



Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans [Depositum](#), site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous. L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (UQAT) obtained the permission of the author to use a copy of this document for nonprofit purposes in order to put it in the open archives [Depositum](#), which is free and accessible to all. The author retains ownership of the copyright on this document.

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

ÉTUDE DES MÉCANISMES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES
DANS LA STEPPE DE LA REGION D'EL BAYADH (ALGÉRIE)

Thèse présentée
comme exigence partielle
du doctorat en sciences de l'environnement : secteur foresterie

Par
Patrick-Nino Oloumane

Septembre 2025

© Patrick Nino Oloumane, 2025

PRÉSENTATION DU JURY

Cette thèse a été évaluée par le jury composé des membres suivants :

- Prof. Braghioli Flavia, présidente du jury
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (Canada)
- Prof. Sophie Calmé, évaluatrice externe
Université de Sherbrooke (Canada)
- Prof. Sébastien Weissenberger, évaluateur externe
Université TÉLUQ (Canada)
- Prof. Carlo Prével, directeur de recherche
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue (Canada)
- Prof. Wael Elzerey, codirecteur de recherche
Université d'Oran 2 (Algérie)

et a fait l'objet d'une soutenance le 25 juin 2025 à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue.

REMERCIEMENTS

La réalisation de cette thèse n'aurait pas été possible sans le soutien et l'implication de nombreuses personnes, que je tiens à remercier chaleureusement.

Tout d'abord, mes plus sincères remerciements vont à mon directeur, Carlo Prévil, et à mon codirecteur, El Zerey Wael, pour leur encadrement précieux, leur soutien indéfectible et leurs contributions scientifiques inestimables. Vos conseils avisés, votre disponibilité et votre rigueur ont été des piliers tout au long de ce parcours.

Je tiens également à exprimer ma profonde gratitude à Osvaldo Valeria, qui m'a offert l'opportunité de travailler au sein de son laboratoire de cartographie. Merci pour les nombreux conseils et le soutien technique qui ont grandement contribué à la réalisation de ce projet.

Un immense merci au personnel de l'Institut de recherche des forêts, en particulier à Danièle Laporte, dont le soutien académique et moral a été inestimable durant ces années.

Je souhaite aussi adresser mes remerciements à la Fondation de l'UQAT, qui m'a soutenu financièrement à travers l'attribution de bourses, me permettant ainsi de mener à bien ce travail de recherche.

Mes remerciements s'adressent également au personnel de l'UQAT, qui m'a offert un cadre de travail enrichissant et bienveillant, propice à l'avancement de mes recherches.

Un grand merci à Madame Belaskrie Asma El Zerey, à Hussein, ainsi qu'à la population de la wilaya d'El Bayadh (Algérie), qui m'ont accompagné et soutenu lors de la collecte des données sur le terrain. Leur disponibilité, leur hospitalité et leur collaboration ont été essentielles pour le bon déroulement de cette étape cruciale de mon travail.

Enfin, je tiens à exprimer toute ma gratitude à ma famille et à mes amis pour leur soutien moral indéfectible. Votre présence, vos encouragements et votre patience m'ont permis de surmonter les défis et de rester motivé jusqu'au bout de cette aventure.

À tous, merci du fond du cœur.

DÉDICACE

*‘Je dédie cette thèse à mes très chers parents, Obam Salom et Mvoto Collette.
Je vous aime profondément.’*

AVANT-PROPOS

Cette thèse s'inscrit dans une démarche visant à relier l'écologie fondamentale et ses applications concrètes dans la lutte contre la désertification, en particulier dans les steppes algériennes. Bien que souvent reléguée derrière le changement climatique ou l'érosion de la biodiversité, la désertification constitue un défi écologique et socio-économique majeur du XXI^e siècle. En perturbant les cycles écologiques et en fragilisant les moyens de subsistance des populations, elle impose de repenser les stratégies de gestion et de restauration des écosystèmes arides. Les travaux consacrés aux steppes algériennes ont surtout documenté la progression du phénomène et ses impacts, mais rarement les mécanismes écologiques qui gouvernent leur dynamique. Or, cette compréhension est le socle de toute stratégie de réhabilitation durable. L'écologie des communautés, en analysant le rôle des filtres environnementaux et des interactions biotiques, offre un cadre conceptuel solide pour appréhender la résilience et les trajectoires de ces milieux.

