Shipley, B. (2011). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-11. <http://CRAN.R-project.org/package=FD>.
- Laouina, A., Chaker, M., Nafaa, R. & Naciri, R. (2001). Forest and steppe grazing lands in Morocco: Degradation processes and impacts on runoff and erosion. In: The RICAMARE Workshop on land use changes & cover and water resources in the Mediterranean region, Institut des Régions Arides, Medenine, Tunisia.
- Laughlin, D.C., Fulé, P.Z., Huffman, D.W., Crouse, J. & Laliberté, E. (2011). Climatic constraints on trait-based forest assembly. *Journal of Ecology* 99, 1489-1499.
- Lazarev, G. (2008). L'élevage pastoral dans les Hauts Plateaux de l'Oriental du Maroc. CIHEAM, Paris, FR.
- Le Houérou, H.N. (1995). Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. *Options Méditerranéennes Série B: Études et recherches* 10, 1-396.
- Lepš, J. & Smilauer, P. (2003). *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).
- Maatougui, A., Acherkouk, M. & Bouayad, A. (2005). Caractérisation économique de l'élevage ovin dans les hauts plateaux de l'Oriental. In *L'élevage du mouton et ses systèmes de production au Maroc*, B. Boulanouar & R. Paquay, eds. (Rabat: INRA), pp. 91-102.
- Merow, C., Latimer, A.M. & Silander, J.A. (2011). Can entropy maximization use functional traits to explain species abundances? A comprehensive evaluation. *Ecology* 92, 1523-1537.
- Miranda, J.D., Armas, C., Padilla, F.M. & Pugnaire, F.I. (2011). Climatic change and rainfall patterns: Effects on semi-arid plant communities of the Iberian Southeast. *Journal of Arid Environments* 75, 1302-1309.
- Msika, B., El Harizi, K., Bourbouze, A. & Lazarev, G. (1997). *Rapport de développement de l'élevage et des parcours de l'Oriental - Évaluation à mi-parcours*. IFAD, Rome, IT.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2011). *vegan: community ecology package*. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pakeman, R.J. & Queded, H.M. (2007). Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10, 91-96.

Parry, M.L., Rosenzweig, C., Iglesias, A., Livermore, M. & Fischer, G. (2004). Effects of climate change on global food production under SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environmental Change* 14, 53-67.

Pompe, S., Hanspach, J., Badeck, F.W., Klotz, S., Bruehlheide, H. & Kühn, I. (2010). Investigating habitat-specific plant species pools under climate change. *Basic and Applied Ecology* 11, 603-611.

Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A. & Whitford, W.G. (1990). Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247, 1043-1048.

Shipley, B. (2010a). *From plant traits to vegetation structure: Chance and selection in the assembly of ecological communities* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).

Shipley, B. (2010b). Inferential permutation tests for maximum entropy models in ecology. *Ecology* 91, 2794-2805.

Shipley, B., Laughlin, D.C., Sonnier, G. & Otfinowski, R. (2011). A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly. *Ecology* 92, 507-517.

Shipley, B., Paine, C.E.T. & Baraloto, C. (2012). Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93, 760-769.

Shipley, B., Vile, D. & Garnier, E. (2006). From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314, 812-814.

Sonnier, G., Navas, M.L., Fayolle, A. & Shipley, B. (2012). Quantifying trait selection driving community assembly: a test in herbaceous plant communities under contrasted land use regimes. *Oikos*, 121, 1103-1111.

Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L. (2010). Plant traits, species pools and the prediction of relative abundance in plant communities: a maximum entropy approach. *Journal of Vegetation Science* 21, 318-331.

Valone, T.J., Meyer, M., Brown, J.H. & Chew, R.M. (2002). Timescale of perennial grass recovery in desertified arid grasslands following livestock removal. *Conservation Biology* 16, 995-1002.

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, 882-892.

Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature* *416*, 389-395.

Yang, H., Wu, M., Liu, W., Zhang, Z., Zhang, N. & Wan, S. (2011). Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe. *Global Change Biology* *17*, 452-465.

Supporting information

Appendix S1: A simple example to understand the functioning of the MaxEnt model

We present a simple example of trait-based community assembly with three species in the species pool and a single functional trait to illustrate how the MaxEnt model works. We first need to determine what is the species pool. Assume that, in a large area, we sampled various plots and assume that we found three species only. We measured their relative abundance in the large area. This constitutes our regional species pool and we consider it as the neutral prior. We also measured a functional trait relevant to the species' persistence in our area of study (Table S1).

Table S1. Functional trait value for each species and their relative abundance

Species	Trait value	Relative abundance in regional pool
sp.A	1	0.15
sp.B	2	0.27
sp.C	3	0.58

Let us also assume that we know the CWM value of that functional trait for a given local plant community. We could have measured it directly in the field or we could have independently obtained this value from another predictive model. For a certain plant community within the large area, we find that the CWM value is 2.4. Shown are three probability vectors of relative abundances out of many (*i.e.* the feasible set) that will be equal to a CWM value of 2.4 and sum to one (*i.e.* the normalisation constraint) (Table S2). Note that it is not possible to assign a value of zero to any species, because if we include a species in the

regional species pool, the model assumes that there is a non-null probability for that species being found in the community.

Table S2. Plausible probability vectors and their relative entropy

Species	Vector 1	Vector 2	Vector 3
sp.A	0.100	0.200	0.162
sp.B	0.400	0.200	0.276
sp.C	0.500	0.600	0.562
Relative Entropy	-0.0425	-0.0179	-0.0008

The next step is to choose which of the vectors will constitute our prediction of community composition. Based on the maximum entropy principle, which states that the least biased prediction is the one that maximises the relative entropy, we should choose vector 3 (Table S2). This is so because vector 3 is more similar to the initial prior (Table S1) than are vectors 1 and 2, while agreeing with the stated constraints (*i.e.* CWM = 2.4 and $\sum p_i = 1$); in fact, vector 3 maximised relative entropy. Finally, we assess validity of the prediction by computing R^2_{KL} , which is similar in its interpretation to the classic coefficient of determination, to obtain the correlation between observed and predicted abundances.

CHAPITRE 3

ÉTENDRE L'APPROCHE FONCTIONNELLE AUX INSECTES

Avant-propos

De manière générale, l'écologie fonctionnelle est une approche principalement utilisée pour étudier l'assemblage des communautés de plantes le long de gradients environnementaux. Les deux premiers chapitres de cette thèse en sont des exemples concrets. Ce dernier chapitre tente d'inclure un niveau trophique supplémentaire à l'étude des communautés. Plus particulièrement, je me suis attardé aux relations fonctionnelles pouvant exister entre l'environnement, la végétation et les communautés de fourmis. J'ai comparé différents modèles pour expliquer la relation entre ces trois composantes pour proposer une structure multitrophique des steppes de l'Oriental marocain. Il est à noter que je n'ai utilisé que cinq des 23 traits fonctionnels de plantes (chapitre 1) pour les analyses, car ce sont les traits qui discriminent le mieux entre différents types de végétation (*i.e.* végétation annuelle, ligneuse, adaptée à la l'aridité ou au pâturage). D'un point de vue pratique, ce sont également des traits qui peuvent être obtenus facilement et qui sont reconnus pour leur importance dans le fonctionnement des communautés végétales (Cornelissen *et al.*, 2003). Selon moi, c'est le chapitre le plus novateur de tout le projet de thèse, car il vise à promouvoir l'application de l'approche fonctionnelle, très utilisée dans l'étude des communautés végétales, au monde animal.

Les données utilisées proviennent d'un échantillonnage de fourmis réalisé en juin 2010 sur près de la moitié des parcelles de végétation échantillonnées. J'ai été assisté d'un technicien de terrain lors de la récolte des pièges fosses. J'ai moi-même effectué le tri des fourmis par espèce et la mesure des traits fonctionnels morphométriques. J'ai été assisté par un entomologiste (A. François) pour identifier les fourmis à l'espèce. L'identification a ensuite été validée par un myrmécologue spécialiste de la myrmécofaune du Maroc (C. Galkowski). Le résultat de ce travail est présenté dans le manuscrit « *Linking plant and insect traits to understand multitrophic community structure in arid steppes* ». Ce manuscrit, dont je suis premier auteur, a été soumis pour publication à la revue *Ecology* en avril 2012. Concernant la production du manuscrit, j'ai effectué toutes les analyses statistiques et j'ai assumé la

rédaction. Tous les co-auteurs ont joué un rôle important lors de la planification de l'échantillonnage et lors de l'élaboration du plan de rédaction. Ils m'ont également soutenu par leurs conseils éclairés lors des analyses et de la discussion et ont apporté des commentaires pertinents afin d'améliorer autant la forme que le contenu du manuscrit.

Linking plant and insect traits to understand multitrophic community structure in arid steppes

Cédric FRENETTE DUSSAULT^{1*}, Bill SHIPLEY¹ & Yves HINGRAT²

¹Département de biologie, Université de Sherbrooke, 2500 boulevard de l'Université, Sherbrooke, Québec, Canada J1K 2R1.

²RENECO Wildlife Consultants LLC, P.O. Box 61741, Abu Dhabi, United Arab Emirates

*Correspondence author. E-mail: cedric.frenette.dussault@usherbrooke.ca

Keywords: ant communities; arid steppes; community assembly; eastern Morocco; functional ecology; insect traits; partial Mantel test; vegetation structure

Abbreviations: $\delta^{13}\text{C}$, ^{13}C isotope content; ANT, ant dissimilarity matrix; CWM, community-weighted-mean; ENV, environmental dissimilarity matrix; LDMC, leaf dry matter content; SLA, specific leaf area; VEG, vegetation dissimilarity matrix

Résumé

L'écologie fonctionnelle est une approche prometteuse, car elle vise à expliquer les mécanismes d'assemblage des communautés. Cependant, cette approche a surtout été appliquée aux communautés végétales. Dans ce manuscrit, nous avons étendu l'approche fonctionnelle à un système multitrophique en combinant des traits de plantes et de fourmis dans différentes conditions environnementales. Nous avons étudié les relations entre ces trois composantes le long d'un gradient d'aridité dans des conditions pâturées et non pâturées dans les steppes arides du Maroc Oriental. Nous avons utilisé des corrélations partielles de Mantel et une analyse du quatrième coin pour décrire les effets de l'environnement et de la végétation sur les communautés de fourmis. Nos résultats ont montré que la structure de la végétation a eu un effet direct sur la composition des communautés de fourmis tandis que l'environnement n'a eu qu'un effet indirect sur ces communautés à travers la structure de la végétation. Ces résultats ont été confirmés autant par une analyse taxonomique que fonctionnelle des communautés. Les corrélations étaient cependant plus fortes en se basant sur la composition taxonomique. L'utilisation des traits fonctionnels en écologie animale est une approche relativement nouvelle et l'application de cette approche à plus d'un niveau trophique sera probablement bénéfique afin d'identifier les mécanismes d'assemblage des communautés multitrophiques.

Abstract

Functional ecology, due to its ambition to provide a mechanistic understanding of community assembly, is a promising approach in ecology but has mostly been applied to plant communities. We extended the functional approach to a multitrophic system by combining plant and ant traits in relation to environmental conditions to study the relationships between these three components along an aridity gradient in grazed and ungrazed conditions in the arid steppes of eastern Morocco. We related each component (environment, vegetation and ants) using Mantel partial correlations and a fourth-corner analysis to describe the effects of the environment and vegetation on ant communities. Results indicated that vegetation had a direct effect on ant community composition while the environment only had an indirect effect on ant community composition through vegetation structure. This result was consistent when looking at both the taxonomic and functional composition of communities, but correlations were stronger when based on taxonomic composition. The use of functional traits in animal ecology is relatively new and an increase in trait-based community ecology studies that include more than one trophic level would be beneficial in identifying trait-based patterns in multitrophic communities.

Introduction

The current trend in plant community ecology is to rely on functional traits to explain species assemblages along environmental gradients. This approach relies heavily on the notion of trait-based environmental filtering (Keddy 1992) and on the measurement of relevant functional traits along environmental gradients (Grime 2001, McGill *et al.* 2006). It holds great potential for accurate and quantitative predictions of community composition. An interesting avenue in community ecology would be to extend the functional approach, developed mostly from plant ecology, to other trophic levels. Beyond the disciplinary differences between plant and animal ecology, a predictive functional approach would be useful in understanding how the environment is linked to the functional structure of ecological

communities that are described at more than one trophic level. This approach could provide new insights into community assembly mechanisms and could also be relevant for biodiversity monitoring and ecosystem service assessment (Vandewalle *et al.* 2010, Luck *et al.* in press).

Animal ecologists have a long tradition of grouping animals based on ecological, rather than on taxonomic, similarities (*e.g.* Root 1967). However, the newer “trait-based” approach in plant ecology, which we use here, concentrates on the distribution of the traits themselves in the community rather than on non-taxonomic groupings that are based on suites of traits. This new notion of trait-based community assembly is less developed in animal ecology than in plant ecology. The few studies that have measured functional traits in animals were mainly interested in characterizing the environment-animal relationships and have been concerned mostly with birds (Vandewalle *et al.* 2010), benthic macroinvertebrates (Statzner *et al.* 2004), beetles (Ribera *et al.* 2001, Moretti *et al.* 2010), and ants (Wiescher *et al.* 2012). Some studies have looked at the functional relationships between plant traits and phytophagous insects (Peeters *et al.* 2007) or butterflies (Dennis *et al.* 2004), but these studies did not include environmental gradients. A more global approach would be to consider environment-vegetation-animal relationships simultaneously using the functional approach. To our knowledge, this has only been done with grasshoppers by van der Plas *et al.* (2012). Plant-insect systems might be a good place to start because insect communities are usually linked to plant communities (*e.g.* Siemann 1998) and because of the relative ease with which they can be sampled compared to vertebrate taxa. Insect species are also interesting because of their widespread use as indicators (Vandewalle *et al.* 2010).

We investigated the application of functional traits to studying community structure along environmental gradients using two trophic levels, namely plants and ants. Recently, Frenette-Dussault *et al.* (2012) described the changes in the functional structure of the vegetation in the arid steppes of eastern Morocco along gradients of aridity and grazing pressure. Here, we have extended the application of functional traits to ant communities in the same region. We chose ants because of their importance in arid ecosystems (Hölldobler and Wilson 1990) and because of their relevance as indicator species (Agosti *et al.* 2000, Vandewalle *et al.* 2010).

Specifically, we asked two questions: (i) What are the effects of the environment and vegetation structure on ant functional community assemblages in arid steppes? (ii) How are the environment, vegetation structure and ant communities causally related at the taxonomic and functional levels? With respect to this second question, we considered four plausible alternative hypotheses that differ in their causal assumptions (Figure 1). We hypothesized that model 3 would be supported by our data due to the known influences of aridity (*e.g.* Pfeiffer *et al.* 2003) and vegetation composition (*e.g.* Siemann 1998) on ant communities.

Materials and methods

Study sites and abiotic environmental variables

We carried out this study in the arid steppes of eastern Morocco. The climate of this region has been described as Mediterranean arid, with cold winters and hot dry summers (Le Houérou 1995); average yearly minimum and maximum temperatures are about 10°C and 25°C respectively, and annual precipitation ranges between 150 and 250 mm. These steppes, which are collectively owned, have become degraded due to overgrazing by sheep and goats, the harvesting of woody species and the absence of fallow periods. We selected six sites (Appendix A) along a short precipitation gradient, each having both grazed and ungrazed areas. At each site, we calculated the aridity index, defined as the ratio of potential annual evapotranspiration to total annual precipitation, as described in Frenette-Dussault *et al.* (2012). The ungrazed areas in each site were permanent exclosures. The aridity index and duration of exclosure were not independent because sites differed in duration of exclosure. At each site, we sampled four plots: two in grazed and two in ungrazed conditions, except for the Enjil-2 site in which we sampled two ungrazed plots only, for a total of 22 plots. Distance between two plots was always greater than 800 m.

