

Effet des facteurs environnementaux sur la structuration de la flore ligneuse du Karthala (Grande-Comore, Océan indien)

Mohamed Mahamoud Charahabil et Léonard Elie Akpo

Volume 18, numéro 1, mai 2018

URI : <https://id.erudit.org/iderudit/1058440ar>

[Aller au sommaire du numéro](#)

Éditeur(s)

Université du Québec à Montréal
Éditions en environnement VertigO

ISSN

1492-8442 (numérique)

[Découvrir la revue](#)

Citer cet article

Charahabil, M. M. & Akpo, L. E. (2018). Effet des facteurs environnementaux sur la structuration de la flore ligneuse du Karthala (Grande-Comore, Océan indien). *VertigO*, 18(1).

Résumé de l'article

La compréhension des facteurs contrôlant la distribution des espèces végétales et/ou animales est au centre des questions en écologie et en biogéographie et plus particulièrement dans les états insulaires où la biodiversité est souvent originale et les conditions environnementales souvent très particulières. Dans cette étude, un lien a été établi entre la distribution spatiale des espèces et les facteurs environnementaux. Une modélisation de la niche écologique des espèces les plus représentées (fréquence relative supérieure à 5 %) de la forêt du Karthala a été réalisée à l'aide du logiciel Maxent 3.2 (Maximum d'entropie). Les contributions relatives de facteurs environnementaux utilisés dans le modèle ont servi pour établir, à l'aide d'une classification hiérarchique ascendante (CHA), des groupements d'espèces ayant les mêmes exigences environnementales. La relation entre la structure des espèces et les facteurs environnementaux a été établie à l'aide d'une analyse en co-inertie appliquée sur deux tableaux (espèces/facteurs environnementaux et espèces/sites) et a permis d'identifier des groupes d'espèces présentes dans les mêmes habitats et partageant les mêmes exigences climatiques. Cette analyse de co-structure a montré que la structure des espèces s'explique par l'environnement et plus particulièrement par la pluviométrie et la pente. La température n'agit que très peu sur la structuration de cette flore. L'ensemble de l'étude a ainsi démontré que l'approche de la niche écologique combinée aux analyses multivariées classiques est pertinente dans la compréhension des facteurs influençant la disposition de la phytodiversité actuelle de cette forêt. Les résultats de cette étude devraient servir pour mieux orienter les programmes de gestion et de conservation des espaces boisés de l'archipel des Comores. Il serait cependant intéressant de continuer la réflexion en intégrant l'étude des sols et des effets anthropiques dans les sites étudiés pour une meilleure compréhension du patron habitat et de l'organisation de la végétation.



Effet des facteurs environnementaux sur la structuration de la flore ligneuse du Karthala (Grande-Comore, Océan indien)

Charahabil Mohamed Mahamoud et Léonard Elie Akpo

Introduction

- 1 L'archipel des Comores est un État insulaire situé dans la partie nord du canal de Mozambique à mi-distance entre Madagascar et l'Afrique. La jeunesse de ses îles, ses forêts tropicales sèches et humides, et l'important taux d'endémicité de la biodiversité végétale et animale (Labat et *al.*, 2000; 1999) font de cet archipel, l'un des 25 hot spots de la biodiversité mondiale (Myers et *al.*, 2000) et une priorité dans le domaine de la conservation de la biodiversité mondiale. Malheureusement, sa proximité avec la grande île Madagascar a longtemps caché ces petites îles du monde scientifique. Les études sur la biodiversité des Comores et sur la flore et la végétation en particulier sont en effet très rares et disparates ou ne sont jamais publiées. Les quelques études sur la flore et la végétation (Keith et *al.*, 2006; Ducatillon et Loup, 1985; Adjanohoun et *al.*, 1982) ont repris la liste de Voeltskow (1917), qui date du siècle dernier. Cependant, un effort d'inventaire a débuté il y a plus d'une dizaine d'années dans le cadre d'un partenariat entre le Muséum de Paris et les centres de recherches aux Comores et a abouti à la publication de quelques articles portant sur la révision taxonomique et la description de nouvelles espèces (Labat et *al.*, 2000; 1999; Labat et Du Puy, 1997; Mouly, 2009; 2007). L'ensemble de ces travaux a montré que la flore ligneuse constitue l'essentiel du paysage des forêts de l'ensemble de l'archipel des Comores et plus particulièrement de la forêt du Karthala en Grande-Comore, la plus grande forêt climacique de l'archipel. Une étude phytoécologique basée

sur des relevés de la végétation (Charahabil *et al.*, 2013) a permis de décrire l'organisation de la flore de cette forêt dont le patron habitat, comme celui de l'île de la Réunion (Tassin *et al.* 2004; Tassin et Rivière 2003) est fortement tributaire du gradient altitudinal.

- 2 La compréhension des facteurs contrôlant la distribution des espèces végétales et/ou animales est en effet au centre des questions en écologie et en biogéographie (Latimer *et al.*, 2006; Guisan et Thuiller, 2005; Blackburn et Gaston, 2003; Krebs, 1994). La plupart des approches développées pour prédire la distribution des espèces reposent sur le concept de niche écologique sensu Hutchinson (1957) et de sa modélisation. La modélisation de la niche des espèces est en effet primordial pour la conservation de la biodiversité, notamment pour les espèces endémiques et/ou rares (Hortal *et al.*, 2005) surtout dans le contexte de changements environnementaux et/ou climatiques plus ressentie dans les États insulaires.
- 3 Il existe deux méthodes majeures pour définir et/ou prédire la niche écologique des espèces : i- la première est basée sur une co-inertie (Dolédec et Chessel, 1994) ou sur une analyse multivariée type Outlying Mean Index analysis (OMI) (Dolédec *et al.*, 2000) et ii- la deuxième est basée sur la modélisation en utilisant plusieurs cartes GIS (couches d'informations, par exemple : topologie, climat et occupation des sols) comme le modèle du maximum d'entropie (Maxent) (Phillips *et al.*, 2006).
- 4 Cette étude cherche à voir si la structure de la végétation est influencée par les facteurs de l'environnement et si oui identifier lesquels de ces paramètres sont les plus influents. Une approche analytique de la niche écologique (fondamentale et réalisée) des espèces a été adoptée en combinant une modélisation GIS et une co-inertie. La première méthode permet de produire les cartes de distribution actuelle et potentielle des espèces. Elle rend ainsi visible la valence écologique de chaque espèce qui correspond à sa niche fondamentale. La seconde permet d'étudier le lien entre l'évolution de l'ensemble des espèces et leur environnement (Chessel et Mercier, 1993; Dolédec et Chessel, 1994). Elle utilise en effet, les contributions relatives des variables mésologiques utilisées dans la première méthode pour définir des groupes d'espèces liées par les mêmes conditions environnementales. Ces espèces occuperaient ainsi des habitats bien précis qui correspondraient à la niche réalisée. La finalité de l'étude est de voir comment la combinaison des deux méthodes sus citées permettrait-elle de mieux établir ce lien entre la structure des espèces et les facteurs environnementaux, mais aussi, et surtout d'identifier les facteurs les plus influents.