C'est dans cette perspective que s'inscrit le présent manuscrit, organisé en sept chapitres. Après une revue de littérature et une méta-analyse centrée sur les steppes algériennes, une section méthodologique présente les approches retenues. Trois articles scientifiques en constituent le cœur : le premier analyse l'influence du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive sur l'assemblage des communautés de la steppe d'El Bayadh ; le deuxième mobilise les modèles conjoints de distribution des espèces pour quantifier le rôle des filtres écologiques ; le troisième explore la distribution spatiale d'*Atractylis serratuloides* sous différents scénarios climatiques. Enfin, une discussion générale et une conclusion replacent ces résultats dans la littérature internationale et ouvrent des perspectives de recherche et de gestion des steppes algériennes.

La réalisation de ce projet a reposé sur un travail collectif. La conceptualisation a été assurée par Patrick-Nino Oloumane, Carlo Prévil et Wael El Zerey. La méthodologie, la collecte et l'analyse des données ont été conduites principalement par Patrick-Nino Oloumane, avec la collaboration d'Asma El Zerey-Belaskri. La rédaction des versions originales des articles a été réalisée par Patrick-Nino Oloumane, tandis que la révision critique a été assurée par Carlo Prévil et Wael El Zerey. L'acquisition du financement a été menée par Carlo Prévil, et les ressources matérielles et logistiques fournies par Wael El Zerey. La supervision a été assurée par Carlo Prévil et Wael El Zerey. Tous les auteurs ont validé les manuscrits et contribué à l'enrichissement scientifique du projet.

RÉSUMÉ

En Algérie, la steppe, située entre le Tell au nord et le Sahara au sud, couvre une superficie de 200 000 km², soit 8,4 % de la surface totale du pays, et abrite 25 % de la population (environ 11 millions de personnes). Depuis plusieurs décennies, cet écosystème fragile subit une profonde dégradation conduisant à la désertification. Face à ces impacts écologiques et socio-économiques, le Haut-Commissariat au Développement de la Steppe (HCDS, Gouv. D'Algérie) a mis en œuvre des projets de réhabilitation, tels que la mise en défense et la végétalisation des parcours dégradés. Cependant, la mise en œuvre efficace de ces stratégies nécessite une compréhension approfondie du fonctionnement de cet écosystème, notamment des processus écologiques qui régissent l'installation et la persistance des espèces végétales dans les steppes algériennes, en d'autres termes, les mécanismes d'assemblage.

D'après la littérature, trois catégories de filtres écologiques régissent l'assemblage des communautés, à savoir : les filtres biogéographiques, les filtres abiotiques et les filtres biotiques. Par ailleurs, d'autres facteurs, tels que les traits fonctionnels et les relations phylogénétiques entre espèces, jouent un rôle clé dans ces processus. La non-prise en compte de l'ensemble de ces processus ou le choix des approches analytiques (taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique) et statistiques peuvent influencer la compréhension précise du processus d'assemblage.

En Algérie, la question des filtres écologiques reste peu étudiée. Une méta-analyse réalisée dans le cadre de cette thèse, dressant l'état des lieux des connaissances sur les mécanismes d'assemblage des steppes algériennes, a permis d'identifier trois lacunes principales. Premièrement, l'absence d'études mettant en évidence le rôle de la compétition dans l'assemblage des communautés au sein des steppes algériennes. Deuxièmement, les cadres analytiques et statistiques utilisés jusqu'à présent ne permettent pas une analyse simultanée des différents filtres écologiques agissant dans ces écosystèmes, ni une généralisation des résultats à d'autres milieux. Troisièmement, le champ d'étude des recherches existantes est souvent restreint à une seule espèce, notamment *Stipa tenacissima*, ce qui limite non seulement la compréhension de la diversité fonctionnelle des espèces des steppes algériennes, mais aussi l'exploration du potentiel d'autres espèces à la réhabilitation de cet écosystème. Afin de pallier ces lacunes, l'objectif général de cette recherche est d'analyser les mécanismes écologiques qui sous-tendent l'assemblage des communautés végétales dans les steppes algériennes par une approche fonctionnelle intégrative. Plus précisément, elle se focalise sur la région d'El Bayadh afin d'apporter des éléments scientifiques permettant d'optimiser les stratégies de conservation et de lutte contre la désertification. L'originalité de cette recherche réside dans l'approche intégrative adoptée, combinant une analyse des traits fonctionnels et l'utilisation de modèles conjoints de distribution des espèces à l'échelle locale. Ce qui constitue, une première dans la recherche sur les steppes algériennes. Pour atteindre cet objectif général, nous avons fixé trois objectifs spécifiques.