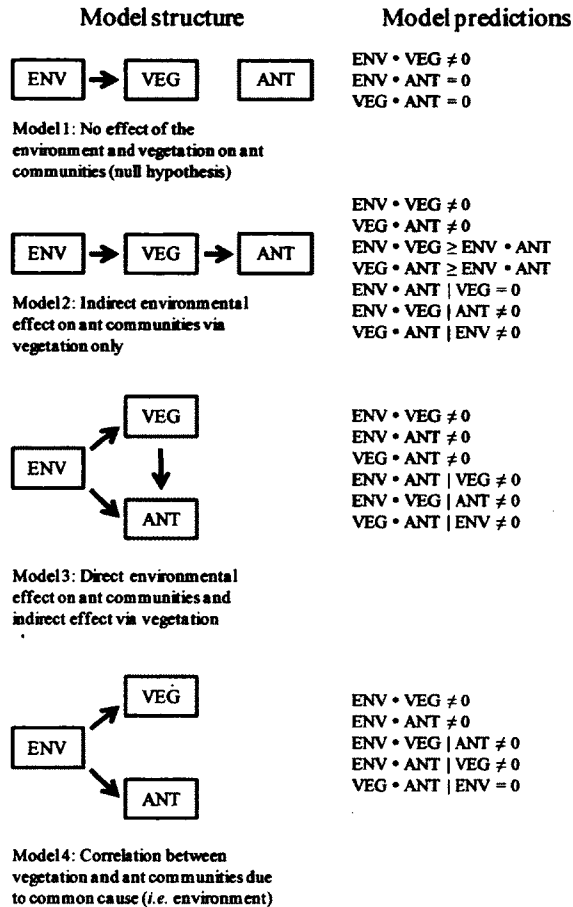


Figure 1. Four plausible ecological models explaining ant community composition. Each model explicitly displays the causal relationships between environmental conditions (ENV), vegetation structure (VEG), and ant communities (ANT). This representation is valid when using taxonomic or functional trait community composition. The notation $A \bullet B$ represents the correlation between dissimilarity matrices A and B and the notation $A \bullet B | C$ represents the partial correlation between dissimilarity matrices A and B when accounting (i.e. statistically controlling) for C. To be considered plausible, the model that is supported by the data has to meet all model predictions computed from the Mantel tests.

Vegetation and ant sampling

In each plot, we measured plant and ant abundances. Detailed methodology of plant abundance measurement is included in Frenette-Dussault *et al.* (2012). Briefly, we assessed plant species abundance based on plant cover and we measured the percentage of bare ground using the point-intercept method on 20x20 m² plots. This was done at the peak of standing biomass (April-May 2010). Ant abundance was estimated at each plot with four pitfall traps, which were located at the corners of the vegetation plots next to a perennial plant (Hingrat *et al.* 2007), over a three-week period from May 31 to June 19 2010. This period corresponded to the highest aboveground ant activity (Hingrat *et al.* 2007). Pitfall traps consisted of a PVC pipe (17 cm height, 10 cm diameter) topped with a funnel placed flush to the ground. A small container was placed inside the PVC pipe just under the funnel and filled with 30 ml of ethylene glycol to collect ants. Pitfall traps were emptied biweekly and ants were brought back to the lab where they were identified to species (or morpho-species, in a few cases). Ant abundances of the four pitfall traps per plot were averaged to estimate abundance. Hence, the plot, and not the pitfall trap, was our sampling unit (n = 22).

Trait measurements

In each plot, we measured five plant functional traits (specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), ¹³C isotope content ($\delta^{13}\text{C}$), succulence of leaves or stem, and onset of flowering) based on standardized protocols (Cornelissen *et al.* 2003) for species comprising at least 85% of total relative abundance (Pakeman and Quested 2007). This decision is based on the intuitive assumption that resource use should be proportional to species biomass (Bihn *et al.*, 2010). We chose these traits because of their functional links with water stress and grazing. Additional methodological details on plant trait measurements are available in Frenette-Dussault *et al.* (2012).

We measured six ant functional traits that were related to their ecological niche on a minimum of 10 workers per species: head length, relative eye length, relative leg length,

feeding guild (granivorous, omnivorous or insectivorous), period of activity (diurnal or nocturnal), and color (dark-colored or not) (Ribera *et al.* 2001, Bihn *et al.* 2010). Relative eye and relative leg lengths corresponded to eye and leg lengths divided by head length, respectively (Bihn *et al.*, 2010). Additional measurement details are provided in appendix B. For the morphometric measurements (*i.e.* head length, relative eye length, and relative leg length), we did not consider rare species (*i.e.* with less than 20 individuals sampled) nor queens. None of the species we sampled exhibited strong caste dimorphism. We verified intraspecific variability in head length for three abundant species (Appendix C). These three ant species were abundant at all sites so we could test the effect of aridity and grazing on species functional traits. We did not find any consistent effect of aridity or grazing, so we considered a single trait value per species. It is worth noting that our sampling plots were distributed along a relatively large gradient of plant cover (range: 2.7-68.0%, mean \pm SD: 26.5 \pm 17.5%). Hence, we are confident that the absence of intraspecific trait variability in ants is not due only to uncontrasted conditions among plots.

Causal relationships between the environment, vegetation structure and ant communities

We used simple and partial Mantel correlations to assess (partial) independence relationships between the environment, vegetation structure, and ant communities. Partial Mantel correlations (Legendre and Legendre 1998) allow one to quantify the degree of correlation between two dissimilarity matrices conditional on a third one in the same way that a partial Pearson correlation coefficient quantifies the correlation of two variables conditional on a third one. We tested the plausibility of four alternative path models (Figure 1) to explain such relationships based on these dissimilarity matrices. These alternative path models were tested using d-separation tests of path models (Shipley 2000a, 2000b).

We first created dissimilarity matrices for the environmental variables, for vegetation structure, and for ant communities. For the environmental dissimilarity matrix (ENV), we computed the Euclidean distance among plots based on two variables: aridity index and time-since-exclosure (0 for grazed sites). For the vegetation (VEG) and ant dissimilarity matrices

(ANT), we used the Bray-Curtis index (Legendre and Legendre 1998) on the site by species abundance matrix. We applied a $\log_{10}(x+1)$ transformation to the ant abundance matrix. This was necessary to reduce the influence of a single dominant species (*Monomorium areniphilum* Santschi) which occurred in all 22 plots and that accounted for 75.8% of all collected individuals. We then used these dissimilarity matrices to compute simple and partial Mantel correlations.

To perform the same analyses at the functional level, we first computed community-weighted mean (CWM) trait matrices by multiplying the abundance matrices (the \log_{10} -transformed matrix in the case of ants) by the functional trait matrices for plant and ant data (Garnier *et al.* 2004), thereby giving the trait value per plot of the average individual irrespective of its taxonomic affiliation. We transformed those CWM trait matrices into plant (VEG) and ant (ANT) functional dissimilarity matrices using the Euclidean distance.

Ant community assembly based on functional traits

We used the fourth-corner analysis (Dray and Legendre 2008) to evaluate functional relationships between the environment and ant functional traits that might explain community assembly. This analysis allows one to test for the significance of all pairwise combinations of species traits and environmental variables by analyzing three matrices simultaneously: sites by environmental variables, sites by species abundance data, and species by functional traits. In this analysis, the “environment” included the aridity index, the time-since-exclosure, the percentage of bare ground, and the CWM trait variables of the vegetation. We used “model 2” of Dray and Legendre (2008) to perform the permutations. This model preserves the original species assemblages and tests whether or not environmental characteristics affect the presence of such assemblages at particular sites. Again, we used the \log_{10} -transformed abundance data matrix to reduce the effect of *M. areniphilum*.

Data analysis

We ran all analyses within the R statistical environment (R Development Core Team, Vienna, Austria, 2011). We computed simple and partial Mantel correlations with the `mantel` and `mantel.partial` functions, respectively, from the `vegan` package (Oksanen *et al.* 2011). We performed the fourth-corner analysis with the `fourthcorner` function from the `ade4` package (Dray and Dufour 2007). In all cases, we used 9999 permutations to assess significance.

Results

Causal relationships between the environment, vegetation structure and ant communities

Although we had initially assumed that model 3 (Figure 1) was the most plausible, this model was rejected because one of the predictions ($ENV \cdot ANT \mid VEG \neq 0$; see model predictions on Figure 1) was not met. Instead, simple and partial Mantel correlations indicated that vegetation had a direct effect on ant community composition whereas environmental conditions had only an indirect effect on the ant communities through its effect on the vegetation (*i.e.* model 2 in Figure 1). We obtained this result for both the taxonomic and functional composition analyses (Table 1). It is the only model where the data met all model predictions. Simple and partial correlations tended to be higher when based on taxonomic rather than functional composition. Also, the VEG-ANT correlation tended to be higher than the ENV-VEG correlation.

Ant community assembly based on functional traits

Aridity was the variable most related to ant functional traits with significant associations with almost all ant traits, except for head length and omnivory (Fourth-corner analysis, Table 2). Ant traits were negatively correlated with aridity, except for granivory and nocturnal activity. All associations between ant traits and time-since-exclosure were non-significant. Bare ground had less significant associations with ant traits than aridity, but responded similarly for relative leg length, granivory, insectivory and color. Two plant traits (SLA and LDMC) were positively associated with one (relative eye length) and two (head length, relative leg length)

ant traits, respectively. Omnivory was not associated with any of the environmental and vegetation variables. Insectivory decreased with aridity and tended to respond in the opposite direction to granivory for the significant associations with vegetation CWM traits. Diurnal activity and dark-colored species decreased with aridity. Color responded similarly to insectivory with respect to the environment and vegetation.

Table 1. Relationships among the environmental variables (ENV), vegetation structure (VEG), and ant community composition (ANT). The values indicate the Pearson correlation coefficients for simple (above the diagonal) and partial Mantel correlations (below the diagonal). Analyses were performed on a) plant and ant taxonomic composition and b) plant and ant functional trait composition. Ant abundance was log₁₀-transformed. Significance was assessed with 9999 permutations.

		ENV	VEG	ANT
a)	ENV	_____	0.4224 ^{***}	0.2442 ^{**}
	VEG	0.3575 ^{***}	_____	0.5007 ^{***}
	ANT	0.0418 ^{ns}	0.4523 ^{***}	_____
b)	ENV	_____	0.1968 [*]	0.1293 ^o
	VEG	0.1714 [*]	_____	0.2495 [*]
	ANT	0.0845 ^{ns}	0.2304 [*]	_____

^op < 0.10; ^{*}p < 0.05; ^{**}p < 0.01; ^{***}p < 0.001; ^{ns}: non-significant

Table 2. Results of the fourth-corner analysis. This analysis indicates the tendency of the permutation results for each trait-environment combination. Pairwise relationships at the 5% significance level are indicated in dark gray for positive association, light gray for negative association and white for non-significant association. For each significant result, a Pearson correlation coefficient (*r*) for quantitative-quantitative trait associations or an ANOVA-like pseudo-*F* (*F*) for quantitative-qualitative trait associations, is shown (Dray and Legendre 2008).

Traits		Statistic	Aridity index	Time-since-exclosure	% Bare ground	Specific leaf area	Leaf dry matter content	¹³ C isotopic content	Succulence	Onset of flowering
Morphometric traits	Head length	<i>r</i>					0.09			
	Rel. eye length	<i>r</i>	-0.07			0.08				
	Rel. leg length	<i>r</i>	-0.08		-0.10		0.07		-0.08	-0.07
Feeding guild	Granivory	<i>F</i>	8.13		4.00			2.97	3.76	2.43
	Omnivory	<i>F</i>								
	Insectivory	<i>F</i>	1.74		2.32				2.53	2.50
Period of activity	Diurnal	<i>F</i>	1.99							
	Nocturnal	<i>F</i>	3.60							
	Dark	<i>F</i>	5.29		2.90			2.90	6.29	6.02

Discussion

Causal relationships between the environment, vegetation structure and ant communities

Our results showed a direct link between vegetation and ant communities, but we did not find a direct environmental effect as we had hypothesized (Figure 1, model 3). Instead, our results suggested that ant community composition was only indirectly affected by environmental conditions through its effect on vegetation (Figure 1, model 2). It was somewhat surprising not to find a direct effect of environmental conditions on ant community composition. However, vegetation structure can be relatively more important than large-scale environmental factors like fire (Vasconcelos *et al.* 2008) or grazing (Calcaterra *et al.* 2010) in explaining ant community composition because these factors directly influence vegetation structure, which then regulates microclimatic conditions. Changes in microclimate, in turn, can directly affect ant activity (Kaspari 1993). Aridity, as we measured it, might act as a coarser filter, which excludes all ant taxa that are not already adapted. Environmental constraints on those ant taxa that have successfully passed through this regional filter are possibly more relevant at smaller spatial scales and mediated by local vegetation.

Although water stress is a major constraint on desert ants (Hood and Tschinkel 1990), ants of arid environments can be active over a broad range of environmental conditions (Bestelmeyer 1997) and can forage near their physiological tolerance due to their thermophilic nature (Hölldobler and Wilson 1990). For example, ants of the genus *Cataglyphis*, which were abundant in all of our study sites, are hot climate specialists (*sensu* Andersen 1995) that can forage when ground surface temperatures are above 60°C (Hölldobler and Wilson 1990). A high physiological tolerance combined with a broad distribution thus limits the expression of direct environmental filtering. This highlights the importance of measuring environmental gradients that are strongly contrasting among study sites when using trait-based approaches. If the local environmental gradients are not sufficiently contrasting, then trait-environment relationships may not be able to override historical or stochastic effects in community

assembly (e.g. Sonnier *et al.* 2010). We suggest that a combination of both taxonomic and functional approaches may be more suitable to making more accurate predictions of community composition. For example, an indicator species analysis (Dufrêne and Legendre, 1997) could be used to identify which ant species are more closely associated with specific plant species. Even though it might not provide a functional explanation to why such associations exist, it may work as a temporary solution to predict changes in community assemblages until a functional mechanism can be proposed.

Ant community assembly based on functional traits

The fourth-corner analysis revealed interesting significant trait-environment associations. For instance, an increase in aridity and bare ground was associated with an increase in the abundance of granivorous species (Table 2). This result was consistent with the high presence of seed harvesting *Messor* sp. in the more arid sites. Insectivory, on the other side, was negatively associated with aridity. This could be explained by a decrease in vegetation cover, which in turn could negatively affect the presence and diversity of phytophagous insects that are consumed by insectivorous ants (Lightfoot and Whitford 1990). Also, we would have expected a positive correlation between relative leg length and bare ground based on the size-grain hypothesis (Kaspari and Weiser 1999), but we found a rather weak negative correlation. This hypothesis states that as the size of an organism increases, it perceives its environment as more planar and less rugose. Long legs are beneficial for efficient, speedy movement in simpler environments (*i.e.* with more bare ground; Kaspari and Weiser, 1999). Again, this probably reflects the “shortness” of our aridity gradient. Grazing by sheep was not correlated with any of the ant traits. It is possible that the duration of the exclosures (from 2 to 14 years) and the resistance of ants to the direct effect of trampling during grazing (Heske and Campbell 1991) may explain the absence of a correlation.