Matériel et méthodes

Aire d'étude : forêt du Karthala

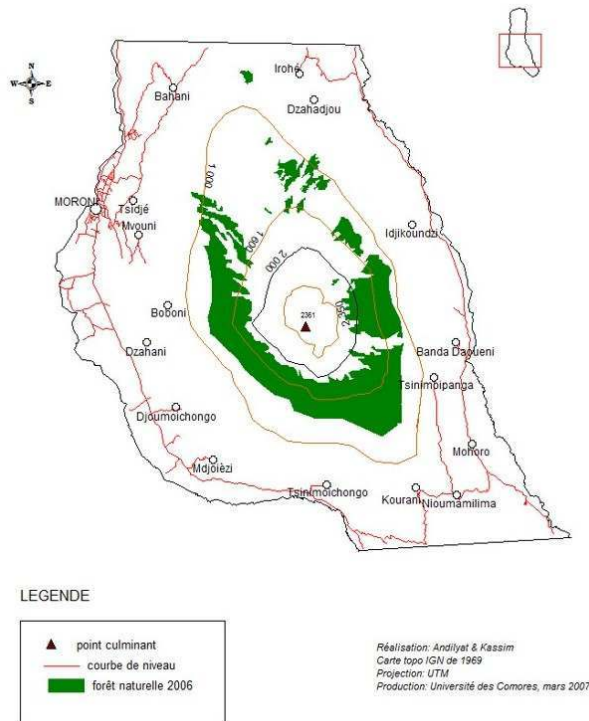
- 5 La forêt du Karthala (Figure 2) est située au centre de la Grande-Comores, l'île la plus orientale et la plus jeune de l'archipel (figure 1), entre 700 et 2300 m d'altitude.

Figure 1. L'archipel des Comores : localisation géographique et composition.



- 6 Elle s'étend sur 6300 hectares de forêt dense sur 5000 ha de lande à éricacées (UNEP, 2002). Le versant ouest de la forêt est arrosé par les vents du nord-ouest (mousson) chauds et humides tandis que le versant est se trouve sous l'influence d'un courant froid et moins humide (Alizés). Cette opposition est perceptible dans le paysage forestier plus dense à l'ouest qu'à l'est (Charahabil, 2011).

Figure 2. Forêt du Karthala en Grande-Comores.



Source : Carte IGN Université des Comores.

- 7 Le climat est tropical humide. Les températures sont de l'ordre de 27 °C, elles varient avec l'altitude pour atteindre 0 °C au sommet. La pluviosité annuelle est abondante et peut atteindre 6000 mm (Charahabil, 2011). Le sol est relativement jeune à l'image de l'île. Il est constitué d'éléments minéraux peu évolués, composés essentiellement de grés, de roches amygdaloïdes, de laves de tufs volcaniques (Legris, 1969).

Conceptualisation de la niche écologique

- 8 La notion de niche écologique, à la base de cette étude, est un concept théorique de l'écologie proposé par Grinnell (1924; 1917) pour désigner la plage de variations environnementales compatible avec la présence d'une espèce. Elle traduit ainsi, la position occupée généralement par une espèce dans un écosystème et la somme des conditions nécessaires à la viabilité d'une population de cette espèce. Selon la conceptualisation de Hutchinson (1957), qui est celle adoptée dans la présente étude, la niche écologique d'une espèce est similaire à un hypervolume multidimensionnel dans lequel chaque dimension représente un paramètre biotique ou abiotique conditionnant la présence de l'espèce. Plus précisément, il s'agit ici, selon cet auteur, de la niche fondamentale de l'espèce qui correspond à l'ensemble de la gamme de variation des paramètres environnementaux autorisant la présence de l'espèce en l'absence de compétition ou de prédation causée par d'autres espèces (Sampoux et Badeau, 2009). La niche réalisée est quant à elle souvent difficile à définir et surtout à séparer de la notion d'habitat et de biotope (Colwell, 2009). Elle fait intervenir en effet les ressources biologiques alimentaires, les ressources abiotiques consommables, les concurrents, les

ennemis naturels et les partenaires mutualistes. La compréhension de la structure des espèces à l'échelle des communautés locales permet de se rapprocher de cette définition de la niche réalisée. Le tableau de présence-absence (espèces/sites), qui explique la structure des espèces à l'échelle locale et qui est utilisé dans l'analyse de co-structure permet d'intégrer ces paramètres et de ressortir cette deuxième composante de la niche écologique (la niche réalisée).

- 9 La modélisation des niches écologiques a été réalisée sur la base de la théorie du maximum d'entropie (Maxent) développée par Phillips et al. (2006) et Phillips et al. (2009). Elle consiste à ne prendre en compte que les variables les plus influentes (Jiguet et al., 2010). Ce modèle apporte non seulement une connaissance sur l'effet des conditions environnementales sur la distribution spatiale des espèces (Loisielle et al., 2003), mais permet aussi de quantifier l'influence des facteurs écologiques favorables aux différentes espèces étudiées (Traoré et al., 2008).

Données utilisées dans la réalisation des modèles

- 10 La liste des espèces présentes (annexe 1) utilisée est celle de Charahabil et al. (2013) obtenue à partir d'une étude phytoécologique de 78 relevés réalisée dans le même milieu. Au total, 95 espèces ligneuses réparties en 82 genres et 45 familles étaient inventoriées. Dans la présente étude, seules les espèces ayant une fréquence relative supérieure à 5 % dans les relevés ont été considérées. Ainsi, 65 espèces avec des points d'occurrence supposés suffisants pour tourner le modèle ont été considérées. Il en faut plus pour les espèces à large distribution et moins pour les espèces à niche restreinte. Il n'existe pas par contre de normes quant au nombre minimal des points requis pour une meilleure fiabilité du modèle, cela dépend de la nature de l'espèce. Il existe cependant quelques exemples de nombre de points utilisés pour des espèces données. On peut citer des études conduites par Scheldeman et al. (2007) qui ont utilisé un minimum de 10 points pour des espèces rares de *Vasconcellea* avec une distribution restreinte et les travaux de Van Zonneveld et al., (2009) qui ont travaillé avec un minimum de 50 points de présence pour deux espèces de pin ayant une large distribution géographique à travers l'Asie du Sud-est. Des extraits de la base de données de l'herbier de Paris¹ ont été utilisés pour compléter la liste d'occurrence des 65 espèces. En effet, certaines espèces de la liste avaient un très faible nombre de points et ont été complété par des points extraits de cette base qui regorge l'essentiel de la collection des plantes vasculaires des Comores comme il a été cité dans l'introduction. Cette liste constituée d'un ensemble de 976 points et leurs coordonnées géographiques ont constitué les individus d'observation et les paramètres climatiques, assemblés en une couche environnementale, ont constitué les variables d'observation. Les deux ensembles ont été soumis au logiciel Maxent version 3.2.

Principes du modèle Maxent

- 11 La méthode utilisée par le logiciel se base seulement sur la présence des espèces contrairement à la majorité des modèles des niches écologiques (Phillips et al., 2006). Le logiciel est aussi capable de produire les modèles de plusieurs espèces ensemble à condition que la liste d'occurrence de toutes les espèces soit enregistrée dans le même fichier. Le pouvoir prédictif du modèle est évalué à l'aide de la surface incluse (AUC en anglais) de la courbe ROC (Receiver Operating Characteristic). L'AUC permet d'estimer le

taux de discrimination entre le modèle et la réalité. Un modèle généré par Maxent atteint le plus haut pouvoir prédictif lorsque l'AUC a une valeur de 1. À l'opposé, elle tend vers 0,5 lorsque le modèle généré n'a aucun pouvoir prédictif (Araújo et al., 2005). L'analyse des contributions relatives est basée sur les moyennes des contributions de chaque variable utilisée pour produire le modèle ainsi que les valeurs minimales et maximales. Ces paramètres permettent d'évaluer les facteurs environnementaux qui contrôlent le plus les distributions modélisées.