Le premier objectif spécifique est de mettre en évidence l'influence du filtrage de l'environnement et de l'exclusion compétitive sur l'assemblage des communautés végétales des steppes de la région d'El Bayadh. Les résultats ont montré que le filtrage environnemental constitue le principal facteur structurant des communautés végétales, tandis que l'exclusion compétitive y joue un rôle marginal. Ces résultats corroborent l'hypothèse de Grime (1997), selon laquelle les contraintes abiotiques prédominent dans l'assemblage des communautés en milieux stressés. Le deuxième objectif spécifique vise à quantifier l'influence relative des variables climatiques, édaphiques, topographiques, de l'ensablement et de l'exclusion du pâturage sur l'assemblage des communautés.

De plus, il avait pour but d'examiner le rôle des traits fonctionnels et des relations phylogénétiques dans l'assemblage des communautés. Les résultats ont indiqué que les caractéristiques édaphiques (expliquant 37,8 % de la variance de l'occurrence de la végétation) et les précipitations (21,7 %) constituent les principaux déterminants de la structuration des communautés végétales, tandis que l'altitude (15,9 %) et l'ensablement (10,9 %) y exercent des effets modérés. En revanche, l'exclusion du pâturage (7 %) joue un rôle marginal. D'autre part, les résultats ont montré que la phylogénie exerce une influence limitée sur la structuration des communautés ($E(p) = 0,19$), contrairement aux traits fonctionnels, qui y jouent un rôle fondamental. Les réponses des traits fonctionnels aux gradients environnementaux traduisent des stratégies adaptatives des plantes visant à optimiser le compromis entre l'acquisition et la conservation des ressources. Le troisième objectif spécifique porte sur la modélisation de la distribution spatio-temporelle d'*Atractylis serratuloides* sous différents scénarios climatiques. L'étude de *Atractylis serratuloides*, une espèce en expansion dans la région d'El Bayadh, menée sur 2000 points de prédiction, a révélé que 29,1 % des points se trouvent dans des zones hautement favorables, 53,2 % dans des zones modérément favorables, et 17,5 % dans des zones peu favorables. Les projections climatiques basées sur les scénarios SSP1.2.6, (*Shared Socioeconomic Pathways*) et SSP5.8.5, montrent des dynamiques contrastées : sous le scénario SSP1.2.6, une réduction des habitats favorables est prévue d'ici 2050, tandis que le scénario SSP5.8.5 anticipe une expansion significative des habitats favorables à l'horizon 2090. Ces résultats mettent en évidence la capacité d'adaptation de cette espèce aux conditions environnementales extrêmes.

Les résultats de cette recherche ouvrent des perspectives concrètes pour améliorer les stratégies de conservation et de restauration des steppes. Ces applications comprennent la mise en défense visant à améliorer les facteurs édaphiques, tels que l'humidité du sol et la disponibilité des nutriments. Elles incluent également l'exclusion du pâturage et la végétalisation par des espèces sélectionnées pour leurs traits adaptés aux conditions locales, comme *Atractylis serratuloides*. Toutefois, certaines limites doivent être prises en considération. L'étude a été menée sur une seule échelle temporelle, ne permettant pas ainsi d'obtenir une perspective à long terme sur la dynamique des mécanismes d'assemblage. Aussi, les traits fonctionnels considérés dans cette étude étaient principalement des traits de réponse. L'intégration des traits d'effet aurait permis de compléter l'analyse en mettant en évidence la manière dont ces traits influencent le fonctionnement de l'écosystème, notamment en modifiant les flux de matière et d'énergie, les interactions biotiques et la dynamique des communautés végétales. Les recherches futures devront prendre en compte ces limites afin de renforcer la compréhension holistique des mécanismes d'assemblage dans les steppes algériennes.