We found significant associations between plant and ant traits (Table 2). Since ^{13}C isotope content, succulence of leaves, and onset of flowering were correlated with aridity (Frenette-Dussault *et al.* 2012), it would also explain why ant traits showed similar responses to these

plant traits than to aridity. Other significant associations were more difficult to interpret. For example, it is not clear why plant communities with higher LDMC would favor bigger ants (Table 2). Perhaps, since LDMC was positively correlated with plant size and seed mass at the community level (Frenette-Dussault *et al.* 2012), bigger ants would be more apt to bring back bigger seeds to the nest. At this stage, it is not possible to say whether there is a real causal connection between these two functional traits or it is only a spurious correlation. Further trait-based studies of multitrophic community assembly will help to clarify whether such patterns are general or site-specific.

Our approach was based on the measurement of functional traits to investigate trait-based environmental filtering, but we did not consider biotic interactions among ant species. Many studies of ant community assembly also pointed out the importance of interference competition among ant species as a strong determinant of community composition (Hölldobler and Wilson 1990). We rejected this hypothesis based on an environmentally constrained null model analysis (Peres-Neto *et al.* 2001). The results suggested that segregated species patterns (*i.e.* fewer species co-occurrences than would be expected by chance) were probably due to different environmental affinities among ant species (and a “short” gradient) rather than to competition (Appendix D).

The application of the functional approach to animal ecology is still in its infancy and we would strongly benefit from a theory similar to Grime’s (2001) C-S-R plant strategies for animal taxa. Andersen (1995) proposed a functional classification of ant communities based on ant behavioral dominance and their responses to stress and disturbance. This classification has been compared to Grime’s (2001) C-S-R theory, but the former has been mostly developed for Australian ants and is based on behavioral observations and species distributions. Although we mostly concentrated on functional traits that were related to morphology, it might be important to include behavioral traits as well (Andersen 1995). The next step in developing this functional classification would include the measurement of more varied functional traits and quantifying the relationships between these traits and a diverse array of environmental conditions and vegetation structures. By focusing on functional

environment-vegetation-ant trait relationships, we might be able to identify recurring patterns in multitrophic community ecology and provide explanations as to how such communities are assembled that are not limited by taxonomy.

Finally, our results have potential future consequences to conservation biology. Ants are a functionally important group in arid ecosystems due to their numerical abundance and their ecological effects on various ecological processes, such as seed dispersal (Hölldobler and Wilson 1990). In such ecosystems, they can also represent a high proportion of vertebrate diets (*e.g.* Bourass *et al.* 2012). Ants are widely used as indicator species in bio-monitoring studies due to their sensitivity to environmental changes (Agosti *et al.* 2000, Vandewalle *et al.* 2010). A conservation approach that would consider ant biomass, together with taxonomic and functional relationships between ants and plants along environmental gradients, would be very useful for characterizing habitats, assessing their quality (in terms of resource availability), providing a mechanistic explanation of multitrophic community assembly, and making predictions about their evolution under climate change scenarios. Conservation plans that integrate all these aspects could potentially identify the most important habitats or areas to preserve. This is utterly relevant in a world where limited economic resources are devoted to conservation.

Acknowledgements

Funding and supervision of this study was provided by the Emirates Center for Wildlife Propagation (ECWP) under the leadership of the International Fund for Houbara Conservation (IFHC). We are grateful to H.H. Sheikh Mohamed bin Zayed Al Nahyan, Crown Prince of Abu Dhabi and Chairman of the IFHC, and H.E. Mohammed Al Bowardi, Deputy Chairman of IFHC, for their support. We thank J.F. Léger and S. Boullenger for their supervision and guidance. We also thank F.O. Ezza, A.S.R. Sanz, M. Bidat and H. Hdidou for their assistance during field work, M. Sbai, H. Saada and S. Gyssels for lab work, and A. François and C.

Galkowski for ant identification. We are grateful to the Haut Commissariat aux Eaux et Forêts et à la Lutte Contre la Désertification for authorizing access to Tirnest and Enjil-2 sites.

References

Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22, 15-29.

Bestelmeyer, B.T. (1997). Stress tolerance in some Chacoan dolichoderine ants: Implications for community organization and distribution. *Journal of Arid Environments* 35, 297-310.

Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91, 782-792.

Bourass, K., Léger, J.F., Zaime, A., Qninba, A., Rguibi, H., El Agbani, M.A., Benhoussa, A. & Hingrat, Y. (2012). Observations on the diet of the North African houbara bustard during the non-breeding season. *Journal of Arid Environments* 82, 53-59.

Calcaterra, L.A., Cabrera, S.M., Cuezco, F., Jiménez Pérez, I. & Briano, J.A. (2010). Habitat and grazing influence on terrestrial ants in subtropical grasslands and savannas of Argentina. *Annals of the Entomological Society of America* 103, 635-646.

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

Dennis, R.L.H., Hodgson, J.G., Grenyer, R., Shreeve, T.G. & Roy, D.B. (2004). Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology* 29, 12-26.

Dray, S. & Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1-20.

Dray, S. & Legendre, P. (2008). Testing the species traits to environmental relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.

Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366.

Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Léger, J.F., Meziane, D. & Hingrat, Y. (2012). Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science* 23, 208-222.

- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties* (Chichester, UK: John Wiley & Sons).
- Heske, E.J. & Campbell, M. (1991). Effects of an 11-year livestock enclosure on rodent and ant numbers in the Chihuahuan Desert, southeastern Arizona. *The Southwestern Naturalist* 36, 89-93.
- Hingrat, Y., Ysnel, F., Saint Jalme, M., Le Cuziat, J., Béranger, P.M. & Lacroix, F. (2007). Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird species in eastern Morocco: the Houbara Bustard. *Biodiversity and Conservation* 16, 597-620.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The ants* (Cambridge, MA: Harvard University Press).
- Hood, W.G. & Tschinkel, W.R. (1990). Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiological Entomology* 15, 23-35.
- Kaspari, M. (1993). Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96, 500-507.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. (1999). The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13, 530-538.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Le Houérou, H.N. (1995). Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. *Options Méditerranéennes Série B: Études et recherches* 10, 1-396.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical ecology* (Amsterdam: Elsevier Science).
- Lightfoot, D.C. & Whitford, W.G. (1990). Phytophagous insects enhance nitrogen flux in a desert community. *Oecologia* 82, 18-25.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S. & Lumb, K. (in press). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology* DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21, 178-185.
- Moretti, M., De Cáceres, M., Pradella, C., Obrist, M.K., Wermelinger, B., Legendre, P. & Duelli, P. (2010). Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33, 760-771.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. (2011). *vegan*: community ecology package. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pakeman, R.J. & Quested, H.M. (2007). Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10, 91-96.
- Peeters, P.J., Sanson, G. & Read, J. (2007). Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. *Functional Ecology* 21, 246-255.
- Peres-Neto, P.R., Olden, J.D. & Jackson, D.A. (2001). Environmentally constrained null models: site suitability as occupancy criterion. *Oikos* 93, 110-120.
- Pfeiffer, M., Chimedregzen, L. & Ulykpan, K. (2003). Community organization and species richness of ants (Hymenoptera/Formicidae) in Mongolia along an ecological gradient from steppe to Gobi desert. *Journal of Biogeography* 30, 1921-1935.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82, 1112-1129.
- Root, R.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37, 317-350.
- Shipley, B. (2000a). *Cause and correlation in biology - A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).
- Shipley, B. (2000b). A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Structural Equation Modeling* 7, 206-218.
- Siemann, E. (1998). Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79, 2057-2070.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21, 1014-1024.
- Statzner, B., Dolédec, S. & Hugueny, B. (2004). Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography* 27, 470-488.
- van der Plas, F., Anderson, T.M. & Olf, H. (2012). Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. *Ecology* 93, 836-846.
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, S.A., Lavorel, S. *et al.* (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* 19, 2921-2947.

Vasconcelos, H.L., Leite, M.F., Vilhena, J.M.S., Lima, A.P. & Magnusson, W.E. (2008). Ant diversity in an Amazonian savanna: Relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ants. *Austral Ecology* 33, 221-231.

Wiescher, P.T., Pearce-Duvet, J.M.C. & Feener, D.H. (2012). Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia* DOI: 10.1007/s00442-012-2262-7.

Supporting information

Appendix A: Environmental description of the six study sites

Table A1. Environmental description of the six study sites. Additional details, concerning the measurement of environmental variables, are available in Frenette-Dussault *et al.* (2012).

	Sites					
	<i>Missour</i>	<i>Lamjalil</i>	<i>Tirnest</i>	<i>Maatarka</i>	<i>Enjil-1</i>	<i>Enjil-2</i>
	33.006 N	32.894 N	33.414 N	33.257 N	33.160 N	33.172 N
	4.102 W	3.957 W	3.788 W	2.724 W	4.586 W	4.411 W
Annual precipitation (P) (mm)	164	164	190	183	264	193
Potential Evapotranspiration (PET) (mm)	1546.4	1546.0	1512.6	1492.9	1406.4	1484.2
Elevation (m)	960	1000	980	1300	1600	1533
Mean maximum annual temperature (°C)	24.1	23.1	24.4	22.6	20.1	22.4
Mean minimal annual temperature (°C)	10.7	9.7	11.2	9.3	6.6	10.4
Peak of standing biomass	April	April	April	April/May	May	May
Fenced since	1996	Not fenced [*]	1998	2008	2004	1998
Aridity index (PET/P)	9.410	9.432	7.976	8.151	5.331	7.352

^{*}The Lamjalil site was not fenced at the time of sampling but it was fenced during the second part of the 20th century (late 1950s to 2004) and remained loosely protected by two guards afterwards (Frenette-Dussault *et al.* 2012). A log₁₀-transformation on time-since-exclosure was used for all analyses to reduce the influence of this single site compared to the other sites. Doing the analyses without the log₁₀-transformation did not alter the qualitative interpretation of the results.

Appendix B: Detailed methodology of ant morphometric trait measurements

We chose three morphological traits to represent ant species' functional niche: head length (HL), relative eye length (REL) and relative leg length (RLL). HL is well correlated with body mass (Kaspari & Weiser 1999) and other body parts (eye length, leg length, and thorax length and width; this study). We considered this trait relevant, because it estimates body size. Body size is related to many aspects of an individual's functioning in the environment, like resource consumption and metabolism (Peters 1983). Eye size in arthropods is related to prey detection and visual recognition. We assumed that eye morphology could be associated with habitat type (Bauer *et al.* 1998). Leg size is related to the size-grain hypothesis (Kaspari & Weiser 1999) which stipulates that animals with longer legs will be able to move faster, but will be prevented to access small resource patches (*e.g.* small cracks in the soil) whereas animals with smaller legs will be slower, but will be able to access such small patches. For the eye and leg measurements, we used their relative length (*i.e.* divided by head length).

We used a binocular equipped with a micrometer (Leica Microsystems M80, Wetzlar, DE). Before any measurement was done, the ant was laid out flat on an adhesive surface to facilitate manipulations. We measured HL as the maximum length between the clypeus and the occipital margin. We measured REL as the ratio of eye length to HL. We measured eye length as the maximum distance from one margin to the other when the head was flat on the adhesive surface. We defined RLL as the ratio of leg length to HL. We measured leg length as the sum of tibia and femur length of the third leg (*i.e.* the hindleg). We considered worker ants in the trait measurements only.

Appendix C: Assessment of intraspecific variability

We analyzed intraspecific variability in head length for three abundant species (*Monomorium areniphilum* Santschi, *Cataglyphis albicans* Roger, and *Crematogaster laestrygon* Santschi). We checked the effect of site and grazing on head length with a two-way anova and pairwise comparisons between treatments with Tukey's HSD test. We found no consistent effect of site or grazing among species (Table C1). Furthermore, Tukey's HSD test showed that the significant effect of aridity in *M. areniphilum* and *C. albicans* was mainly due to the Enjil-1 site (both grazed and ungrazed plots). Based on these results, we decided to assign a single trait value per species. We recognize however that our study was not directly designed to evaluate intraspecific trait variability. Studies looking directly at the importance of intraspecific trait variability along environmental gradients in insects are still necessary.

Table C1. Results of the two-way anova for head length among three ant species

Species		Df	F	p
<i>Monomorium areniphilum</i>	Site	4	20.377	0.000
	Grazing	1	0.877	0.350
	Site X Grazing	4	5.565	0.000
	Residuals	180		
<i>Cataglyphis albicans</i>	Site	2	16.307	0.000
	Grazing	1	0.203	0.653
	Site X Grazing	2	2.035	0.136
	Residuals	109		
<i>Crematogaster laestrygon</i>	Site	1	0.265	0.608
	Grazing	1	0.051	0.821
	Site X Grazing	1	2.518	0.117
	Residuals	76		

Appendix D: Environmentally constrained null model analysis

Null model analysis can be useful to detect non-random species associations (*i.e.* segregation or aggregation) in species co-occurrence data (Gotelli 2000). Even though it might be tempting to interpret segregation patterns (*i.e.* less species co-occurrence) as a sign of interspecific competition, we cannot rule out other causes to explain such patterns when using simple null models. For example, different habitat affinities or different environmental requirements may explain why two species never co-occur. The use of environmentally constrained null models may help to make better ecological interpretations of null model results when provided with environmental data (Peres-Neto *et al.* 2001).

We used two types of null models to analyze ant occurrence data: unconstrained and environmentally constrained null models. We first carried out unconstrained permutations on the ant occurrence matrix with the fixed-fixed null model because it has acceptable rates of type I and II errors (Gotelli 2000). This null model maintains species richness at sites (*i.e.* fixed row total) and species occurrence frequency (*i.e.* column total) for all permuted matrices. We used the quasiswap algorithm (Miklós & Podani 2004) to create 9999 permuted matrices. For each permuted matrix, we calculated the C score (Stone & Roberts 1990). This index calculates the degree to which species co-occur: a high score indicates species segregation while a low score indicates species aggregation, but null models are necessary to say if such patterns differ from those expected by chance. To assess significance, we followed Gotelli & McCabe (2002) by computing the standardized effect size, $SES = (I_{obs} - I_{sim})/\sigma_{sim}$, where I_{obs} is the observed C score of the original data, I_{sim} is the mean of all the simulated C scores of the permuted matrices and σ_{sim} is the standard deviation of the simulated C scores. A $SES > 1.98$ ($p < 0.05$) indicates species segregation, while a $SES < -1.98$ ($p < 0.05$) indicates species aggregation.

For the environmentally constrained null models, we followed the same procedure as above but we added a “stratum” (*i.e.* a vector that groups sites based on habitat characteristics) to restrict permutations. We carried out two analyses with a “site stratum”. This allows

investigating the effect of aridity, because each site has a different aridity index. The comparison of unconstrained and constrained null model results allows a better interpretation of community data (Table D1). We could not perform a constrained simulation with a stratum that would specify site and grazing at the same time because we only had two replicate plots for each site-grazing combination.

Table D1. Interpretation of null model analysis when combining the results of unconstrained and environmentally constrained null models for a) segregated species co-occurrences and b) aggregated species co-occurrences. Interpretations are based on Peres-Neto *et al.* (2001) and Azeria *et al.* (2012).