Facteurs environnementaux

- 12 Les facteurs environnementaux qui interviennent dans la variation spatiale des plantes sont nombreux et variés. Les données utilisées dans ce travail sont facilement accessibles et couvrent l'ensemble de la Grande-Comore. Elles ont été téléchargées pour ce qui est des variables topographiques (pente, indice topographique, orientation), sur le site de surveillance géologique des USA². Les variables climatiques (température et précipitations) ont été téléchargées sur la base de données Bioclim³. L'ensemble a été ensuite transformé en mode raster pour être introduit dans un système d'information géographique (SIG) en tant que couche d'information (Jiguet et al., 2010). Il s'agit des paramètres suivants, dix (10) au total :

- la pente (Slopcom) exprimant la variation de l'altitude mesurée en degrés entiers, varie entre 0 et 90° ;
- l'indice topographique (Topocom) communément appelé indice d'humidité qui permet d'évaluer le taux de rétention de l'eau dans un endroit donné en fonction de la pente ;
- l'orientation (Aspectcom) indiquant la direction de la plus grande pente et s'exprimant en degrés entiers positifs et variant entre 0 et 360° ;
- la température est exprimée en degré Celsius. Elle varie très peu dans l'île et plus particulièrement dans la forêt. Pour maximiser son action, les températures moyennes annuelles (biocom1) ont été considérées, les températures saisonnières (biocom4) et les températures des mois les plus chauds (biocom5). Les températures des mois les plus froids étaient insignifiantes et donc retirées du modèle ;
- les précipitations exprimées en millimètre sont généralement abondantes dans cette forêt tropicale humide. Sont retenues ici, les précipitations moyennes annuelles (biocom12), celles des mois les plus secs (biocom14), celles des mois les plus humides (biocom13) et le coefficient de variation de la pluviosité annuelle (biocom15).

Analyses multivariées et déterminisme écologique

- 13 Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée dans un premier temps. Cette méthode d'ordination permet non seulement d'établir la corrélation entre les variables climatiques, mais aussi de compresser les données pour faciliter la classification typologique (Bouxin, 1987 ; 1986). L'ACP utilise par ailleurs, le coefficient de corrélation de Spearman pour établir les liens entre les variables (Chessel, 1996). Ce coefficient utilise les rangs des variables pour mesurer la qualité du lien. Ce qui est un avantage par rapport au coefficient de corrélation de Pearson utilisé dans les régressions linéaires ou non linéaires et qui ne considère que les valeurs elles-mêmes. L'addition d'une analyse typologique telle qu'une classification hiérarchique ascendante (CHA) à l'ACP permet d'avoir des ensembles plus homogènes et plus stables. La CHA réalisée à l'aide de la

fonction cluster du package ADE4 du logiciel R (R Development Core Team, 2009) utilise la méthode d'agrégation suivant les distances euclidiennes de Ward.

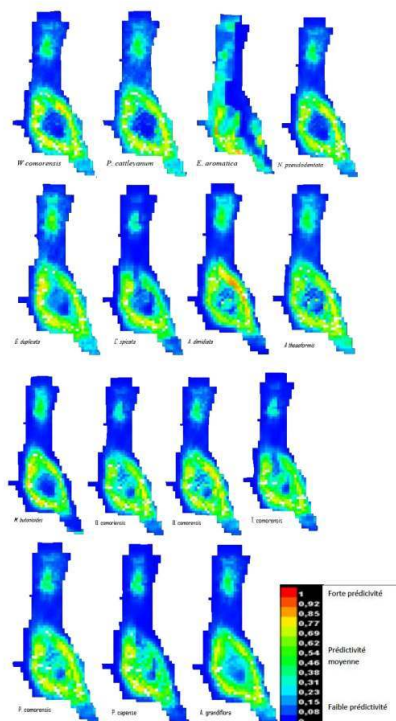
- 14 Pour établir la co-structure entre les espèces et leur environnement, une co-inertie a été appliquée entre les 2 tableaux (espèces/environnement et espèces/sites). Cette méthode d'analyse permet en effet d'étudier le lien entre l'évolution des espèces et leur environnement (Dodélec et Chessel, 1994 ; Chessel et Mercier, 1993). L'analyse en co-inertie permet ensuite de chercher les axes de covariance maximum dans les nuages définis par la projection des individus ou des espèces respectivement par rapport aux facteurs environnementaux et aux sites (Chessel, 1996). La co-inertie a été réalisée avec la fonction *coinertia* de la librairie (package en anglais) ADE4 sous R, après avoir réalisé une ACP normée sur chacun des deux tableaux (65 espèces/10 variables climatiques et 65 espèces/78 relevés).

Résultats

Carte de distributions potentielles

- 15 Les modèles niche écologique des 65 espèces ligneuses ont été produits. Sont présentées ici (Figure 3), pour plus de lisibilité, les 15 espèces ligneuses les plus importantes du paysage végétal de la forêt et les plus connues en termes d'usages et d'exploitation (Charahabil, 2011).

Figure 3. Carte des niches de 15 espèces de la forêt du Karthala.



- 16 Pour chaque espèce la carte de distribution potentielle permet d'identifier l'aire où elle pourrait se retrouver tout naturellement (Van Zonneveld et al., 2009). Les points blancs sur la carte indiquent les sites d'observations (présence) utilisés dans le modèle et la

coloration représente la répartition de la niche écologique. Plus la couleur est chaude (tends vers le rouge), plus la probabilité de retrouver l'espèce dans la zone est forte. Le contraire (tends vers le bleu) signifie que les conditions environnementales ne sont pas favorables à la présence de l'espèce. L'analyse des cartes montre l'existence de 2 groupes d'espèces :

- celles qui présentent des distributions presque identiques sur l'ensemble de la forêt depuis les moyennes jusqu'aux hautes altitudes ;
- celles qui présentent une distribution potentielle restreinte et/ou plus favorable dans un versant de la forêt. Il s'agit de :
 - *Eugenia aromatica*. qui montre une écologie limitée dans le versant ouest sous le vent et plus particulièrement au sud-ouest. Sa prédictivité dans le versant est presque nulle ;
 - *Cussonia spicata*. qui présente aussi cette tendance, mais avec une faible prédictivité à l'est et même au nord de l'île dans la forêt de la grille (60 à 70 %) ;
 - *Apodytes dimidiata* qui montre une forte prédictivité dans le versant est.

Analyse des valeurs AUC et des points de présence

- 17 Les valeurs AUC produites (Tableau 1) montrent que, malgré un faible nombre de points utilisés, treize (13) modèles sont excellents et deux (2) sont bons. Les valeurs les plus élevées (0,948 et 0,945) sont obtenues pour *Macaranga boutonoides* Baill. et *Cussonia spicata* (respectivement) alors que les valeurs les plus faibles (0,898 et 0,897) sont obtenues pour *Psidium. cattleyanum* et *Nuxia pseudodentata* (respectivement).