Mots-clés : Steppe algérienne, Désertification, Assemblage des communautés végétales, Filtres écologiques, Traits fonctionnels, Modélisation, Réhabilitation des steppes, El Bayadh, Algérie.

ABSTRACT

In Algeria, the steppe, situated from the Tell, to the north and the Sahara to the south, spans an area of 200,000 km², which represents 8.4% of the country's total surface area. It is home to 25% of the population, approximately 11 million people. For several decades, this fragile ecosystem has been experiencing severe degradation, leading to desertification. In response to these ecological and socio-economic challenges, the High Commission for Steppe Development (HCDS, Government of Algeria) has implemented rehabilitation projects, such as grazing exclusion and the revegetation of degraded rangelands. However, the successful implementation of these strategies requires a deep understanding of the functioning of this ecosystem, particularly the ecological processes that govern the establishment and persistence of plant species in Algerian steppes, in other words, the mechanisms of community assembly.

According to the literature, three categories of ecological filters govern community assembly: abiotic filters, biotic filters, and biogeographic filters. Additionally, other factors, such as functional traits and phylogenetic relationships between species, play a key role in these processes. The failure to consider all these processes or the choice of analytical (taxonomic, functional, and phylogenetic) and statistical approaches can influence the precise understanding of the assembly process. In Algeria, the question of ecological filters remains understudied. A meta-analysis conducted as part of this thesis, assessing the state of knowledge on community assembly mechanisms in Algerian steppes, identified three major gaps. First, the absence of studies highlighting the role of competition in community assembly within Algerian steppes. Second, the analytical and statistical frameworks used so far do not allow for a simultaneous analysis of the different ecological filters acting in these ecosystems, nor a generalization of results to other environments. Third, the scope of existing research is often limited to a single species, notably *Stipa tenacissima*, which not only restricts the understanding of the functional diversity of steppe species but also limits the exploration of the potential of other species for the rehabilitation of this ecosystem. To address these gaps, the general objective of this research is to analyze the ecological mechanisms underlying the assembly of plant communities in Algerian steppes through an integrative functional approach. More specifically, it focuses on the El Bayadh region to provide scientific insights that can optimize conservation strategies and combat desertification. The originality of this research lies in the integrative approach adopted, combining the analysis of functional traits and the use of joint species distribution models at the local scale, a first in Algerian steppes. To achieve this general objective, three specific objectives were defined.

The first objective was to identify the influence of abiotic and biotic filters on the assembly of plant communities in the steppes of the El Bayadh region. The results indicate that environmental filtering is the primary structuring factor of plant communities, while competitive exclusion plays a marginal role. These findings support Grime's hypothesis (1997), which states that abiotic constraints dominate community assembly in stressed environments. The second objective aimed to quantify the relative influence of climatic, edaphic, topographic variables, sand encroachment, and grazing exclusion on community assembly. Additionally, it sought to examine the role of functional traits and phylogenetic relationships in community assembly. The results show that edaphic characteristics (explaining 37.8% of the variance in vegetation occurrence) and precipitation (21.7%) are the primary determinants of plant community structuring, while altitude (15.9%) and sand encroachment (10.9%) exert moderate effects. In contrast, grazing exclusion (7%) plays a marginal role. Furthermore, phylogeny has a limited influence on community

structuring ($E(p) = 0.19$), whereas functional traits play a fundamental role. The responses of functional traits to environmental gradients reflect plant strategies aimed at optimizing the trade-off between resource acquisition and conservation. The third objective focused on modeling the spatiotemporal distribution of *Atractylis serratuloides* under different climate scenarios. The study of *Atractylis serratuloides*, a species expanding in the El Bayadh region, conducted over 2,000 prediction points, revealed that 29.1% of the points are in highly favorable areas, 53.2% in moderately favorable areas, and 17.5% in less favorable areas. Climate projections based on the SSP1.2.6 (Shared Socioeconomic Pathways) and SSP5.8.5 scenarios show contrasting dynamics: under the SSP1.2.6 scenario, a reduction in favorable habitats is expected by 2050, whereas the SSP5.8.5 scenario anticipates a significant expansion of favorable habitats by 2090. These results highlight the ability of this species to cope with extreme environmental conditions.