A) Segregated species co-occurrences (<i>i.e.</i> higher C-score than expected by chance)			
	Result	Environmentally constrained null model	
		Significant	Non-significant
Unconstrained null model	Significant	Different environmental affinities, possibly with antagonistic interactions	Different environmental affinities among species
	Non-significant	Antagonistic interactions only in suitable environments	Random assemblage
B) Aggregated species co-occurrences (<i>i.e.</i> lower C-score than expected by chance)			
	Result	Environmentally constrained null model	
		Significant	Non-significant
Unconstrained null model	Significant	Common environmental affinities, possibly with facilitative interactions	Common environmental affinities among species
	Non-significant	Unlikely	Random assemblage

The unconstrained null model indicated non-random species segregation (Table D2). When the analysis was constrained by site, species co-occurrences tended to be segregated but it was not significant. Based on table D1, we suggest that different environmental affinities among

species were possibly more important than competition to explain the observed community structure across all plots. However, because we did not have enough replicate plots for each site-grazing combination, we could not verify the importance of competition at a smaller spatial scale. It could be possible to observe an effect of competition on species co-occurrence patterns after constraining permutations with a “site-grazing strata”, but the “shortness” of the aridity gradient we considered is the most probable cause of weak environment-ant and vegetation-ant correlations (see main paper).

Table D2. Standardized effect size (SES) values of the unconstrained and constrained null model analyses of ant occurrence data. SES values in bold indicate a significant result based on the C score. Positive SES values indicate species segregation, while negative SES values indicate species aggregation.

Model	SES	p-value
Unconstrained	4.236	0.0002
Constrained by site	1.193	0.1247

References

- Azeria, E.T., Ibarzabal, J. & Hébert., C. (2012). Effects of habitat characteristics and interspecific interactions on co-occurrence patterns of saproxylic beetles breeding in tree boles after forest fire: null model analyses. *Oecologia* 10.1007/s00442-011-2180-0.
- Bauer, T., Desender, K., Morwinsky, T. & Betz., O. (1998). Eye morphology reflects habitat demands in three closely related ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). *Journal of Zoology* 245:467-472.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Léger, J.F., Meziane, D. & Hingrat, Y. (2012). Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime’s C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science* 23:208-222.
- Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606-2621.

- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002). Species co-occurrence: A meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83:2091-2096.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. (1999). The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* 13:530-538.
- Miklós, I. & Podani, J. (2004). Randomization of presence-absence matrices: Comments and new algorithms. *Ecology* 85:86-92.
- Peres-Neto, P.R., Olden, J.D. & Jackson, D.A. (2001). Environmentally constrained null models: site suitability as occupancy criterion. *Oikos* 93:110-120.
- Peters, R.H. (1983). *The ecological implications of body size* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).
- Stone, L. & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74-79.

CONCLUSION

Dans le cadre de ce projet de thèse, j'ai tenté de répondre à trois objectifs spécifiques. Dans le premier chapitre, je me suis intéressé aux patrons de corrélations des traits fonctionnels agrégés de la végétation des milieux steppiques en réponse à l'environnement. J'ai pu faire ressortir quelques résultats intéressants. Tout d'abord, j'ai pu montrer que les patrons de corrélation des traits fonctionnels agrégés des milieux arides sont très similaires à ceux qui ont déjà été décrits pour d'autres milieux (Grime, 1974; Reich *et al.*, 1997; Grime, 2001; Wright *et al.*, 2004) : les ordinations ont révélé les trois stratégies primaires de Grime (2001). Ensuite, la réponse des communautés au pâturage a montré une stratégie d'évitement représentée par les espèces rudérales (Grime, 2001). J'avais plutôt anticipé une stratégie de résistance au pâturage et de conservation des ressources, ce qui aurait rendu les feuilles moins appétentes (Coley *et al.*, 1985). C'est plutôt l'inverse qui a été observé. Cette stratégie permettrait de persister à la fois dans des environnements très pâturés et très arides (Coughenour, 1985). Il n'y a pas nécessairement de stratégie distincte pour persister à la fois dans un milieu stressé et perturbé (« non viable » selon Grime). La persistance des communautés en milieu aride et pâturé est due à un mélange d'espèces rudérales et d'espèces tolérantes au stress. Les contraintes génétiques et physiologiques (*i.e.* les compromis) ne permettent pas de retrouver un « super-organisme » qui pourrait adopter une stratégie à la fois résistante au pâturage et à l'aridité.

Les liens entre les traits fonctionnels et l'environnement se sont révélés plus faibles qu'attendus. Peut-on conclure que le filtrage environnemental par les traits (Keddy, 1992a) est un mauvais concept pour expliquer l'assemblage des communautés? Cette question est légitime, mais je ne crois pas que ce soit suffisant pour discréditer le concept de filtrage. Selon Weiher et Keddy (1995), le processus de filtrage environnemental devrait causer une sous-dispersion des traits fonctionnels à mesure que le stress et les perturbations augmentent et les

processus abiotiques (aridité et pâturage dans notre cas) devraient influencer l'assemblage des communautés plus fortement que la compétition interspécifique. La sous-dispersion signifie que l'étendue des valeurs des traits fonctionnels est réduite à cause du processus de filtrage : l'environnement ne permet que certaines combinaisons de traits fonctionnels. Selon ce même modèle (Weiher & Keddy, 1995), on devrait observer une sous-dispersion des traits avec l'augmentation de l'échelle géographique. Le filtrage environnemental a probablement causé un effet considérable sur l'assemblage des communautés, mais cet effet n'a pas été observé étant donné que tous les sites étaient affectés par le manque d'eau. J'estime donc que le gradient d'aridité considéré dans cette étude n'était pas suffisamment contrasté pour montrer un filtrage environnemental net. Il serait intéressant d'échantillonner des communautés végétales le long d'un gradient latitudinal du Sahara jusqu'à la côte méditerranéenne (en excluant les communautés du littoral où le stress hydrique dû au vent et à la salinité est présent) afin de savoir si un gradient d'aridité plus long renforce les relations entre l'environnement et les traits agrégés.

Une prochaine étape dans l'étude de la réponse fonctionnelle des communautés de plantes à l'environnement sera d'inclure plus de traits racinaires. Déjà quelques études de communautés ont considéré à la fois des traits fonctionnels racinaires et foliaires (Gross *et al.*, 2007; Cornwell & Ackerly, 2009; Douma *et al.*, 2012), mais il est plus fréquent de trouver des études n'ayant mesuré que des traits « aériens » (*e.g.* Díaz *et al.*, 2001; Garnier *et al.*, 2004; Shipley *et al.*, 2006; Rusch *et al.*, 2009; Sonnier *et al.*, 2010b). Bien que le modèle de Grime (2001) suggère que la compétition est peu importante pour expliquer l'assemblage des communautés en conditions de stress élevé, on retrouve tout de même une compétition au niveau des racines dans les milieux arides (Fowler, 1986). La compétition pour l'eau est un facteur essentiel pour expliquer la structure des communautés (Lauenroth *et al.*, 1978). Des traits comme la profondeur maximale des racines, la longueur racinaire spécifique et les adaptations pour l'absorption des nutriments (*e.g.* présence de mycorhizes, fixation d'azote; Cornelissen *et al.*, 2003) pourraient apporter de nouvelles informations sur le processus d'assemblage des communautés en milieu aride. Ces traits racinaires pourraient

potentiellement améliorer la force des relations entre les conditions environnementales et les traits.

Un autre aspect à considérer pour développer l'écologie fonctionnelle sera d'inclure la variabilité intraspécifique (Albert *et al.*, 2010). On suppose souvent que la variabilité interspécifique est supérieure à la variabilité intraspécifique dans les études d'écologie fonctionnelle des communautés. On sait maintenant que ceci n'est pas tout à fait exact pour certains traits fonctionnels (Auger & Shipley, soumis à *J. Veg. Sci.*). Il est difficile de dire jusqu'à quel point la variabilité intraspécifique permettra une plus grande précision dans ce genre d'étude. Je vois plutôt l'intérêt d'étudier la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels dans le but d'identifier quels traits ont une grande plasticité phénotypique et quels traits sont relativement stables en fonction des conditions environnementales. Les traits les plus stables pourront être enregistrés dans des bases de données de traits fonctionnels (Kattge *et al.*, 2011) et pourront être utilisés plus facilement dans les études d'écologie fonctionnelle sans avoir à se demander si leur valeur est acceptable pour un site d'étude en particulier.

Dans le deuxième chapitre, j'ai prédit l'abondance relative des espèces des communautés actuelles et sous un scénario de changements climatiques à l'aide du modèle MaxEnt (Shipley *et al.*, 2006; Shipley, 2009a). Ce modèle a suscité un intérêt certain au sein de la communauté scientifique en suggérant une façon novatrice d'étudier et de prédire la structure des communautés (McGill, 2006). Dans le cas des communautés actuelles, le succès prédictif a été moins élevé lorsque j'ai utilisé les traits agrégés prédits que ceux observés. Ceci pourrait soulever des questions sur l'utilité du modèle à prédire la structure des communautés et remettre en doute le potentiel prédictif suggéré dès la première publication du modèle MaxEnt (Shipley *et al.*, 2006). J'estime plutôt que ceci est dû à la faiblesse des relations observées entre les traits agrégés et l'environnement dans mon site d'étude, tel qu'expliqué plus haut. Il est donc primordial de chercher des façons d'augmenter la force de ces relations. La mesure de variables édaphiques (*e.g.* Rusch *et al.*, 2009) pourrait peut-être améliorer ces relations. La recherche de relations quantitatives entre l'environnement et les traits agrégés pourrait devenir un autre objectif de l'écologie fonctionnelle des communautés.

Pour ce qui est de la structure des communautés prédites pour la période 2080-2099, tout porte à croire que le processus de désertification est bien présent dans les steppes de l'Oriental marocain. La diminution des espèces herbacées et du couvert végétal, combinée à une augmentation des espèces ligneuses, en sont les indicateurs (Asner *et al.*, 2004). Bien sûr, on avait déjà prédit qualitativement que le réchauffement climatique et l'augmentation de l'aridité causeraient ce genre de réponse de la végétation en milieu aride et pâturé (Le Houérou, 1996). Le point central que j'ai tenté de souligner dans le deuxième chapitre est que le modèle MaxEnt pourrait devenir un outil intéressant pour faire des prédictions quantitatives de la structure de la végétation dans un contexte de changements climatiques. Pour améliorer la qualité des prédictions, il faudra également s'attarder à la définition du *pool* d'espèces, car on sait que les distributions des espèces vont changer avec les changements climatiques (Pompe *et al.*, 2010; Bertrand *et al.*, 2011). Ceci pourrait influencer la qualité des prédictions (Barbet-Massin *et al.*, 2010).

Malgré le potentiel du modèle MaxEnt à prédire les abondances relatives des espèces avec un taux de succès très élevé, plusieurs chercheurs ont émis des réserves (Marks & Muller-Landau, 2007; Roxburgh & Mokany, 2007; Haegeman & Loreau, 2008, 2009). On doit voir ces critiques comme une façon d'améliorer le modèle. Afin de clarifier toute incertitude et critique pouvant demeurer à l'endroit du modèle, un test convaincant consisterait, dans un premier temps, à obtenir des modèles prédictifs de traits agrégés en fonction de variables environnementales. Ceci pourrait être obtenu par des modèles additifs généralisés (Laughlin *et al.*, 2011) ou des ordinations (Shipley *et al.*, 2011). Les variables environnementales devraient inclure des mesures du climat (*e.g.* température annuelle et précipitations annuelles) et des mesures de processus clés influençant le filtrage des espèces pour les sites à l'étude (*e.g.* feux, broutage et inondations). Le choix des traits agrégés devra faire l'objet d'études plus poussées afin d'identifier quels traits sont les plus pertinents pour prédire la structure des communautés. Pour l'instant, le choix d'inclure un trait fonctionnel dans le modèle MaxEnt est basé sur les connaissances provenant de la littérature et sur le jugement du chercheur. Des méthodes statistiques (Bernhardt-Römermann *et al.*, 2008; Mokany & Roxburgh, 2010; Sonnier *et al.*, 2012) peuvent être utilisées pour identifier quels traits sont les plus importants pour expliquer

la structure des communautés, mais ceci est fait après avoir utilisé le modèle. En répétant le genre d'étude présentée dans le chapitre 2 dans différents milieux, il serait possible qu'on puisse mettre en évidence une liste de traits commune à tous ces milieux. Ceci est nécessaire afin de développer une liste parcimonieuse de traits fondamentaux (Weiher *et al.*, 1999). Une étude idéale se baserait sur cette liste minimale de traits, mais inclurait également des traits spécifiques jugés importants par le chercheur pour un site d'étude donné. Dans un deuxième temps, il faudrait identifier des parcelles où on connaît les conditions environnementales, mais sans avoir échantillonné l'abondance des espèces au préalable. Le modèle pourrait prédire les abondances relatives avant de les avoir mesurées sur le terrain. Ceci permettra de dissiper tout doute pouvant subsister quant à la validité du modèle MaxEnt.

Dans le troisième chapitre, j'ai exploré les relations fonctionnelles entre l'environnement, la végétation et les communautés de fourmis. J'ai pu suggérer un modèle qui montre un lien direct de la végétation et un lien indirect de l'environnement, via la végétation, sur les communautés de fourmis. Il faut apporter une nuance à ce modèle. Notamment, les variables environnementales ont été mesurées à une échelle plus appropriée pour la végétation que pour les fourmis. La perception de l'environnement dépend de la taille de l'organisme (Kaspari & Weiser, 1999). L'effet de la végétation sur les fourmis est probablement dû à une modification des conditions microclimatiques (Kaspari, 1993). Afin d'améliorer les études futures d'écologie fonctionnelle considérant à la fois des plantes et des insectes, une attention particulière devra être apportée à la mesure de variables environnementales à petite échelle comme l'humidité du sol (Dahms *et al.*, 2005).

Afin de pousser l'étude présentée au chapitre 3 plus loin, je suggère également d'inclure un niveau trophique supplémentaire, soient les insectes phytophages. La structure biomécanique des feuilles influence les communautés d'insectes phytophages (Peeters *et al.*, 2007). Avec ce niveau trophique supplémentaire, il serait probablement plus facile de faire un lien direct entre les insectes et la structure de la végétation. La figure 1 est une représentation (peut-être plus juste que le modèle 2 présenté dans le troisième chapitre) de ce qui se produit en milieu naturel.

Dans mon étude, je n'ai considéré que l'effet de la végétation sur les fourmis, mais pas l'effet inverse. Les fourmis granivores peuvent influencer la composition de la communauté végétale par le prélèvement de graines dans la banque de graines du sol (Hobbs, 1985) et par la modification des conditions édaphiques (Brown & Human, 1997). Je n'ai pas considéré cet effet dans mon étude, car ceci ne peut pas être observé avec une seule saison d'échantillonnage (Espigares & López-Pintor, 2005). Il serait intéressant de répéter l'expérience sur plusieurs saisons dans des parcelles avec et sans fourmis. La comparaison entre ces deux conditions permettrait de montrer si les communautés de fourmis ont une influence directe sur la végétation (Figure 1).