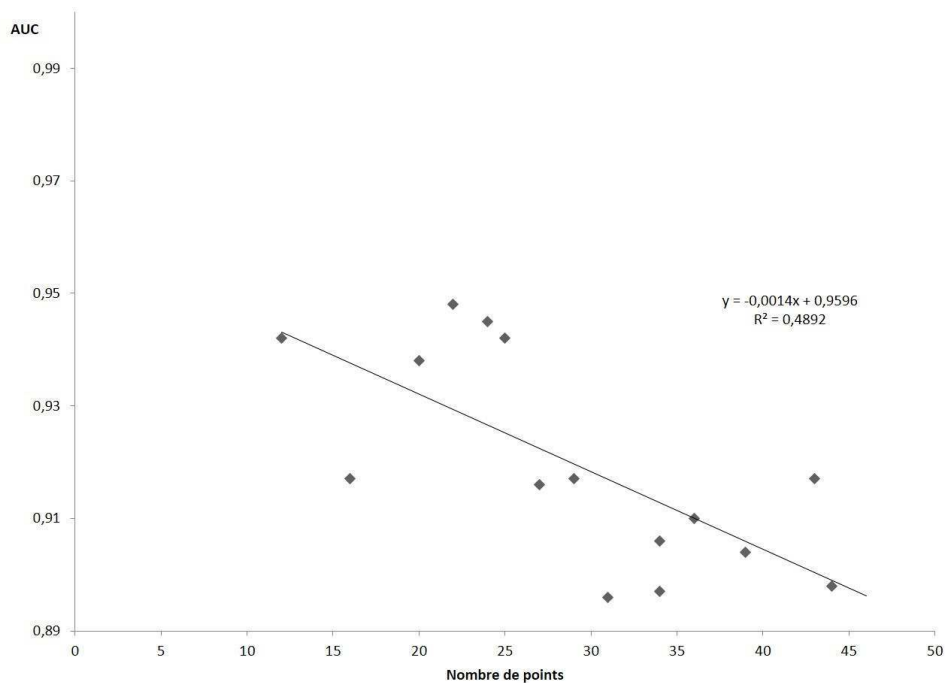
Tableau 1. Nombre de présences utilisé pour la construction du modèle de niche et valeurs de AUC calculées pour chaque espèce par Maxent.

Espèces	Nbre de Pixel de Présence	AUC
<i>Psidium cattleyanum</i> var. <i>coriaceum</i> (Mart. ex O. Berg) Kiaersk.	44	0.898
<i>Weinmannia comorensis</i> Tul.	43	0.917
<i>Ocotea comoriensis</i> Kosterm.	39	0.904
<i>Nuxia pseudodentata</i> Gilg	34	0.897
<i>Tambourissa comorensis</i> Lorence	36	0.910
<i>Aphloia theaeformis</i> Benn.	34	0.906
<i>Psychotria comorensis</i> Bremek.	31	0.896
<i>Gastonia duplicata</i> Thouars ex Baill.	27	0.916
<i>Piper capense</i> L. f.	25	0.942
<i>Macaranga boutonoides</i> Baill.	22	0.948

<i>Cussonia spicata</i> Thunb.	24	0.945
<i>Apodytes dimidiata</i> E. Mey. ex Arn.	20	0.938
<i>Anthocleista grandiflora</i> Gilg	16	0.917
<i>Eugenia aromatica</i> (L.) Baill.	12	0.94
<i>Ophiocolea comorensis</i> H. Perrier	29	0.917

- 18 Le lien entre la robustesse du modèle et le nombre de points utilisés a été recherché par une corrélation entre le nombre de points et les valeurs AUC calculées (Figure 4). Le coefficient de détermination obtenu (0,48) indique que la valeur AUC dépendant faiblement du nombre de points utilisés.

Figure 4. Graphique indiquant pour chaque espèce (points noirs) la valeur AUC calculée en fonction nombre de points utilisés.



Analyse des variables environnementales

- 19 Les valeurs maximales, minimales et moyennes des contributions des variables environnementales à la production des modèles des niches ont été calculées. Ces résultats ont montré que seules les variables correspondant à la pluviosité (moyenne annuelle et coefficient de variation) et la pente présentent des valeurs maximales et moyennes fortes. Il semblerait que ces deux variables soient les plus influentes dans la distribution des espèces. Les variables correspondant à la température ont des contributions relativement faibles, signifiant que la température n'intervient que très peu dans la structuration de la flore de la forêt.

Définition des groupements spécifiques et du déterminisme des variables environnementales

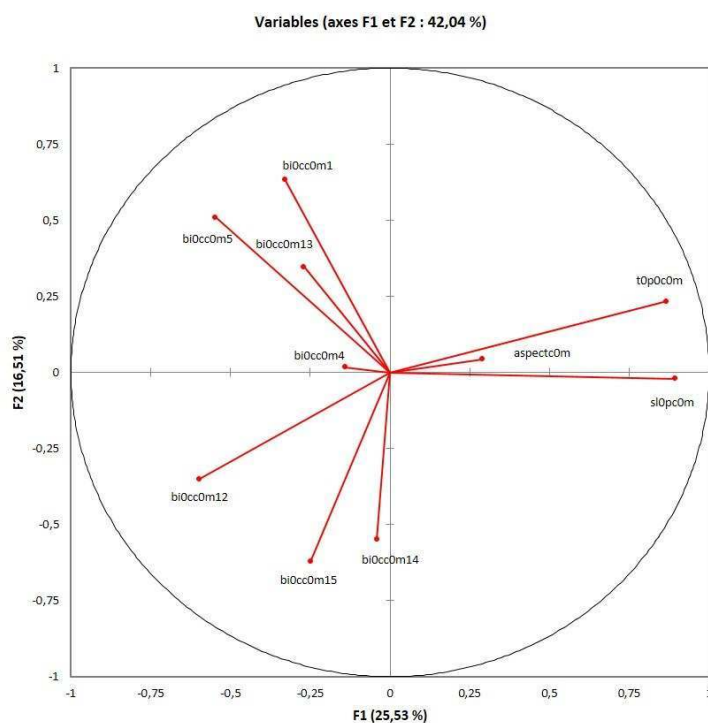
- 20 La corrélation de variables environnementales a été recherchée grâce à une ACP réalisée sur la matrice 65 espèces/10 variables environnementales. La première valeur propre est de 2,32 ce qui constitue 23,2 % de l'information totale. Les deux premiers axes factoriels regroupent 38,5 % de la variabilité (Tableau 2).

Tableau 2. Valeurs propres issues de l'ACP.

	F1	F2	F3	F4
Valeur propre	2,32	1,517	1,294	1,075
Variabilité (%)	23,32	15,18	12,95	10,75
% cumulé	23,32	38,50	51,45	63,13

- 21 Le cercle de corrélation (Figure 5) résume l'information sur le plan factoriel formé par les deux axes (F1/F2).

Figure 5. Cercle de corrélation des variables environnementales issues de l'ACP.