The findings of this research provide concrete perspectives for improving steppe conservation and restoration strategies. These applications include grazing exclusion aimed at improving edaphic factors, such as soil moisture and nutrient availability. They also involve revegetation through the selection of species, with response traits adapted to these environments, such as *Atractylis serratuloides*. However, some limitations must be considered. The study was conducted on a single temporal scale, which does not allow for a long-term perspective on the dynamics of assembly mechanisms. Additionally, the functional traits considered in this study were primarily response traits. Integrating effect traits would have enriched the analysis by highlighting how these traits influence ecosystem functioning, particularly by modifying matter and energy fluxes, biotic interactions, and plant community dynamics. Future research should address these limitations to enhance the holistic understanding of assembly mechanisms in Algerian steppes.

Keywords: Algerian steppe, Desertification, Plant community assembly, Ecological filters, Functional traits, Modeling, Steppe rehabilitation, El Bayadh, Algeria.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉSENTATION DU JURY	I
REMERCIEMENTS	II
DÉDICACE.....	III
AVANT-PROPOS	IV
RÉSUMÉ.....	V
ABSTRACT	VII
TABLE DES MATIÈRES	IX
LISTE DES FIGURES.....	XIV
LISTE DES TABLEAUX.....	XVII
LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS	XVIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. REVUE DE LITTÉRATURE	8
1.1 Écologie des communautés	8
1.1.1 Définition de la communauté	8
1.2 Les théories de l'écologie des communautés	9
1.3 Cadres synthétiques des théories de l'écologie des communautés	10
1.3.1 La méta communauté	10
1.3.2 La théorie de Vellend	11
1.3.3 Règle d'assemblage de la communauté: les filtres écologiques	12
1.3.4 Synthèse comparative des trois cadres théoriques	13
1.4 Les filtres écologiques dans les milieux arides	15
1.4.1 L'aridité comme filtre écologique.....	16
1.4.2 Les variables topographiques comme filtre écologique.....	16

1.4.3 Les sols comme filtre écologique.....	17
1.4.4 L'ensablement comme filtre écologique.....	17
1.4.5 La compétition comme filtre écologique.....	17
1.4.6 L'herbivorie comme filtre écologique.....	18
1.5 Méthodes d'études des filtres écologiques.....	18
1.5.1 Approche analytiques des filtres écologiques.....	19
1.5.2 Analyses statistiques en écologie des communautés.....	23
1.6 Synthèse de la revue de littérature.....	28
2. MECANISMES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES DANS LES STEPPES	
ALGERIENNES : ANALYSE CRITIQUE DE LA LITTERATURE	30
2.1 Méthode.....	30
2.1.1 Inventaire des articles.....	30
2.1.2 Synthèse des articles et présentation	31
2.2 Résultats	31
2.2.1 Filtres écologiques étudiés dans les steppes algériennes	31
2.2.2 Approches analytiques et méthodes statistiques	32
2.2.3 Échelles d'études et plantes étudiées	33
2.3 Discussion : Problématique de la thèse	33
2.3.1 L'influence de la compétition	33
2.3.2 Les approches analytiques et statistiques limitées	34
2.3.3 Prépondérance des études sur une seule espèce végétale.....	35
2.4 Objectifs spécifiques de la thèse	35
2.4.1 Mise en évidence de l'influence de la compétition dans l'assemblage de communautés des steppes algériennes.....	36
2.4.2 Quantifier l'influence relatives des filtres écologiques.....	36
2.4.3 Évaluation de l'adaptation des espèces face aux dynamiques environnementales futures.....	37
3. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE	39
3.1 Présentation de la zone d'étude.....	39

3.2 Collecte de données.....	43
3.2.1 Les données d'occurrence de la végétation.....	43
3.2.2 Les données environnementales.....	48
3.2.3 Les traits fonctionnels et la phylogénie.....	51
3.3 Analyses statistiques	52
3.4 Synthèse de l'approche méthodologique.....	54
4. INFLUENCE DU FILTRAGE ENVIRONNEMENTAL ET DE L'EXCLUSION COMPÉTITIVE SUR L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS DE LA STEPPED'EL BAYADH (ALGÉRIE)	55
4.1 Introduction	57
4.2 Materials and Methods	59
4.2.1 Study area.....	59
4.2.2 Vegetation sampling.....	60
4.2.3 Functional Traits sampling.....	61
4.2.4 Climatic Data.....	62
4.2.5 Statistical analysis of the influence of habitat filtering and competition exclusion	62
4.3 Results	64
4.3.1 Evidence of Habitat Filtering and competition Exclusion in El Bayadh steppe community.....	64
4.3.2 Variation of influence habitat filtering and competition exclusion across a climatic gradient and land use type.....	67
4.4 Discussion	69
4.4.1 Evidence of Habitat Filtering and competition exclusion in El Bayadh steppe community assembly.....	69
4.4.2 Traits convergence and divergence variation across environmental gradient and land use type.....	71
4.5 Conclusion.....	73