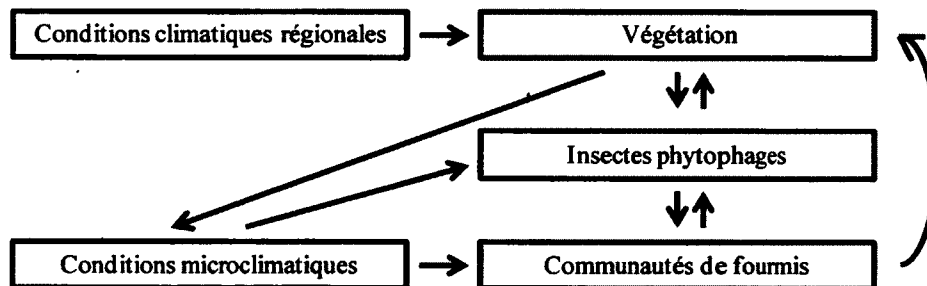


Figure 1. Un modèle théorique pour représenter les interactions entre l'environnement, la végétation et les communautés d'insectes.

Une théorie fonctionnelle équivalente à celle de Grime pour identifier la réponse des communautés animales à l'environnement est souhaitable dans le but de mieux comprendre les mécanismes influençant la structure de ces communautés. Nous ne sommes peut-être pas si loin d'un tel développement. Les traits fonctionnels animaux (qu'on nomme souvent traits d'histoire de vie) les plus souvent mesurés peuvent être circonscrits à trois catégories : les relations allométriques (variation de la taille), le taux de croissance (et la durée de vie) et la reproduction (précocité et intensité de la reproduction) (Gaillard *et al.*, 1989). On retrouve des compromis parmi ces catégories (Winemiller & Rose, 1992) qui ne sont pas sans rappeler la théorie C-S-R (Grime & Pierce, 2012). Une prochaine étape dans le développement de l'écologie fonctionnelle animale sera d'inclure des traits qui sont propres aux animaux,

comme des traits comportementaux (Andersen, 1995) ou des traits en lien avec le déplacement (Bihn *et al.*, 2010).

L'approche fonctionnelle appliquée à la conservation

Tel que mentionné en introduction, un des objectifs de l'écologie fonctionnelle est d'identifier des traits fonctionnels qui peuvent fournir des explications sur les processus d'assemblage des communautés le long de gradients environnementaux (*e.g.* Díaz & Cabido, 1997; Garnier *et al.*, 2004). Ceci constitue un des objectifs fondamentaux de l'écologie, mais les résultats de ce genre d'études pourraient être utilisés dans un contexte d'écologie appliquée. Selon moi, les connaissances sur les processus d'assemblage des communautés seront éventuellement nécessaires afin de proposer des méthodes de gestion de la faune et des habitats complémentaires aux méthodes existantes. L'intérêt de développer de telles méthodes repose sur la capacité de l'écologie fonctionnelle à fournir des prédictions quantitatives. Les projets de conservation menés par l'ECWP sur l'Outarde houbara (voir Introduction) pourraient constituer un point de départ intéressant pour le développement d'une approche fonctionnelle appliquée à la biologie de la conservation. En effet, deux des objectifs à long terme de l'ECWP sont la caractérisation de l'habitat de l'Outarde houbara et l'inventaire des ressources trophiques. Les différents chapitres de la thèse sont directement reliés à ces objectifs. Les chapitres 1 et 2 fournissent des informations sur la variabilité de l'habitat (*i.e.* la structure de la végétation) de l'Outarde houbara. Dans un contexte de changements climatiques, la structure de la végétation des steppes de l'Afrique du Nord risque d'être modifiée par une aridité accrue. Une des étapes futures sera d'identifier des zones qui ne sont pas actuellement utilisées par l'Outarde houbara, mais qui pourraient le devenir en fonction du changement de la structure de la végétation. Ainsi, il serait possible d'anticiper les effets des changements climatiques. À ma connaissance, cette idée n'a pas encore été très étudiée. Également, le pouvoir de généralisation de l'approche fonctionnelle sera très utile pour les projets futurs de l'ECWP en Asie centrale. Dans les steppes de l'Asie centrale, on retrouve l'Outarde de Macqueen (*Chlamydotis macqueenii*) qui est une espèce très proche de l'Outarde houbara.

L'ECWP est en train de développer des projets de conservation pour cette espèce asiatique. Bien que l'Outarde de Macqueen ne se nourrisse pas des mêmes plantes et insectes que l'Outarde houbara, il est raisonnable de penser que les traits fonctionnels de leurs ressources alimentaires (*i.e.* plantes et insectes) soient similaires si on compare ce qui est retrouvé en Afrique du Nord et en Asie centrale. Cette comparaison pourrait faire l'objet d'une étude future très intéressante.

Ce projet de doctorat a porté sur les aspects écologiques des communautés de l'Oriental marocain. Des travaux de recherche sur la dimension sociale de ces milieux devront être amorcés, conjointement aux études écologiques, afin de mieux comprendre les relations entre le fonctionnement des écosystèmes et les conditions socioéconomiques des populations locales (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Par exemple, il serait pertinent de s'intéresser à l'évolution des activités pastorales dans les décennies futures. Si la productivité des steppes de l'Oriental marocain diminue, comment cela influencera-t-il la réorganisation de la société pastorale? Comment pourra-t-on continuer à utiliser les steppes de manière durable dans de telles conditions? Ces questions sont extrêmement complexes, mais elles méritent qu'on s'y attarde.

BIBLIOGRAPHIE

Aber, J.D. & Melillo, J.M. (2001). *Terrestrial ecosystems* (San Diego, CA, US: Harcourt Academic Press).

Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters* 10, 135-145.

Ait, B. (1996). Rapport d'identification du projet de développement des parcours et de l'élevage dans le cercle de Missour. Direction Provinciale de l'Agriculture, Missour, Maroc.

Al-Eisawi, D. (2003). Effect of biodiversity conservation on arid ecosystem with a special emphasis on Bahrain. *Journal of Arid Environments* 54, 81-90.

Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology* 24, 1192-1201.

Andersen, A.N. (1995). A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography* 22, 15-29.

Anderson, P.M.L. & Hoffman, M.T. (2007). The impacts of sustained heavy grazing on plant diversity and composition in lowland and upland habitats across the Kamiesberg mountain range in the Succulent Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 70, 686-700.

Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. & Harris, A.T. (2004). Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annual Review of Environment and Resources* 29, 261-299.

Barbet-Massin, M., Thuiller, W. & Jiguet, F. (2010). How much do we overestimate future local extinction rates when restricting the range of occurrence data in climate suitability models? *Ecography* 33, 878-886.

Bernhardt-Römermann, M., Römermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W. & Stadler, J. (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. *Oikos* 117, 1533-1541.

- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, C., Pierrat, J.C. & Gégout, J.C. (2011). Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479, 517-520.
- Bihn, J.H., Gebauer, G. & Brandl, R. (2010). Loss of functional diversity of ant assemblages in secondary tropical forests. *Ecology* 91, 782-792.
- Blench, R. (2001). Pastoralism in the New Millennium. FAO, Rome, IT.
- Bourass, K., Léger, J.F., Zaime, A., Qninba, A., Rguibi, H., El Agbani, M.A., Benhoussa, A. & Hingrat, Y. (2012). Observations on the diet of the North African houbara bustard during the non-breeding season. *Journal of Arid Environments* 82, 53-59.
- Bradshaw, A.D. (1987). Functional ecology = Comparative ecology? *Functional Ecology* 1, 71.
- Brown, J.F. & Human, K.G. (1997). Effects of harvester ants on plant species distribution and abundance in a serpentine grassland. *Oecologia* 112, 237-243.
- Calow, P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1, 57-61.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E. *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405, 234-242.
- Chargé, R. (2009). Sélection sexuelle chez l'outarde houbara, *Chlamydotis undulata undulata*: implications pour les élevages conservatoires et la gestion des populations captives. In: Muséum National d'Histoire Naturelle. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Cingolani, A.M., Posse, G. & Collantes, M.B. (2005). Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42, 50-59.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899.
- Combreau, O., Launay, F. & Lawrence, M. (2001). An assessment of annual mortality rates in adult-sized migrant Houbara Bustards (*Chlamydotis [undulata] macqueenii*). *Animal Conservation* 4, 133-141.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60, 1132-1140.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A. *et al.* (2003). A handbook of

protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.

Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79, 109-126.

Coughenour, M.B. (1985). Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72, 852-863.

Dahms, H., Wellstein, C., Wolters, V. & Dauber, J. (2005). Effects of management practices on ant species richness and community composition in grasslands (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten* 7, 9-16.

de Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography* 29, 801-810.

Dennis, R.L.H., Hodgson, J.G., Grenyer, R., Shreeve, T.G. & Roy, D.B. (2004). Host plants and butterfly biology. Do host-plant strategies drive butterfly status? *Ecological Entomology* 29, 12-26.

Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. Dans *Ecology and Evolution of Communities*, M.L. Cody et J.M. Diamond, eds. (Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press), pp. 342-444.

Díaz, S. & Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463-474.

Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007a). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 20684-20689.

Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I. *et al.* (2007b). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology* 13, 313-341.

Díaz, S., Noy-Meir, I. & Cabido, M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38, 497-508.

Douma, J.C., Aerts, R., Witte, J.P.M., Bekker, R.M., Kunzmann, D., Metselaar, K. & van Bodegom, P.M. (2012). A combination of functionally different plant traits provides a means to quantitatively predict a broad range of species assemblages in NW Europe. *Ecography* 35, 364-373.

- Espigares, T. & López-Pintor, A. (2005). Seed predation in a Mediterranean pasture: Can ants modify the floristic composition of soil seed banks? *Revista chilena de historia natural* 78, 615-622.
- Fowler, N. (1986). The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 89-110.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., Léger, J.F., Meziane, D. & Hingrat, Y. (2012). Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science* 23, 208-222.
- Gaillard, J.M., Pontier, D., Allainé, D., Lebreton, J.D., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989). An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 56, 59-76.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. *et al.* (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Gaucherand, S. & Lavorel, S. (2007). New method for rapid assessment of the functional composition of herbaceous plant communities. *Austral Ecology* 32, 927-936.
- Gaudet, C.L. & Keddy, P.A. (1988). A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334, 242-243.
- Grime, J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250, 26-31.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 1169-1194.
- Grime, J.P. (1998). Benefits of Plant Diversity to Ecosystems: Immediate, Filter and Founder Effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910.
- Grime, J.P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties* (Chichester, UK: John Wiley & Sons).
- Grime, J.P. & Pierce, S. (2012). *The evolutionary strategies that shape ecosystems* (Chichester, UK: John Wiley & Sons).
- Gross, N., Suding, K.N. & Lavorel, S. (2007). Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18, 289-300.
- Haegeman, B. & Loreau, M. (2008). Limitations of entropy maximization in ecology. *Oikos* 117, 1700-1710.

- Haegeman, B. & Loreau, M. (2009). Trivial and non-trivial applications of entropy maximization in ecology: a reply to Shipley. *Oikos* *118*, 1270-1278.
- Hingrat, Y., Saint Jalme, M., Ysnel, F., Le Nuz, E. & Lacroix, F. (2007a). Habitat use and mating system of the houbara bustard (*Chlamydotis undulata undulata*) in a semi-desertic area of North Africa: implications for conservation. *Journal of Ornithology* *148*, 39-52.
- Hingrat, Y., Ysnel, F., Saint Jalme, M., Le Cuziat, J., Béranger, P.M. & Lacroix, F. (2007b). Assessing habitat and resource availability for an endangered desert bird species in eastern Morocco: the Houbara Bustard. *Biodiversity and Conservation* *16*, 597-620.
- Hobbs, R.J. (1985). Harvester ant foraging and plant species distribution in annual grassland. *Oecologia* *67*, 519-523.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990). *The ants* (Cambridge, MA: Harvard University Press).
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (Princeton: Princeton University Press).
- IPCC (2007). *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IUCN (2008). *Chlamydotis undulata*. Dans IUCN red list of threatened species, version 2009.1. Consulté le 9 septembre 2009, <http://www.iucnredlist.org/>.
- Jauffret, S. & Lavorel, S. (2003). Are plant functional types relevant to describe degradation in arid, southern Tunisian steppes? *Journal of Vegetation Science* *14*, 399-408.
- Jaynes, E.T. (1957a). Information theory and statistical mechanics I. *The Physical Review* *106*, 620-630.
- Jaynes, E.T. (1957b). Information theory and statistical mechanics II. *The Physical Review* *108*, 171-190.
- Kaspari, M. (1993). Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* *96*, 500-507.
- Kaspari, M. & Weiser, M.D. (1999). The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Functional Ecology* *13*, 530-538.
- Kattge, J. & Diaz, S. & Lavorel, S. & Prentice, I.C. & Leadley, P. & Bönisch, G. & Garnier, E. & Westoby, M. & Reich, P.B. & Wright, I.J. *et al.* (2011). TRY – A global database of plant traits. *Global Change Biology* *17*, 2905-2935.

- Keddy, P.A. (1992a). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Keddy, P.A. (1992b). A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* 6, 621-626.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesová, J. *et al.* (2008). The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96, 1266-1274.
- Krebs, C.J. (2009). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. 6th ed. (San Francisco: Benjamin Cummings).
- Lachau, S.A. & Hochuli, D.F. (2004). Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27, 157-164.
- Lauenroth, W.K., Dodd, J.L. & Sims, P.L. (1978). The effects of water- and nitrogen-induced stresses on plant community structure in a semiarid grassland. *Oecologia* 36, 211-222.
- Laughlin, D.C., Fulé, P.Z., Huffman, D.W., Crouse, J. & Laliberté, E. (2011). Climatic constraints on trait-based forest assembly. *Journal of Ecology* 99, 1489-1499.
- Lavee, D. (1988). Why is the Houbara *Chlamydotis undulata macqueenii* still an endangered species in Israel? *Biological Conservation* 45, 47-54.
- Lawton, J.H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos* 84, 177-192.
- Lazarev, G. (2008). *L'élevage pastoral dans les Hauts Plateaux de l'Oriental du Maroc*. CIHEAM, Paris, FR.
- Le Cuziat, J. (2005). *Contraintes environnementales et anthropiques influençant la répartition spatiale de l'outarde houbara *Chlamydotis u. undulata**. Université Paul Cézanne, Marseille, FR.
- Le Houérou, H.N. (1996). Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments* 34, 133-185.
- Lenz, T.I., Wright, I.J. & Westoby, M. (2006). Interrelations among pressure–volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum* 127, 423-433.
- Luck, G.W., Lavorel, S., McIntyre, S. & Lumb, K. (in press). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.01974.x.
- Lund, H.G. (2007). Accounting for the world's rangelands. *Rangelands* 29, 3-10.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography* (Princeton: Princeton University Press).
- Marks, C.O. & Muller-Landau, H.C. (2007). Comment on "From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity". *Science* 316, 1425c.
- McGill, B.J. (2006). A renaissance in the study of abundance. *Science* 314, 770-772.
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R.M. (1995). Plant life-history attributes - their relationship to disturbance responses in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 83, 31-44.
- McNeely, J.A. (2003). Biodiversity in arid regions: values and perceptions. *Journal of Arid Environments* 54, 61-70.
- Merow, C., Latimer, A.M. & Silander, J.A. (2011). Can entropy maximization use functional traits to explain species abundances? A comprehensive evaluation. *Ecology* 92, 1523-1537.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63, 327-366.
- MillenniumEcosystemAssessment (2005). *Ecosystems and human well-being: Desertification synthesis* (Washington DC: World Resources Institute).
- Miller, T.E., Burns, J.H., Munguia, P., Walters, E.L., Kneitel, J.M., Richards, P.M., Mouquet, N. & Buckley, H.L. (2005). A critical review of twenty years' use of the resource-ratio theory. *American Naturalist* 165, 439-448.
- Milton, S.J., Dean, W.R.J., du Plessis, M.A. & Siegfried, W.R. (1994). A conceptual model of arid rangeland degradation. *BioScience* 44, 70-76.
- Mokany, K. & Roxburgh, S.H. (2010). The importance of spatial scale for trait-abundance relations. *Oikos* 119, 1504-1514.
- Moretti, M., De Cáceres, M., Pradella, C., Obrist, M.K., Wermelinger, B., Legendre, P. & Duelli, P. (2010). Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33, 760-771.
- Msika, B., El Harizi, K., Bourbouze, A. & Lazarev, G. (1997). *Rapport de développement de l'élevage et des parcours de l'Oriental - Évaluation à mi-parcours*. IFAD, Rome, IT.
- Navarro, T., Alados, C.L. & Cabezudo, B. (2006). Changes in plant functional types in response to goat and sheep grazing in two semi-arid shrublands of SE Spain. *Journal of Arid Environments* 64, 298-322.
- Peeters, P.J., Sanson, G. & Read, J. (2007). Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. *Functional Ecology* 21, 246-255.