- 22 Sur l'axe F1, les variables suivant : la pente, l'orientation et l'indice topographique sont fortement corrélées. Ce sont les paramètres relatifs au relief et à la topographie de la zone. Ces paramètres s'opposent aux variables relatives à la précipitation et à la

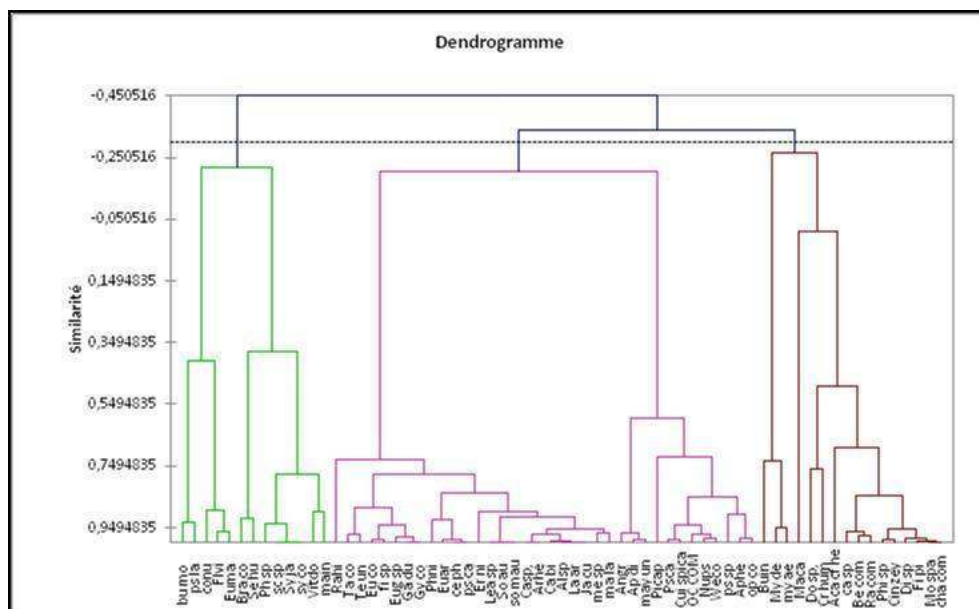
température, situées de l'autre côté de l'axe (abscisses négatives). À l'extrémité du côté positif de l'axe F2 se distinguent les variables correspondantes aux fortes températures et aux fortes précipitations (biocom1, biocom5, biocom13). Elles s'opposent aux variables correspondantes aux faibles précipitations et aux faibles températures situées du côté négatif de l'axe (biocom12, biocom15, biocom14).

Classification typologique des espèces

23 Une classification hiérarchique ascendante a été réalisée sur l'ACP du tableau espèces/variables environnementales, l'objectif étant de définir les groupes d'espèces qui se rapprochent par les mêmes exigences climatiques, donc des niches fondamentales superposées. Trois grands groupes sont formés (Figure 6) et matérialisés par la colorisation des branches du dendrogramme. Le coefficient d'agglomération à ce niveau d'association est de (0,95). Il s'agit :

- du groupement C1 qui regroupe *Cocos nucifera*, *Vitex doniana*, *Mangifera indica*, *Fluggea virosa*, *Euclea mayottensis*, *Syzygium jambos*, *Phoenix sp*, *Schefflera myriantha*, *Brachylaena ramiflora*, *Senecio humblotii*, *Buxus moratii*, *Psychotria lavanchiei* et *Syzygium cordatum*. Ce sont des espèces rencontrées le plus souvent dans les basses altitudes et sur les faibles reliefs. Elles sont inféodées aux sols pierreux ou à la coulée de lave basaltique. Elles forment des associations dans les champs et forêts secondaires ;
- du groupement C2, un groupe assez vaste qui peut être subdivisé en deux sous groupements. Il est constitué d'une part d'espèces de la forêt humide de moyennes et hautes altitudes dont le substrat est un sol noir forestier hydromorphe et dont la pluviosité est abondante. Il s'agit de *Nuxia pseudodontata*, *Psidium cattleyanum var. coriaceum*, *Aphloia theaeformis*, *Ocotea comoriensis*, *Weinmannia comorensis*, *Anthocleista grandiflora*, *Eugenia sp*, *Piper capense*, *Ravenea hildebrandtii*, *Tambourissa comorensis*, *Vepris unifoliolata*, *Eugenia comorensis*, *Psychotria comorensis*, *Ophiocolea comorensis* *Lasiodiscus articulatus*, *Gyrostipula comorensis*, *Ficus sp*, *Cussonia spicata*, *Apodytes dimidiata*, *Erythroxylum nitidulum*, *Gastonia duplicata*, *Canthium bibracteatum*, *Canthium sp*, *Leea guineensis*, *Celtis philippensis*, *Malleastrum sp*, *Mapouria lavanchiei* *Maytenus undata* et *Psychotria calothyris*), et d'autre part d'espèces de bases altitudes et parfois des champs, mais que l'on rencontre toujours sur le même type de sol (*Artocarpus heterophyllus*, *Eugenia aromatica*, *Albizia glabreima*, *Phyllanthus niruri*, *Solanum mauritianum*, *Jatropha curcas*). L'ensemble représente 53,8 % des espèces considérées ;
- du groupement C3, qui réunit *Buddleja indica* *Macaranga boutonioides* *Dombeya sp* *Begonia comorensis*, *Cassine sp*, *Ficus pyrifolia*, *Dicoryphe Thouarsii* *Myrica dentulata* *Rapanea comorensis*, *Morella spathulata*, *Philippia comoriensis*, *Acalypha filiformis* *Chassalia comorensis* *Cinnamomum zeylanicum*, *Croton humblotii* et *Mystroxydon aethiopicum*. Il s'agit d'espèces inféodées aux étages altimontains ou sub-altimontains sur des coulées de lave basaltique. Ce groupement précède la lande à éricacées qui constitue l'étage supérieur situé aux environs de 2300 m d'altitude.

Figure 6. Diagramme de la classification typologique de la matrice 65 espèces/10 variables climatiques.



Co-structure et déterminisme écologique

- 24 Une co-inertie a été réalisée pour décrire la structure commune entre la matrice reliant les espèces aux variables climatiques (65 espèces/10 variables environnementales) et celle reliant les mêmes espèces à leurs sites (65 espèces/78 relevés) en construisant les facteurs dont la covariance est maximale pour chaque tableau (Thiououse et Chessel, 1987). Le tableau 3 résume l'information (inertie) contenue dans les quatre premiers axes factoriels des ACP et de la co-inertie.

Tableau 3. Récapitulatif de l'information acquise de l'analyse en Co-inertie.

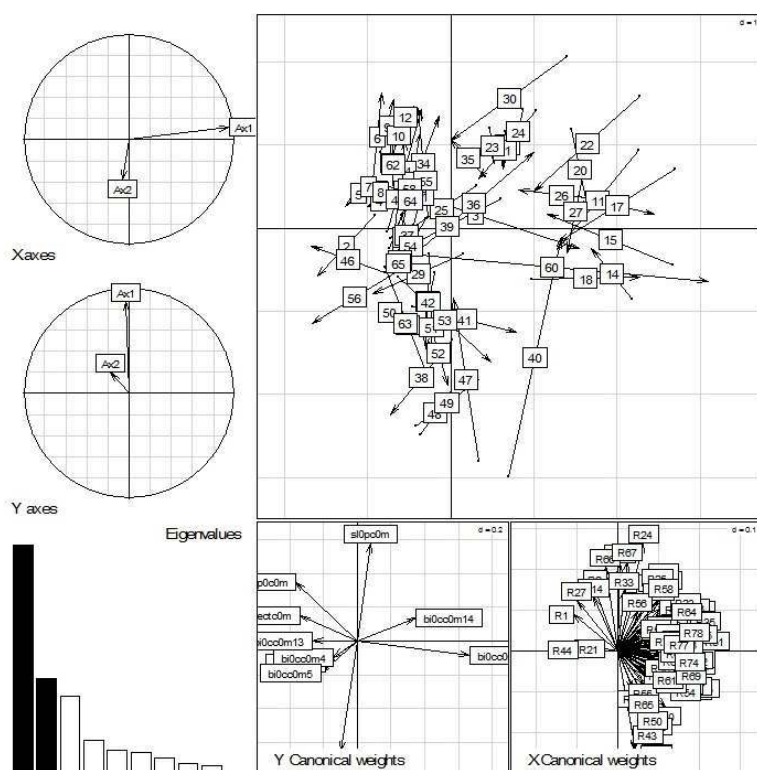
Axes	covariance	Variance1	Variance2	corrélation	Inertie1	Inertie2
F1	2,75	3,92	1,11	0,62	15,43	1,23
F2	1,76	1,98	1,43	0,62	19,37	3,28

- 25 L'information réunie par les deux premiers axes factoriels est de l'ordre de 30 % pour le premier tableau (espèces/sites) et de 42,3 % pour le second (espèces/variables environnementales). C'est une information relativement acceptable si l'on tient compte du nombre de facteurs (78 pour le premier tableau et 10 pour le second). L'inertie totale (co-inertie entre les deux tableaux de structure) est de 64,1 %. Le plan de la co-inertie est fortement influencé par l'inertie du plan du tableau des sites (espèces/relevés). Les deux projections sont reliées par une corrélation du même rang, mais relativement faible (0,62). La probabilité obtenue (0,20) par le test de Monte Carlo est largement supérieure à 0,024. Ce qui signifie que les résultats ne sont pas significatifs. Les nuages définis par la

projection des espèces dans le plan factoriel ainsi défini permettent de distinguer trois groupes d'espèces qui partagent les mêmes niches réalisées (Figure 7) :

- GF1 composé de *P. cattleyanum var coriaceum*, *Aphloia theaeformis*, *Ocotea comoriensis*, *Macaranga boutonioides*, *Anthocleista grandiflora*, *Piper capense*, *Tambourissa comorensis*, *Psychotria comorensis*, *Ophiocolea comorensis*, *Cussonia spicata* et *Maytenus undata*. Il s'agit de l'essentiel des espèces du groupement C2 su-cité et particulièrement des espèces de la forêt humide ombrophile ;
- GF2 regroupant *Nuxia pseudodentata*, *Ravenea hildebrandtii*, *Vepris unifoliolata*, *Eugenia comorensis*, *Gastonia duplicata*, *Gyrostipula comorensis* et *Ficus sp.* Il s'agit d'espèces à la forêt humide des hautes altitudes ;
- GF3 qui est le groupement le plus complexe, qui est difficile à interpréter est composé du reste des espèces.

Figure 7. Diagramme de la co-inertie des sites et des variables climatiques : diagramme des sites (bas à gauche) et des variables (bas à droite), projection des espèces (en haut) dans le plan factoriel F1/F2.



- 26 Le poids canonique des variables est exprimé par leur corrélation avec les axes factoriels. Il permet ainsi de classer les variables (facteurs environnementaux) en fonction de leur influence. Le tableau 4 résume le poids canonique des variables climatiques suivant les axes.

Tableau 4. Analyse de co-inertie : poids canoniques des variables climatiques sur le plan (F1xF2), T=total, R= rang

Axes	biocom1	biocom4	biocom5	biocom12	biocom13	biocom14	biocom15	topocom	slopcom	aspectcom
F1	-0,44	-0,421	-0,66	-0,19	-0,71	0,77	1,63	-0,85	0,28	-0,85

F2	0,01	0,02	0,05	0,09	-0,02	-1,56	0,67	0,06	0,03	-0,24
T	0,45	0,44	0,71	0,28	0,73	2,33	2,30	0,91	0,31	1,09
R	7	8	6	10	5	1	2	4	9	3

- 27 Sur le plan factoriel ainsi défini, les facteurs les plus déterminants sont les paramètres liés à la pluviométrie, notamment les valeurs qui représentent les mois les plus secs (biocom14) et celles qui sont correspondantes au coefficient de variation de la pluviosité (biocom15). Elles sont suivies des variables relatives au relief (aspectcom, topocom). Celles relatives à la température semblent moins déterminantes. Il en est de même pour la pente (slopcom).

Discussion

Niche écologique fondamentale et niche écologique réalisée

- 28 La CHA a regroupé des espèces ayant les mêmes exigences climatiques. Les variables utilisées sont les contributions des facteurs environnementaux à la réalisation des modèles des distributions potentielles. La présence-absence des espèces n'est donc pas considérée dans cette organisation. Selon la conception de Hutchinson (1957) reprise par Colwell (2009), Sampoux et Badeau (2009) et Arnesen *et al.* (2008), de tels groupes d'espèces présenteraient des niches fondamentales proches. Dans l'analyse en co-inertie, la notion de présence-absence a été intégrée par le tableau de présence/absence (espèces/sites). Cette analyse a permis d'évaluer le lien qui existe entre la structure des espèces par rapport aux variables environnementales utilisées. Elle a ainsi renseigné sur la contribution des conditions climatiques du milieu dans la répartition spatiale des espèces. Les groupements d'espèces ainsi définis partageraient les mêmes niches réalisées. Et ceci en se basant uniquement sur la structure à l'échelle des communautés apportées par ce tableau. C'est le poids canonique des variables qui est le plus souvent utilisé pour quantifier l'importance d'une variable environnementale par rapport aux autres (Dodélec et Chessel, 1994). Le déterminisme de ses variables a été aussi évalué par les valeurs moyennes de leurs contributions relatives. Les deux analyses ont montré que le patron de distribution de la forêt du Karthala est fortement influencé par le relief et les variabilités de la pluviosité. Charahabil *et al.*, (2013) avaient déjà montré que le patron habitat de la Grande-Comores est structuré suivant le gradient altitudinal à l'image de l'île de la Réunion. Ces deux îles sont les seules, dans le sud-ouest de l'océan indien à présenter des étages altimontains (Boulet, 2007). Dans ces types de structure, la pluviosité varie considérablement suivant l'altitude.
- 29 Cette analyse qui a fait introduire la notion de présence et d'absence de l'espèce donc de l'habitat et a permis de mettre en exergue la deuxième composante de la niche de Hutchinson (1957) qui est la niche réalisée. Les groupes d'espèces obtenues présentent des niches réalisées superposées ou proches. Les similitudes ou les différences entre les groupements d'espèces ayant les mêmes niches fondamentales et celles ayant les mêmes niches réalisées renseigneraient sur l'importance ou non des conditions environnementales prises en compte dans la modélisation. Les résultats de cette étude ont montré que le plan de la co-inertie est fortement influencé par la distribution spatiale

des espèces (espèces/sites). Ceci qui indiquerait que toute la structure des espèces s'explique par l'environnement. Les variables environnementales qui ont été utilisées ont donc une forte influence dans la typologie des espèces. Ceci reste quand même à nuancer du fait de la qualité des données utilisées et de leur analyse. Les valeurs de l'analyse extraites des contributions relatives de chaque facteur environnemental utilisé dans la modélisation dépendent de la qualité de cette dernière et sont donc d'importance variable. La non-prise en compte dans le modèle de certains paramètres qui paraissent déterminants dans la répartition spatiale des espèces telles que le type de sol et la présence de l'homme dans les différents sites (degré d'anthropisation) a constitué une limite dans l'interprétation des groupements obtenus. Malheureusement, ces deux paramètres ne sont pas disponibles dans les bases données que nous avons utilisées.