- Pei, S., Fu, H. & Wan, C. (2008). Changes in soil properties and vegetation following exclosure and grazing in degraded Alxa desert steppe of Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 124, 33-39.
- Pompe, S., Hanspach, J., Badeck, F.W., Klotz, S., Bruehlheide, H. & Kühn, I. (2010). Investigating habitat-specific plant species pools under climate change. *Basic and Applied Ecology* 11, 603-611.
- Reich, P.B., Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94, 13730-13734.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology* 82, 1112-1129.
- Roxburgh, S.H. & Mokany, K. (2007). Comment on "From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity". *Science* 316, 1425b.
- Rusch, G.M., Skarpe, C. & Halley, D.J. (2009). Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory. *Basic and Applied Ecology* 10, 466-474.
- Shannon, C.E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27, 379-423.
- Shipley, B. (2009a). *From plant traits to vegetation structure: Chance and selection in the assembly of ecological communities* (Cambridge, UK: Cambridge University Press).
- Shipley, B. (2009b). Limitations of entropy maximization in ecology: a reply to Haegeman and Loreau. *Oikos* 118, 152-159.
- Shipley, B., Laughlin, D.C., Sonnier, G. & Otfinowski, R. (2011). A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly. *Ecology* 92, 507-517.
- Shipley, B., Paine, C.E.T. & Baraloto, C. (2012). Quantifying the importance of local niche-based and stochastic processes to tropical tree community assembly. *Ecology* 93, 760-769.
- Shipley, B., Vile, D. & Garnier, E. (2006). From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314, 812-814.
- Siemann, E. (1998). Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79, 2057-2070.
- Smith, M.D. & Knapp, A.K. (1999). Exotic plant species in a C-4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. *Oecologia* 120, 605-612.

- Sonnier, G., Navas, M.L., Fayolle, A. & Shipley, B. (2012). Quantifying trait selection driving community assembly: a test in herbaceous plant communities under contrasted land use regimes. *Oikos* *121*, 1103-1111.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L. (2010a). Plant traits, species pools and the prediction of relative abundance in plant communities: a maximum entropy approach. *Journal of Vegetation Science* *21*, 318-331.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L. (2010b). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* *21*, 1014-1024.
- Statzner, B., Dolédec, S. & Hugué, B. (2004). Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography* *27*, 470-488.
- ter Braak, C.J.F. & Prentice, C. (1988). A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* *18*, 271-317.
- Tilman, D. (1982). *Resource competition and community structure* (Princeton: Princeton University Press).
- Turner, M.G., Romme, W.H., Gardner, R.H. & Hargrove, W.W. (1997). Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs* *67*, 411-433.
- UNCCD (2007). *Women pastoralists: Preserving traditional knowledge, facing modern challenges* (Bonn: United Nations Press).
- UNEP (1992). *World atlas of desertification* (New York: United Nations Press).
- Vandewalle, M., de Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, S.A., Lavorel, S. *et al.* (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation* *19*, 2921-2947.
- 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*, 882-892.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997). Human domination of earth's ecosystems. *Science* *277*, 494-499.
- Wang, X., Yang, Y., Dong, Z. & Zhang, C. (2009). Responses of dune activity and desertification in China to global warming in the twenty-first century. *Global and Planetary Change* *67*, 167-185.

- Weihner, E. & Keddy, P.A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74, 159-164.
- Weihner, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10, 609-620.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 49, 207-264.
- Whittaker, R.H. (1975). *Communities and ecosystems*, 2nd edition (New York: MacMillan Publishing Co.).
- Wiescher, P.T., Pearce-Duvet, J.M.C. & Feener, D.H. (2012). Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, DOI: 10.1007/s00442-012-2262-7.
- Wilson, J.B. & Gitay, H. (1995). Community structure and assembly rules in a dune slack: Variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relations. *Vegetatio* 116, 93-106.
- Winemiller, K.O. & Rose, K.A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 2196-2218.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D.B., Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J. *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

ANNEXES

- Annexe 1 : Liste des espèces végétales ayant été échantillonnées.
- Annexe 2 : Données d'abondances des espèces végétales de 2009. Pour chaque parcelle échantillonnée, une valeur numérique indique le nombre de points-contact par espèce. Les abréviations des espèces sont présentées à l'annexe 1.
- Annexe 3 : Données d'abondances des espèces végétales de 2010. Pour chaque parcelle échantillonnée, une valeur numérique indique le nombre de points-contact par espèce. Les abréviations des espèces sont présentées à l'annexe 1.
- Annexe 4 : Valeurs des variables environnementales des différents sites échantillonnés. Le détail des mesures environnementales est présenté au chapitre 1.
- Annexe 5 : Valeurs des traits fonctionnels des espèces végétales échantillonnées. Les informations relatives aux unités, aux abréviations ainsi qu'au type de variable sont présentées au chapitre 1.
- Annexe 6 : Valeurs des traits fonctionnels des espèces de fourmis échantillonnées.
- Annexe 7 : Données d'abondances des espèces de fourmis échantillonnées. Les valeurs numériques représentent le nombre d'individus récoltés par espèce et par parcelle.

Annexe 1. Liste des espèces végétales ayant été échantillonnées.

Espèce	Famille	Abréviation
<i>Achillea leptophylla</i>	Asteraceae	achil.lepto
<i>Agathophora alopecurioides</i>	Chenopodiaceae	agat.alop
<i>Artemisia herba-alba</i>	Asteraceae	art.h-a
<i>Astragalus armatus</i>	Fabaceae	ast.arm
<i>Astragalus stella</i>	Fabaceae	ast.stel
<i>Atractylis serratuloides</i>	Asteraceae	attract.serat
<i>Erodium glaucophyllum</i>	Geraniaceae	erod.glauc
<i>Eruca sativa</i>	Brassicaceae	eruca.sat
<i>Eruca vesicaria</i>	Brassicaceae	eruca.ves
<i>Filago desertorum</i>	Asteraceae	fil.desert
<i>Hammada scoparia</i>	Chenopodiaceae	ham.scop
<i>Helianthemum lipii</i>	Cistaceae	hel.lip
<i>Herniaria fontanesii</i>	Caryophyllaceae	hern.font
<i>Koelpinia linearis</i>	Asteraceae	koel.lin
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	Chenopodiaceae	krach.cerat
<i>Lycium intricatum</i>	Solanaceae	lyc.int
<i>Macrochloa tenacissima</i>	Poaceae	macr.tenas
<i>Noaea mucronata</i>	Chenopodiaceae	noaea.muc
<i>Notoceras bicornis</i>	Brassicaceae	noto.bicorne
<i>Pallenis hierochuntica</i>	Asteraceae	pall.hiero
<i>Paronychia arabica</i>	Caryophyllaceae	par.arab
<i>Plantago albicans</i>	Plantaginaceae	pl.alb
<i>Plantago ciliata</i>	Plantaginaceae	pl.cil
<i>Plantago ovata</i>	Plantaginaceae	pl.ov
<i>Salsola brevifolia</i>	Chenopodiaceae	sals.brevif
<i>Salsola gemmascens</i>	Chenopodiaceae	sals.gemm
<i>Salsola verticillata</i>	Chenopodiaceae	sals.vert
<i>Schismus barbatus</i>	Poaceae	sch.barb
<i>Spergularia diandra</i>	Caryophyllaceae	sperg.diand
<i>Stipa capensis</i>	Poaceae	st.cap
<i>Stipa meridionalis</i>	Poaceae	st.merid
<i>Stipa parviflora</i>	Poaceae	st.parv
<i>Stipagrostis ciliata</i>	Poaceae	st.cil
<i>Trigonella polyceratia</i>	Fabaceae	trig.polys

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009. Pour chaque parcelle échantillonnée, une valeur numérique indique le nombre de points-contact par espèce. Les abréviations des espèces sont présentées à l'annexe 1.

Site Pâturage Code Parcelle	pest2	pest5	Missour Pâturé pest7	pest8	pest9
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	74	10	1	3	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	5	6	0	0	15
atract.serat	5	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	2	0	0	0
ham.scop	47	4	0	0	27
hel.lip	3	2	0	0	0
hern.font	2	24	0	2	2
koel.lin	0	0	1	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	14	47	24	3	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	1	0	0	1	6
pall.hiero	0	0	9	5	14
par.arab	0	0	1	0	1
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	21	5	64	8	42
pl.ov	5	21	12	1	6
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	0	1	0	5
sals.vert	1	0	30	0	0
sch.barb	4	63	6	0	15
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	113	29	21	298	21
st.cil	4	0	0	0	1
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site	Enjil				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	peste1	peste4	peste5	peste6	peste7
achil.lepto	23	2	7	0	1
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	22	0	0	5	0
ast.arm	0	0	12	0	0
ast.stel	2	3	7	8	4
attract.serat	0	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	7	0	10	8	16
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	4	0	43	1	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	0	2	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	2	2	0	1
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	5
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	14	1	3	1	0
pl.alb	13	2	0	2	17
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	0	0
sals.brevif	0	41	0	14	0
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	42	71	59	139	135
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	2	80	13	9	75
st.parv	4	19	12	3	16
trig.polys	14	0	8	4	1

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site	Lam Jalil				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	pestig1	pestig2	pestig3	pestig4	pestig7
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	5	7	1	8
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	2	1	3	0	4
atract.serat	0	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	1	0	0	0	0
hern.font	0	0	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	21	35	29	4	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	12	6	1	48	9
pall.hiero	7	5	22	5	11
par.arab	3	11	14	2	1
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	16	103	70	63	57
pl.ov	10	0	0	1	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	9	0	0	12	12
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	48	27	63	3	0
sperg.diand	1	0	0	0	1
st.cap	5	17	6	7	31
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Maatarka Pâturé				
	pestma1	pestma2	pestma3	pestma4	pestma5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	4	34	3	21	8
atract.serat	0	0	0	3	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	130	29	59	128	38
fil.desert	0	8	0	1	6
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	0	0	9	3	7
koel.lin	0	6	9	1	1
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	3	0	0	1
noaea.muc	0	0	30	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	0	0	0	0	0
pl.alb	51	68	52	6	35
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	1	1
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.germ	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	10	28	31	41	24
sperg.diand	0	0	5	0	1
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	11	1	0	0	3

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site	Timest				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	pestti1	pestti2	pestti3	pestti4	pestti5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	1	0	0	1	0
atract.serat	1	1	4	1	4
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	3	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	4	0	2	0
hern.font	17	17	12	1	8
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	6	1	50	22
macr.tenas	138	0	0	0	36
noaea.muc	0	14	0	5	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	1	0	0	0	0
par.arab	6	7	2	2	2
pl.alb	0	1	0	2	1
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	1	0	1	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	1	7	20	8	2
sperg.diand	0	0	2	0	0
st.cap	80	46	112	73	97
st.cil	2	19	0	0	1
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	2	0	0	1
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Missour Non pâturé				
	pist2	pist4	pist5	pist6	pist7
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	11	47	18	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	0	1	1	1	2
atract.serat	0	0	24	0	0
erod.glauc	0	29	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	47	0	47	0	13
hel.lip	25	221	78	66	0
hern.font	0	0	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	6	9	28	23	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	2	1
pall.hiero	0	0	1	1	0
par.arab	0	0	2	2	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	0	34	3	0
pl.ov	2	0	1	0	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	3	0	1	0	0
sals.vert	0	0	0	12	5
sch.barb	2	0	0	0	1
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	142	13	124	110	279
st.cil	0	1	38	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	9	20	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Enjil Non pâturé				
	piste1	piste2	piste3	piste4	piste6
achil.lepto	15	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	134	1	0	0	0
ast.arm	0	0	0	15	0
ast.stel	11	82	53	15	27
atract.serat	0	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	5	1	2	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	3	2
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	0	0	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	46	57	26	10
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	7	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	1	0	0	0	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	0	0
sals.brevif	0	0	8	0	90
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	8	2	5	1	0
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	67	123	68	106	83
st.parv	65	10	213	140	159
trig.polys	12	0	14	4	8

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Lam Jalil Non pâturé				
	pistlj1	pistlj2	pistlj3	pistlj4	pistlj5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	2	11	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	8	19	3	4	10
atract.serat	3	0	1	12	2
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	2	12	2	0
ham.scop	171	32	62	66	84
hel.lip	15	0	2	12	6
hern.font	1	0	1	31	0
koel.lin	0	0	4	0	3
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	19	0
noto.bicorne	2	12	26	3	1
pall.hiero	7	3	16	12	2
par.arab	1	0	0	0	1
pl.alb	0	0	0	11	0
pl.cil	4	3	0	0	0
pl.ov	24	25	7	3	64
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	8	0	0	1	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	28	46	1	2	2
sperg.diand	0	0	3	1	0
st.cap	16	194	107	34	57
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	3	0	0	12	1
trig.polys	0	0	0	2	0

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site	Maatarka				
Pâturage	Non pâturé				
Code Parcelle	pistma1	pistma2	pistma3	pistma4	pistma5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	4	12	7	1	10
atract.serat	20	13	0	5	22
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	16	45	133	50	75
fil.desert	10	14	1	0	4
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	1	0	13	1	0
koel.lin	3	11	3	0	45
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	18	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	0	2	2	0	0
pl.alb	17	113	59	33	21
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	7	18	1	2	3
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	162	100	61	162	182
sperg.diand	24	3	0	20	11
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	1	0	0	0	0
trig.polys	0	5	0	1	1

Annexe 2. Données d'abondances des espèces végétales de 2009 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Timest				
	Non pâturé				
	pistti1	pistti2	pistti3	pistti5	pistti7
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	1	16
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	1	0	0	0	0
atract.serat	2	0	13	12	55
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	1	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	3	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	113	0
hern.font	44	5	109	78	11
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	41	23
macr.tenas	0	0	66	45	94
noaea.muc	0	0	0	0	36
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	1	0	0
par.arab	0	0	0	0	2
pl.alb	3	0	0	0	0
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	2	0	0	1	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	15	10	1	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	1	0	6	0	0
sperg.diand	0	0	3	0	0
st.cap	315	429	36	1	165
st.cil	49	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	0	0	0	0	1

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010. Pour chaque parcelle échantillonnée, une valeur numérique indique le nombre de points-contact par espèce.

Les abréviations des espèces sont présentées à l'annexe 1.