Conclusion

- 30 Les analyses statistiques combinées à la modélisation SIG ont permis d'établir le déterminisme des facteurs écologiques sur la structure des espèces végétales de la forêt du Karthala. Les résultats de cette étude ont montré que les paramètres environnementaux les plus influents sont relatifs à la pluviosité et au relief. Les températures qui ne varient que très peu dans ces États insulaires n'est pas un paramètre qui influe dans l'organisation et la répartition spatiale des espèces. Par ailleurs, des paramètres comme les types des sols et le degré d'anthropisation non pris en compte dans cette analyse permettraient de produire des modèles plus fiables et pourraient même changer les résultats. La touche particulière de l'étude est le fait de mettre en exergue deux concepts théoriques de l'écologie composant la notion de niche écologique qui prêtent souvent à confusion. Cette étude a ainsi montré que l'approche de la niche écologique combinée aux analyses multivariées classiques est pertinente dans la compréhension des facteurs influençant la disposition de la flore actuelle de cette forêt permettant in fine, la mise en place d'action de sauvegarde des espaces boisés de l'archipel des Comores.

Remerciements

- 31 Nos remerciements vont à l'endroit : de la fondation FRB (Fondation pour la recherche sur la Biodiversité) qui a financé le programme « Biodiversité des îles de l'océan indien »; du MNHN (Muséum National d'Histoire naturelle) de Paris et plus particulièrement à la mémoire du Professeur J-N Labat, qui a piloté le projet « *Connaitre pour conserver le patrimoine naturel caché des Comores* »; du Professeur Frédéric Jiguet du laboratoire de conservation des espèces, restauration et suivi des populations du MNHN, qui nous a beaucoup aidés dans la réalisation des modèles de niche; de nos relecteurs anonymes qui nous ont beaucoup aidés dans l'amélioration des précédentes versions du manuscrit; de tous les collègues-botanistes de l'herbier de Paris qui nous ont facilité le travail d'identification des spécimens; de tous les collègues du Centre national de recherches scientifiques et de l'Université des Comores qui nous ont facilité le travail de terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- Araújo M.B., R.G. Pearson, W. Thuiller et M. Erhard, 2005, *Validation of species-climate impact models under climate change*, *Global Change Biology* 11, pp. 1504-1513.
- Arnesen G. et J.D. Nilsen, 2008, *Modélisation de la distribution des plantes arctiques vasculaires. Exemple de l'archipel de Svalbard dans l'arctique Européen*. Journées de Climatologie — Nantes, 13-14 mars 2008 — Climat et société : Climat et végétation.
- Boullet, V., 2007, *Habitat flore et végétation : diversité et originalité*. Conservatoire Botanique national des Mascareignes, 53 p.
- Bouxin, G., 1986, *Le traitement statistique des tableaux de végétation I. Les petits tableaux*. *Biom. Praximétrie* 26, pp. 49-72.
- Bouxin, G., 1987, *Le traitement statistique des tableaux de végétation II. Les ensembles de tableaux et les grands tableaux*. *Biom. Praximétrie* 27, pp. 65-97.
- Charahabil, M.M., 2011, *Caractéristiques de la flore et de la végétation ligneuses du Karthala (Grande-Comore)*. Thèse de doctorat. Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Dakar, Sénégal.
- Charahabil, M.M., Yahaya I., Labat J.N et L. E. Akpo, 2013, *Typologie de la synusie ligneuse de la forêt du Karthala, Archipel des Comores*. 46 — AETFAT XIX — Madagascar, 2010. Edition sous presse *Scripta Botanica Belgica* xx : 1-11, 201x.
- Chessel, D. et M. Hanafi, 1996, *Analyses de la co-inertie de K nuages de points*, *Revue de Statistique Appliquée* [En ligne], 44:35-60, URL : <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/articles/arti093.pdf>.
- Chessel, D., et P. Mercier, 1993, *Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement* in Lebreton J.D., and Asselain B., editors. *Biométrie et Environnement*. Masson, Paris, [En ligne] URL : <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/articles/arti073.pdf>. Pp 15-44.
- Colwell, R.K. et T.F. Rangel, 2009, *Hutchinson's duality : The once and future niche*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, pp. 19651-19658.
- Dolédec, S. et D. Chessel, 1994, *Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships*, *Freshwater Biology* 31:277-294, [En ligne] URL : <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/articles/arti084.pdf>.
- Goreaud, F., F. De Coligny, B. Courbaud, J.F. Dhôte, P.H. Dreyfus et T. Pérot, 2005, *La Modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt, Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement* [En ligne], Volume 6 Numéro 2 | septembre 2005, mis en ligne le 01 septembre 2005, URL : <http://journals.openedition.org/vertigo/4260> ; DOI : 10.4000/vertigo.4260
- Grinnell, J., 1917, *The niche-relationships of the California Thrasher*. *Auk*, 34, pp. 427-433.
- Grinnell, J., 1924, *Geography and evolution*. *Ecology* 5, pp. 225-229.
- Guisan, A. et W. Thuiller, 2005, *Predicting species distribution: offering more than simple habitat models*. *Ecology Letters* 8, pp. 993-1009.
- Hortal, J., P. Borges, F. Dinis, A. Jiménez-Valverde, R. Chefaoui, J. Lobo, S. Jarroca, E. Brito De Azevedo, C. Rodrigues et J. Madrugá, 2005, *Using ATLANTIS—Tierra 2.0 and GIS environmental information to predict the spatial distribution and habitat suitability of endemic species*. A list of the

terrestrial fauna (Mollusca and Arthropoda) and flora (Bryophyta, Pteridophyta and Spermatophyta) from the Azores, pp. 69–113.

Hutchinson, G.E., 1957, *Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, pp. 145–159.

Jiguet, F., M. Barbet-Massin et D. Chevallier, 2010, *Predictive distribution models applied to satellite tracks: modelling the western African winter range of European migrant Black Storks *Ciconia nigra**. *J Ornithol*, DOI 10.1007/s10336-010-0555-3.

Keith, P., A. Abdou et J.-N. Labat, 2006, Inventaire faunistique des rivières des Comores et inventaires botaniques. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Krebs, C. J., 1994, *Ecology : The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper Collins, New York

Labat, J.-N., M. Pignal et O. Pascal, 1999, Trois espèces nouvelles d'Oleaceae et note sur la présence d'*Olea capensis* dans l'Archipel des Comores. *Novon* 9, pp. 66–72.

Labat, J.-N. et D.J. Du Puy, 1997, New species and varieties in *Sesbania* (Leguminosae-Papilionoideae-Robinieae) from Madagascar and the Comoro Islands. *Adansonia*, Sér. 3.19(1), pp. 93–99.

Labat, J.-N., J. Munzinger et O. Pascal, 2000, Une nouvelle espèce de *Nesogordonia* Baillon (Sterculiaceae) de Mayotte, Archipel des Comores. *Candollea* 55(2), pp. 277–280.

Latimer, A.M., S.S. Wu, A.E. Gelfand et J.A. Silander, 2006, *Building statistical models to analyze species distributions*. *Ecological Applications* 16, pp. 33–50.

Legris, P., 1969, *La Grande-Comore, climat et végétation*. *Trav.sect. scient et Tech. Inst Fran Pondi*. Fasc 5 Tome III, 27 p.

Loiselle, B.A., C.A. Howell, C.H. Graham, J.M. Goerck, T. Brooks, K.G. Smith et P.H. Williams, 2003, *Avoiding Pitfalls of Using Species-Distribution Models in Conservation Planning*. *Conserv. Biol.*, Volume 17, pp. 1–10.