Site	Missour				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	pest2	pest5	pest7	pest8	pest9
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	61	8	9	4	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	0	1	0	0	0
atract.serat	0	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	46	2	1	6	49
hel.lip	0	0	2	1	0
hern.font	0	7	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	33	97	44	15	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	10
pall.hiero	0	4	1	0	5
par.arab	0	0	0	0	1
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	1	0	0	6
pl.ov	0	2	2	0	2
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	0	15	0	9
sals.vert	4	0	73	0	0
sch.barb	0	17	0	0	1
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	65	29	20	208	73
st.cil	2	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site	Enjil				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	peste1	peste4	peste5	peste6	peste7
achil.lepto	31	5	12	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	31	0	0	1	0
ast.arm	0	0	20	0	0
ast.stel	13	0	15	33	2
atract.serat	0	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	1	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	38	0	12	9	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	0	2	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	2	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	12	4	12	3	0
pl.alb	9	1	5	10	48
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	0	0
sals.brevif	0	49	0	22	0
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	3	21	78	76	28
sperg.diand	0	0	6	0	0
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	1	40	4	2	26
st.parv	1	58	16	22	87
trig.polys	15	1	15	18	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site	Lam Jalil				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	pestig1	pestig2	pestig3	pestig4	pestig7
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	12	38	2	5
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	0	0	0	0	0
atract.serat	13	10	0	3	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	2	0	0	0	0
hern.font	1	0	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	66	19	19	28	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	4	0	1	1	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	1	0	1	0	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	3	0	0	2	0
pl.ov	0	1	0	0	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	1	0	0	8	8
sals.vert	0	0	30	0	0
sch.barb	0	0	0	0	0
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	11	10	6	1	1
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site	Maatarka				
Pâturage	Pâturé				
Code Parcelle	pestma1	pestma2	pestma3	pestma4	pestma5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	13	10	27	16	23
atract.serat	0	1	0	5	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	2	0	1	0
fil.desert	1	16	7	33	16
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	1	0	2	1	2
koel.lin	0	0	3	1	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	7
noaea.muc	0	0	8	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	0	0	0	1	0
pl.alb	45	15	3	2	13
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	50	72	2	17	20
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	33	12	97	52	45
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	0	0	0	0
trig.polys	1	1	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Timest Pâturé				
	pesti1	pesti2	pesti3	pesti4	pesti5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	1	0	0	0	0
attract.serat	0	5	5	4	1
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	8	0	1	0
hern.font	21	10	2	8	11
koel.lin	0	1	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	59	26	44	62
macr.tenas	111	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	2	1	0	0	1
pall.hiero	1	3	0	0	1
par.arab	15	4	1	5	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	3	0	3	0
pl.ov	0	0	0	2	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	1	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	1	1	0	0	0
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	27	32	114	117	96
st.cil	4	21	0	0	1
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	3	0	3	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Missour Non pâturé				
	pist2	pist4	pist5	pist6	pist7
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	6	9	18	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	0	0	0	0	0
atract.serat	0	0	25	0	0
erod.glauc	0	7	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	73	0	70	0	21
hel.lip	19	215	63	18	0
hern.font	0	0	0	0	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	6	13	21	17	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	1
pall.hiero	0	0	1	0	0
par.arab	0	0	0	0	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	0	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	5	0	5	0	0
sals.vert	0	6	0	42	0
sch.barb	0	0	0	0	0
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	111	29	48	43	108
st.cil	0	1	48	0	4
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	3	0	13	41	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Enjil Non pâturé				
	piste1	piste2	piste3	piste4	piste6
achil.lepto	12	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	109	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	60	154	6	12	38
atract.serat	0	0	0	0	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	9	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	2	1	0	46	0
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	0	0	0	2	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	1	46	10	5	8
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	0	0	0	0	0
par.arab	2	0	0	4	0
pl.alb	3	0	0	22	0
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	0	0
sals.brevif	0	0	15	0	18
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	8	9	22	0	4
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	45	169	100	93	90
st.parv	62	231	123	93	186
trig.polys	12	12	4	12	8

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site	Lam Jalil				
Pâturage	Non pâturé				
Code Parcelle	pistlj1	pistlj2	pistlj3	pistlj4	pistlj5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	0	0	0	0	0
atract.serat	0	0	0	19	0
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	288	115	109	95	142
hel.lip	5	0	0	7	0
hern.font	4	0	0	14	0
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	0	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	25	0
noto.bicome	0	0	1	1	0
pall.hiero	0	10	0	2	0
par.arab	0	0	0	0	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	1	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	3	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	0	0	0	0	0
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	32	123	93	16	60
st.cil	16	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	5	10	0	13	3
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Maatarka Non pâturé				
	pistma1	pistma2	pistma3	pistma4	pistma5
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	0	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	16	24	10	12	19
attract.serat	7	26	2	38	26
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	21	0	0
fil.desert	35	28	15	16	11
ham.scop	0	0	0	0	0
hel.lip	0	0	0	0	0
hern.font	2	6	10	0	1
koel.lin	2	1	0	5	21
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	0	0
macr.tenas	0	47	0	0	0
noaea.muc	0	0	0	0	0
noto.bicorne	0	0	0	0	0
pall.hiero	3	2	0	22	11
par.arab	0	1	0	0	0
pl.alb	6	53	105	5	3
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	18	15	15	11	23
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	0	0	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	21	29	33	45	44
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	0	0	0	0	0
st.cil	0	0	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	4	0	6	1	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 3. Données d'abondances des espèces végétales de 2010 (suite).

Site Pâturage Code Parcelle	Timest				
	pistti1	pistti2	Non pâturé pistti3	pistti5	pistti7
achil.lepto	0	0	0	0	0
agat.alop	0	0	0	0	0
art.h-a	0	0	0	26	0
ast.arm	0	0	0	0	0
ast.stel	0	0	0	0	0
atract.serat	26	0	4	13	11
erod.glauc	0	0	0	0	0
eruca.sat	0	0	0	0	0
eruca.ves	0	0	0	0	0
fil.desert	0	0	0	0	0
ham.scop	0	11	0	0	0
hel.lip	0	16	0	132	3
hern.font	10	2	24	26	2
koel.lin	0	0	0	0	0
krach.cerat	0	0	0	0	0
lyc.int	0	0	0	1	0
macr.tenas	0	0	86	28	12
noaea.muc	0	0	0	0	1
noto.bicorne	0	6	0	0	0
pall.hiero	0	1	1	0	0
par.arab	0	0	0	0	0
pl.alb	0	0	0	0	0
pl.cil	0	0	0	0	0
pl.ov	0	0	0	0	0
sals.brevif	0	0	0	0	0
sals.gemm	0	29	23	0	0
sals.vert	0	0	0	0	0
sch.barb	0	0	0	0	0
sperg.diand	0	0	0	0	0
st.cap	146	113	98	1	134
st.cil	215	2	0	0	0
st.merid	0	0	0	0	0
st.parv	0	1	0	0	0
trig.polys	0	0	0	0	0

Annexe 4. Valeurs des variables environnementales des différents sites échantillonnés. Le détail des mesures environnementales est présenté au chapitre 1.

Code parcelle	Site	Pâturage	Latitude (Nord)	Longitude (Ouest)	Altitude (m)	Précipitations (mm)
pest2	Missour	Pâturé	32,99851	-4,0949	928	165
pest5	Missour	Pâturé	33,0108	-4,11123	976	165
pest7	Missour	Pâturé	33,00627	-4,07919	936	162
pest8	Missour	Pâturé	32,99628	-4,08124	937	162
pest9	Missour	Pâturé	33,01415	-4,11105	937	165
peste1	Enjil	Pâturé	33,17012	-4,59165	1628	269
peste4	Enjil	Pâturé	33,12265	-4,61466	1599	269
peste5	Enjil	Pâturé	33,13637	-4,56017	1611	244
peste6	Enjil	Pâturé	33,12139	-4,59656	1598	269
peste7	Enjil	Pâturé	33,12714	-4,57616	1593	244
pestig1	Lam.Jalil	Pâturé	33,02502	-3,96223	917	162
pestig2	Lam.Jalil	Pâturé	33,01677	-3,95301	929	162
pestig3	Lam.Jalil	Pâturé	33,00525	-3,94841	941	162
pestig4	Lam.Jalil	Pâturé	33,00949	-3,96252	945	162
pestig7	Lam.Jalil	Pâturé	33,02942	-3,94842	927	162
pestma1	Maatarka	Pâturé	33,23939	-2,7439	1303	179
pestma2	Maatarka	Pâturé	33,25857	-2,73322	1286	185
pestma3	Maatarka	Pâturé	33,21395	-2,78115	1314	191
pestma4	Maatarka	Pâturé	33,24786	-2,73128	1302	179
pestma5	Maatarka	Pâturé	33,23298	-2,74498	1302	179
pestti1	Timest	Pâturé	33,40935	-3,79383	978	179
pestti2	Timest	Pâturé	33,40517	-3,77335	919	179
pestti3	Timest	Pâturé	33,41092	-3,77566	921	179
pestti4	Timest	Pâturé	33,41282	-3,74921	911	183
pestti5	Timest	Pâturé	33,42974	-3,75763	938	201
pist2	Missour	Non pâturé	33,00605	-4,10225	950	165
pist4	Missour	Non pâturé	33,00783	-4,08843	946	165
pist5	Missour	Non pâturé	33,01225	-4,08778	947	165
pist6	Missour	Non pâturé	33,01424	-4,08822	955	165
pist7	Missour	Non pâturé	33,0024	-4,10443	941	165
piste1	Enjil	Non pâturé	33,16001	-4,58613	1628	269
piste2	Enjil	Non pâturé	33,14765	-4,59543	1617	269
piste3	Enjil	Non pâturé	33,12886	-4,58979	1611	269
piste4	Enjil	Non pâturé	33,12717	-4,58406	1611	269
piste6	Enjil	Non pâturé	33,12655	-4,60512	1606	269
pistlj1	Lam.Jalil	Non pâturé	32,89394	-3,95693	1050	166
pistlj2	Lam.Jalil	Non pâturé	32,88288	-3,96154	1048	166
pistlj3	Lam.Jalil	Non pâturé	32,87619	-3,98273	1063	166
pistlj4	Lam.Jalil	Non pâturé	32,87456	-3,98825	1064	166
pistlj5	Lam.Jalil	Non pâturé	32,89895	-3,94554	1068	166
pistma1	Maatarka	Non pâturé	33,25749	-2,7237	1291	185
pistma2	Maatarka	Non pâturé	33,2563	-2,72885	1297	185
pistma3	Maatarka	Non pâturé	33,25619	-2,73259	1293	185
pistma4	Maatarka	Non pâturé	33,25536	-2,72255	1302	185
pistma5	Maatarka	Non pâturé	33,24731	-2,72852	1302	179
pistti1	Timest	Non pâturé	33,41419	-3,78811	988	179
pistti2	Timest	Non pâturé	33,41792	-3,79323	1012	201
pistti3	Timest	Non pâturé	33,42151	-3,79424	1034	201
pistti5	Timest	Non pâturé	33,42742	-3,79768	1034	201
pistti7	Timest	Non pâturé	33,42071	-3,79352	1034	201

**Annexe 4. Valeurs des variables environnementales des différents sites échantillonnés
(suite).**

Code parcelle	Évapotranspiration (mm)	Indice d'aridité	Durée de mise en défens (années)	Couvert végétal 2009 (%)	Couvert végétal 2010 (%)
pest2	1546	9,373	0	22,38	11,70
pest5	1546	9,373	0	15,10	8,75
pest7	1548	9,558	0	14,30	8,17
pest8	1548	9,558	0	40,83	21,40
pest9	1546	9,373	0	15,00	12,40
peste1	1402	5,205	0	21,17	32,50
peste4	1402	5,205	0	24,83	30,00
peste5	1424	5,836	0	26,33	39,25
peste6	1402	5,205	0	28,25	35,25
peste7	1424	5,836	0	27,50	32,75
pestig1	1548	9,558	0	18,50	5,75
pestig2	1548	9,558	0	18,75	2,67
pestig3	1548	9,558	0	24,83	3,50
pestig4	1548	9,558	0	15,13	2,00
pestig7	1548	9,558	0	7,93	0,67
pestma1	1500	8,359	0	57,50	32,50
pestma2	1489	8,060	0	24,67	28,25
pestma3	1484	7,769	0	23,33	23,83
pestma4	1500	8,359	0	37,25	22,67
pestma5	1500	8,359	0	25,25	31,50
pestti1	1533	8,553	0	17,38	7,93
pestti2	1532	8,548	0	9,92	7,86
pestti3	1532	8,548	0	14,30	12,60
pestti4	1517	8,311	0	9,75	18,75
pestti5	1495	7,445	0	15,63	10,67
pist2	1546	9,373	13	24,33	26,50
pist4	1546	9,373	13	24,67	26,50
pist5	1546	9,373	13	24,70	16,13
pist6	1546	9,373	13	40,25	19,50
pist7	1546	9,373	13	60,50	19,00
piste1	1402	5,205	5	23,50	39,25
piste2	1402	5,205	5	56,50	87,50
piste3	1402	5,205	5	43,00	56,50
piste4	1402	5,205	5	31,50	70,00
piste6	1402	5,205	5	38,00	68,00
pistlj1	1544	9,305	50	15,25	12,00
pistlj2	1544	9,305	50	54,25	17,10
pistlj3	1544	9,305	50	31,67	16,25
pistlj4	1544	9,305	50	16,08	9,33
pistlj5	1544	9,305	50	26,00	10,00
pistma1	1489	8,060	1	30,00	20,00
pistma2	1489	8,060	1	34,50	19,38
pistma3	1489	8,060	1	44,50	46,00
pistma4	1489	8,060	1	39,75	25,50
pistma5	1500	8,359	1	47,75	35,25
pistti1	1533	8,553	11	47,50	47,25
pistti2	1496	7,450	11	69,00	35,75
pistti3	1496	7,450	11	19,50	20,83
pistti5	1496	7,450	11	20,75	18,00
pistti7	1496	7,450	11	40,75	39,75

Annexe 5. Valeurs des traits fonctionnels des espèces végétales échantillonnées. Les informations relatives aux unités, aux abréviations ainsi qu'au type de variable sont présentées au chapitre 1.