Mouly, A., 2007, Étude systématique des Rubiaceae de Mayotte et des Comores. Rapport d'expertise. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Mouly, A., 2009, Les Rubiaceae émergentes de la canopée endémiques de l'archipel des Comores : affinités floristiques dans l'océan Indien et taxonomie. *Adansonia*, sér. 3, 31 (1), pp. 197–206.

Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. Da Fonseca et J. Kent, 2000, *Biodiversity hotspots for conservation priorities*. *Nature* 403, pp. 853–858.

Perneger, T. et A. Perrier, 2004, *Courbe ROC, ou « receiver operating characteristic »*, [En ligne] URL : <http://www.em-consulte.com/article/144229>, consulté le 08/12/2010

Philips, J., 2009, *A Brief Tutorial on Maxent*, [En ligne] URL : <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/tutorial/tutorial.doc>, Consulté en Juin 2012.

Phillips, S.J., R.P. Anderson et R.E. Schapire, 2006, *Maximum entropy modeling of species geographic distributions*. *Ecological Modeling* 190, pp. 231–259.

R Development Core Team, 2009, R : language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, [En ligne] URL : <http://www.R-project.org>. Vienna. Consulté

Sampoux, J.P., et V. Badeau, 2009, *Modélisation de la niche écologique et gestion des ressources génétiques*. *Innovations Agronomiques* 7, pp. 79–91.

Scheldeman X., L. Willemen, G. Coppens D'eeckenbrugge, E. Romeijn-Peeters, M.T. Restrepo, J. Romero Motoche, D. Jimenez, M. Lobo, C.I. Medina, C. Reyes, D. Rodriguez, J.A. Ocampo, P. Van Damme et P. Goetghebeur, 2007, *Distribution, diversity and environmental adaptation of highland papaya (Vasconcellea spp.) in tropical and subtropical America*. Biodiversity and Conservation 16(6), pp. 1867–1884.

Tassin, J., G. Derroire et J.N. Rivière, 2004, *Gradient altitudinal de la richesse spécifique et de l'endémicité de la flore ligneuse indigène à l'île de la Réunion (archipel des Mascareignes)*, Acta. Bot gallica, 2004, 151 (2), pp. 181-196.

Tassin, J. et J-N. Rivière, 2003, *Gradient altitudinal de la richesse de la richesse en plantes invasives de l'île de la Réunion*. (Archipel des Mascareignes, Océan indien). Rev. Ecol. (Terre vie), Vol. 58.

Thiououse, J. et D. Chessel, 1987, *Les analyses multitableaux en écologie factorielle 1. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique*. Acta oecologica, Oecol.Général., 8,4, pp. 463-480.

Traoré, S., O. Kaboré, L. Thiombiano et J. Rasolodimby-Millogo, 2008, *Prédiction spatiale et modélisation de la distribution des Acacia spp dans l'est du Burkina Faso*, Sécheresse 19 (4), pp. 283-92

United Nations Environment Program (UNEP), 2002, *République fédérale islamique des Comores*. UNEP, DGIC, Nairobi, 154 p.

Van Zonneveld, M., J. Koskela, B. Vinceti et A. Jarvis, 2009, *Impact of climate change on the distribution of tropical pines in Southeast Asia*. Unasyuva 60 (231/232), pp. 24–28.

Voeltzkow, A., 1917, *Flora und fauna der Comoren*. Reise in Ostafrika in den Jahren 1903–1905 vol. 3, pp. 429–480.

NOTES

1. [En ligne] URL : <http://coldb.mnhn.fr/>
2. [En ligne] URL : <http://edc.usgs.gov/products/elevation/gtopo30/hydro/indexhtml>.
3. [En ligne] URL : <http://cres.anu.edu.au/outputs/anuclim/doc/bioclimate.html>.

RÉSUMÉS

La compréhension des facteurs contrôlant la distribution des espèces végétales et/ou animales est au centre des questions en écologie et en biogéographie et plus particulièrement dans les états insulaires où la biodiversité est souvent originale et les conditions environnementales souvent très particulières. Dans cette étude, un lien a été établi entre la distribution spatiale des espèces et les facteurs environnementaux. Une modélisation de la niche écologique des espèces les plus représentées (fréquence relative supérieure à 5 %) de la forêt du Karthala a été réalisée à l'aide du logiciel Maxent 3.2 (Maximum d'entropie). Les contributions relatives de facteurs environnementaux utilisés dans le modèle ont servi pour établir, à l'aide d'une classification hiérarchique ascendante (CHA), des groupements d'espèces ayant les mêmes exigences environnementales. La relation entre la structure des espèces et les facteurs environnementaux a

été établie à l'aide d'une analyse en co-inertie appliquée sur deux tableaux (espèces/facteurs environnementaux et espèces/sites) et a permis d'identifier des groupes d'espèces présentes dans les mêmes habitats et partageant les mêmes exigences climatiques. Cette analyse de co-structure a montré que la structure des espèces s'explique par l'environnement et plus particulièrement par la pluviométrie et la pente. La température n'agit que très peu sur la structuration de cette flore. L'ensemble de l'étude a ainsi démontré que l'approche de la niche écologique combinée aux analyses multivariées classiques est pertinente dans la compréhension des facteurs influençant la disposition de la phytodiversité actuelle de cette forêt. Les résultats de cette étude devraient servir pour mieux orienter les programmes de gestion et de conservation des espaces boisés de l'archipel des Comores. Il serait cependant intéressant de continuer la réflexion en intégrant l'étude des sols et des effets anthropiques dans les sites étudiés pour une meilleure compréhension du patron habitat et de l'organisation de la végétation.

Understanding how environmental factors determine the distribution of plant and / or animal species is at the heart of the questions tackled in ecology and biogeography, particularly in islands where biodiversity is often original and the environmental conditions unique. In this study, a relation between the spatial distribution of species and environmental factors is established. The ecological niche modeling of the most frequent species (relative frequency greater than 5%) of the Karthala forest was carried out using the software Maxent 3.2 (Maximum entropy). The relative contributions of the environmental factors used in the model were used to establish clusters of species with the same environmental requirements using ascending hierarchical classification (AHC). The relationship between species structure and environmental factors is determined using a co-inertia analysis applied to two tables (species / environmental factors and species / sites) and resulted in the identification of species' clusters present in the same habitats and having the same climatic requirements. This co-structure analysis showed that the structure of the species is explained by the environment and more specifically by the rainfall and the slope. The temperature has a very limited influence on the structuration of the flora. Thus it's demonstrated that the ecological niche approach combined with classical multivariate analysis is an approach suited for the identification of the environmental factors influencing the distribution of the phytodiversity of a forest. The results of this study should be used to better guide the management and conservation programs of the wooded areas of the Comoros archipelago. For a better understanding of the habitat pattern and the organization of the vegetation it will be interesting to consider in further studies the soil and anthropogenic effects.

INDEX

Keywords : ecological niche, cluster analysis, co-inertia, Comoros

Mots-clés : niche écologique, analyse typologique, co-inertie, Comores

AUTEURS

CHARAHABIL MOHAMED MAHAMOUD

Département d'agroforesterie, Université de Ziguinchor BP 523 Ziguinchor, Sénégal, courriel : mcharahabil@univ-zig.sn

LÉONARD ELIE AKPO

Laboratoire d'écologie et d'eco-hydrologie, Département de biologie végétale, Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Sénégal.