Espèce	LA	SLA	LDMC	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	LNC	C:N	H _{veg}	H _{max}	Masse de graine
achil.lepto	22,20	5,39	257,97	-29,53	3,21	18,47	23,43	3,8	5,0	0,00006
agat.alop	27,80	3,64	194,63	-11,15	6,26	13,51	21,11	16,5	16,5	0,00040
art.h-a	14,79	9,52	236,04	-28,56	5,05	30,27	15,62	21,3	21,3	0,00023
ast.arm	37,24	10,66	347,47	-28,56	-0,42	40,05	12,09	33,9	33,9	0,01162
ast.stel	10,04	17,06	265,33	-27,38	-0,42	39,85	11,35	2,9	3,0	0,00100
atract.serat	50,86	4,51	315,68	-25,75	-1,90	16,59	28,19	14,8	14,8	0,00227
erod.glauc	286,55	8,62	201,72	-28,30	3,19	23,68	19,25	29,8	38,6	0,00091
eruca.sat	182,92	20,53	119,86	-28,84	7,62	29,11	13,38	9,3	13,6	0,00033
eruca.ves	629,03	15,38	143,19	-27,14	3,34	31,51	12,54	14,4	59,1	0,00035
fil.desert	17,82	26,60	247,82	-29,20	4,55	15,16	27,65	2,2	2,2	0,00005
ham.scop	55,04	3,75	301,93	-12,39	8,05	26,61	15,54	30,3	30,4	0,00090
hel.lip	14,00	5,94	325,82	-28,72	1,67	23,64	18,99	11,9	12,8	0,00021
hern.font	3,65	9,84	209,09	-27,86	4,93	21,83	20,23	2,4	2,4	0,00011
koel.lin	35,04	13,80	178,78	-27,02	-0,40	34,70	13,34	7,8	8,2	0,00199
krach.cerat	37,98	8,98	306,21	-28,05	10,23	30,09	13,94	29,7	29,7	0,00375
lyc.int	10,16	8,38	154,65	-26,73	5,18	29,33	13,91	17,1	17,1	0,00290
macr.tenas	430,58	1,91	598,31	-23,93	-1,17	10,92	42,93	75,7	84,9	0,00453
noaea.muc	9,74	8,33	210,50	-13,72	3,84	40,55	11,32	18,0	18,0	0,00067
noto.bicorne	25,37	11,74	231,55	-27,78	4,02	34,53	11,76	2,0	2,0	0,00033
pall.hiero	76,95	20,46	139,72	-27,85	3,15	34,63	12,54	2,0	2,0	0,00008
par.arab	4,25	12,28	227,96	-26,52	3,83	27,01	15,87	2,6	2,6	0,00006
pl.alb	71,48	11,13	270,94	-27,78	2,34	22,68	19,00	3,9	6,6	0,00113
pl.cil	78,79	13,62	235,07	-28,03	2,00	26,20	16,28	1,4	1,8	0,00152
pl.ov	25,45	10,47	234,65	-28,40	3,03	28,37	15,27	1,8	3,0	0,00084
sals.brevif	2,26	5,39	279,85	-15,16	10,32	27,30	15,78	15,9	15,9	0,00040
sals.gemm	3,78	3,51	301,86	-14,35	6,19	28,69	14,07	11,1	11,1	0,00040
sals.vert	23,23	4,51	158,15	-11,35	5,94	16,01	18,37	12,6	12,6	0,00040
sch.barb	6,98	14,85	311,85	-26,41	-0,16	29,00	16,25	5,6	8,8	0,00008
sperg.diand	9,56	10,95	159,90	-23,57	3,02	23,70	15,64	4,0	5,4	0,00001
st.cap	40,09	10,58	358,14	-27,31	2,50	26,08	18,09	10,5	21,1	0,00069
st.cil	21,22	3,53	441,33	-12,50	0,17	12,04	37,47	18,1	47,3	0,00219
st.merid	18,45	4,44	432,19	-26,87	4,48	15,82	27,38	23,6	45,8	0,00303
st.parv	29,50	4,86	410,76	-26,93	3,69	15,97	27,19	23,3	46,3	0,00084
trig.polys	68,49	14,16	289,54	-27,14	2,34	34,52	12,40	2,9	3,0	0,00100

Annexe 5. Valeurs des traits fonctionnels des espèces végétales échantillonnées (suite).

Espèce	A _{max}	Potentiel osmotique	Cycle annuel	Tige ligneuse	Clonal	Épines	Succulence	Début de floraison
achil.lepto	1	-1,653	0	0	1	0	0	Avril
agat.alop	2	-2,270	0	1	0	1	1	Octobre
art.h-a	3	-1,384	0	1	0	0	0	Avril
ast.arm	4	-2,416	0	1	0	1	0	Mars
ast.stel	3	-1,866	1	0	0	0	0	Mars
attract.serat	3	-2,040	0	1	0	1	0	Avril/Mai
erod.glauc	1	-1,414	0	0	0	0	0	Février
eruca.sat	3	-1,186	1	0	0	0	0	Février
eruca.ves	1	-1,421	1	0	0	0	0	Février
fil.desert	3	-1,538	1	0	0	0	0	Mars
ham.scop	2	-2,674	0	1	0	0	1	Septembre
hel.lip	5	-1,764	0	1	0	0	0	Mars
hern.font	1	-1,118	0	1	0	0	0	Mars
koel.lin	3	-1,416	1	0	1	0	0	Février
krach.cerat	1	-1,619	0	1	0	0	0	Novembre
lyc.int	2	-1,923	0	1	1	1	1	Septembre
macr.tenas	1	-2,443	0	0	1	0	0	Mars
noaea.muc	3	-1,891	0	1	0	1	0	Octobre
noto.bicorne	1	-1,806	1	0	0	0	0	Janvier
pall.hiero	3	-1,312	0	1	0	0	0	Mars
par.arab	3	-1,417	0	0	0	0	0	Février
pl.alb	3	-1,814	0	0	0	0	0	Mars
pl.cil	3	-1,365	1	0	0	0	0	Mars
pl.ov	1	-0,449	1	0	0	0	0	Février
sals.brevif	2	-2,454	0	1	0	0	0	Octobre
sals.gemm	1	-3,206	0	1	0	0	1	Octobre
sals.vert	1	-2,474	0	1	0	0	1	Octobre
sch.barb	4	-1,710	1	0	1	0	0	Février
sperg.diand	3	-1,603	1	0	0	0	0	Février
st.cap	2	-2,274	1	0	1	0	0	Février
st.cil	3	-2,211	0	0	1	0	0	Février
st.merid	1	-2,522	0	0	1	0	0	Mars
st.parv	1	-2,621	0	0	1	0	0	Mars
trig.polys	3	-1,920	1	0	0	0	0	Février

Annexe 5. Valeurs des traits fonctionnels des espèces végétales échantillonnées (suite).

Espèce	Valeur pastorale	Bradysporie	Hygrochasia	Myxospermie	Synaptospermie	Trypanocarpie
achil.lepto	2	1	1	1	0	0
agat.alop	4	1	0	0	1	0
art.h-a	6,5	1	0	1	0	0
ast.arm	2	1	0	0	1	0
ast.stel	5,5	0	0	0	1	0
attract.serat	2,5	0	0	0	0	0
erod.glauc	3	0	0	0	0	0
eruca.sat	2	0	0	0	0	0
eruca.ves	3,5	0	0	0	0	0
fil.desert	2	1	0	0	1	0
ham.scop	3	1	0	0	1	0
hel.lip	5	0	0	1	0	0
hern.font	2,5	0	0	0	0	0
koel.lin	6	0	0	0	1	0
krach.cerat	7	1	0	0	0	0
lyc.int	1	0	0	0	1	0
macr.tenas	2	1	0	0	1	0
noaea.muc	3	1	0	0	1	0
noto.bicorne	4	1	1	1	0	0
pall.hiero	1	1	1	1	0	0
par.arab	1,5	0	0	0	0	0
pl.alb	7	1	1	1	0	0
pl.cil	7	1	1	1	0	0
pl.ov	7	1	0	0	0	0
sals.brevif	6	1	0	0	1	0
sals.gemm	5	1	0	0	1	0
sals.vert	5	1	0	0	1	0
sch.barb	6	1	0	0	0	1
sperg.diand	0	0	0	0	0	0
st.cap	2	1	0	0	0	1
st.cil	5,5	1	0	0	0	1
st.merid	3	1	0	0	0	1
st.parv	3	1	0	0	0	1
trig.polys	4	1	0	0	1	1

Annexe 6. Valeurs des traits fonctionnels des espèces de fourmis échantillonnées.

Espèce	Longueur de tête (mm)	Longueur relative de l'œil (mm)	Longueur relative de patte (mm)	Diète	Activité	Couleur
<i>Aphaenogaster cf. senilis</i>	1,75	0,16	2,71	Omnivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Bajcaridris menozzii</i>	0,79	0,31	1,94	Insectivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Camponotus erigens</i>	2,57	0,23	2,73	Omnivore	Nocturne	Noir/sombre
<i>Camponotus foreli</i>	1,34	0,29	2,34	Omnivore	Diurne/nocturne	Noir/sombre
<i>Camponotus micans</i>	1,72	0,23	2,55	Omnivore	Diurne/nocturne	Noir/sombre
<i>Camponotus thoracicus</i>	2,62	0,29	2,81	Omnivore	Nocturne	Clair/jaune
<i>Cardiocondyla nigra</i>	0,57	0,28	1,46	Omnivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Cataglyphis albicans</i>	1,40	0,33	2,92	Insectivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Cataglyphis cf. diehlii</i>	2,14	0,26	3,79	Insectivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Cataglyphis emmae</i>	1,00	0,32	2,63	Insectivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Cataglyphis mauritanicus</i>	2,37	0,25	3,44	Insectivore	Diurne	Bicolore/rouge
<i>Cataglyphis ruber</i>	1,44	0,32	2,82	Insectivore	Diurne	Bicolore/rouge
<i>Cataglyphis savignyi</i>	2,69	0,26	3,43	Insectivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Crematogaster laestrygon</i>	1,00	0,27	1,85	Omnivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Goniomma sp.</i>	1,03	0,32	1,77	Granivore	Diurne/nocturne	Noir/sombre
<i>Messor foreli</i>	1,81	0,22	2,38	Granivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Messor medioruber</i>	1,34	0,25	2,20	Granivore	Diurne	Noir/sombre
<i>Monomorium areniphilum</i>	0,82	0,22	1,81	Omnivore	Diurne	Clair/jaune
<i>Monomorium lameerei</i>	1,04	0,16	1,81	Granivore	Diurne/nocturne	Bicolore/rouge
<i>Monomorium santschii</i>	0,71	0,31	1,51	Granivore	Nocturne	Clair/jaune
<i>Pheidole pallidula</i>	0,64	0,20	2,04	Omnivore	Diurne/nocturne	Clair/jaune
<i>Tapinoma simrothi</i>	0,83	0,25	1,82	Omnivore	Diurne/nocturne	Noir/sombre
<i>Tetramorium biskrense</i>	0,69	0,24	1,40	Omnivore	Diurne/nocturne	Noir/sombre
<i>Tetramorium cf. semilaeve</i>	0,69	0,23	1,27	Omnivore	Diurne/nocturne	Clair/jaune

Annexe 7. Données d'abondances des espèces de fourmis échantillonnée. Les valeurs numériques représentent le nombre d'individus récoltés par espèce et par parcelle.

Espèce	Code parcelles							
	pesten5	pesten6	pestig2	pestig3	pestma1	pestma2	pestmi2	pestmi5
<i>Aphaenogaster cf. senilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bajcaridris menozzii</i>	0	0	0	0	0	0	2	7
<i>Camponotus erigens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Camponotus foreli</i>	0	1	0	0	0	0	3	8
<i>Camponotus micans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Camponotus thoracicus</i>	0	0	1	8	0	0	2	3
<i>Cardiocondyla nigra</i>	0	0	18	1	1	1	0	6
<i>Cataglyphis albicans</i>	161	236	4	4	351	42	4	0
<i>Cataglyphis cf. diehlii</i>	0	0	0	0	15	0	0	0
<i>Cataglyphis emmae</i>	0	0	0	0	1	1	0	0
<i>Cataglyphis mauritanicus</i>	246	228	0	0	0	0	0	0
<i>Cataglyphis ruber</i>	0	0	37	63	3	0	92	76
<i>Cataglyphis savignyi</i>	0	0	0	0	189	0	0	0
<i>Crematogaster laestrygon</i>	1576	529	0	0	0	0	0	5
<i>Goniomma sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Messor foreli</i>	2	0	47	49	0	0	380	117
<i>Messor medioruber</i>	58	8	186	3	367	67	54	14
<i>Monomorium areniphilum</i>	5	1827	931	822	4586	1009	939	4150
<i>Monomorium lameerei</i>	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Monomorium santschii</i>	0	0	7	6	6	10	0	2
<i>Pheidole pallidula</i>	2	0	0	1	0	9	0	84
<i>Tapinoma simrothi</i>	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Tetramorium biskrense</i>	32	21	2	0	72	66	0	0
<i>Tetramorium cf. semilaeve</i>	0	0	1	2	0	0	3	1

Annexe 7. Données d'abondances des espèces de fourmis échantillonnée (suite).

Espèce	Code parcelles							
	pestti1	pestti2	pisten1	pisten6	pistge1	pistge2	pistlj1	pistlj4
<i>Aphaenogaster cf. senilis</i>	0	0	0	0	16	0	0	0
<i>Bajcaridris menozzii</i>	43	4	0	0	0	0	0	3
<i>Camponotus erigens</i>	0	0	0	0	24	0	0	0
<i>Camponotus foreli</i>	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Camponotus micans</i>	0	0	0	0	29	1	0	0
<i>Camponotus thoracicus</i>	0	0	0	0	0	0	1	7
<i>Cardiocondyla nigra</i>	0	0	0	0	0	0	7	2
<i>Cataglyphis albicans</i>	205	20	358	225	49	141	77	58
<i>Cataglyphis cf. diehlii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cataglyphis emmae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cataglyphis mauritanicus</i>	0	0	0	162	205	196	0	0
<i>Cataglyphis ruber</i>	0	66	0	0	0	0	28	0
<i>Cataglyphis savignyi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crematogaster laestrygon</i>	660	521	375	324	33	32	0	0
<i>Goniomma sp.</i>	0	0	1	0	0	29	0	0
<i>Messor foreli</i>	24	122	0	0	0	0	35	94
<i>Messor medioruber</i>	1	1	123	53	0	0	23	3
<i>Monomorium areniphilum</i>	983	193	953	1011	487	598	802	997
<i>Monomorium lameerei</i>	233	49	0	0	0	0	27	6
<i>Monomorium santschii</i>	0	1	0	1	2	0	11	0
<i>Pheidole pallidula</i>	0	0	0	0	29	0	2	0
<i>Tapinoma simrothi</i>	0	0	0	0	0	0	0	14
<i>Tetramorium biskrense</i>	0	2	16	18	7	12	1	1
<i>Tetramorium cf. semilaeve</i>	0	0	0	0	0	2	13	1

Annexe 7. Données d'abondances des espèces de fourmis échantillonnée (suite).

Espèce	Code parcelles					
	pistma3	pistma5	pistmi4	pistmi7	pistti1	pistti3
<i>Aphaenogaster cf. senilis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Bajcaridris menozzii</i>	0	0	2	0	27	33
<i>Camponotus erigens</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Camponotus foreli</i>	0	0	0	0	12	5
<i>Camponotus micans</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Camponotus thoracicus</i>	0	0	15	0	0	0
<i>Cardiocondyla nigra</i>	0	3	0	10	0	0
<i>Cataglyphis albicans</i>	451	1737	6	63	157	318
<i>Cataglyphis cf. diehlii</i>	21	0	0	0	0	0
<i>Cataglyphis emmae</i>	0	36	0	0	0	0
<i>Cataglyphis mauritanicus</i>	0	0	0	0	149	418
<i>Cataglyphis ruber</i>	0	6	21	13	0	0
<i>Cataglyphis savignyi</i>	8	1	0	0	0	0
<i>Crematogaster laestrygon</i>	0	0	0	0	195	604
<i>Goniomma sp.</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Messor foreli</i>	0	0	88	9	657	360
<i>Messor medioruber</i>	321	493	9	103	89	254
<i>Monomorium areniphilum</i>	12512	15939	688	1545	1444	2253
<i>Monomorium lameerei</i>	0	0	7	8	54	0
<i>Monomorium santschii</i>	17	31	6	0	5	3
<i>Pheidole pallidula</i>	2	0	45	1	0	0
<i>Tapinoma simrothi</i>	0	0	0	1	3	20
<i>Tetramorium biskrense</i>	52	56	0	1	0	0
<i>Tetramorium cf. semilaeve</i>	0	0	1	0	0	0