5. UTILISATION DES MODÈLES CONJOINTS DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES (JSDM) POUR QUANTIFIER L'INFLUENCE RELATIVE DES FILTRES ÉCOLOGIQUES DANS L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS DE LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE). 75

5.1 Introduction	77
5.2 Materials and Methods	80
5.2.1 Study area	80
5.2.2 Vegetation sampling	80
5.2.3 Functional traits sampling and phylogenetic data	81
5.2.4 Explanatory variables	82
5.2.5 Species distribution modelling (SDM) for El Bayahd steppe by HMSC	85
5.3 Results	87
5.3.1 Model performance	87
5.3.2 The relative influence of each abiotic filter: Variance partition	87
5.3.3 Traits and phylogeny environmental response	88
5.3.4 Species-to-species association matrix	89
5.4 Discussion	90
5.4.1 Drivers of community assembly in the El Bayadh steppe	90
5.4.2 Phylogenic and trait effects on plant response to environment covariate	93
5.4.3 Models' performance	95
5.5 Conclusion	95

6. MODÉLISATION DE LA DISTRIBUTION SPATIALE D'ATRACYLIS SERRATULOIDES DANS LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE) SOUS DIFFÉRENTS SCENARIOS DE CHANGEMENT CLIMATIQUE. 97

6.1 Introduction	99
6.2 Materials and Methods	100
6.2.1 Study area	100
6.2.2 Vegetation sampling	101
6.2.3 Environnement data for SDM calibration and present spatial prediction	101
6.2.4 Environnement data for future spatial prediction	103

6.2.5 General method	104
6.3 Results	105
6.3.1 Model performance and critical environmental variables	105
6.3.2 Current spatial prediction of <i>Atractylis serratuloides</i>	105
6.3.3 Future spatial prediction of <i>Atractylis serratuloides</i>	105
6.3.4 Spatial dynamics of <i>Atractylis serratuloides</i> under climate change scenario (SSP1.2.6 and SSP8.5)	106
6.4 Discussion	109
6.4.1 Model performance and critical environmental variables	109
6.4.2 Current spatial distributions of <i>Atractylis serratuloides</i>	109
6.4.3 Future spatial distributions of <i>Atractylis serratuloides</i> and dynamique under climatic scenarios	110
6.5 Conclusion and recommendations	111
7. DISCUSSION GÉNÉRALE	112
7.1 Identification des filtres écologiques structurant les communautés végétales dans les steppes Algérienne.	112
7.2 Évaluation du rôle des traits fonctionnels et de la phylogénie dans l'assemblage des communautés : stratégie d'adaptation des plantes dans les steppes de la région d'El Bayadh	116
7.3 Dynamiques environnementales et structuration des communautés végétales en steppes algériennes.	120
CONCLUSION GÉNÉRALE	124
ANNEXE A : RÉSULTATS COMPLÉMENTAIRES	135
ANNEXE B : DONNÉES ET MÉTADONNÉES	149
APPENDICE : MISE EN CONTEXTE DES ARTICLES	154
LISTE DES RÉFÉRENCES	157

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Délimitation des steppes algériennes	2
Figure 1.2 Sensibilité à la désertification en Algérie.	3
Figure 1.3 Exemple d'une formation steppique dégradée.....	4
Figure 1.4 Évolution du couvert végétal dans la steppe de Rogassa. (de 1976 à 2006).	5
Figure 1.5 Dynamique de <i>Atriplex canescence</i> entre 2013(A) et 2016(B) dans la région de Djelfa.	6
Figure 1.6 Principaux filtres écologiques qui contrôlent la structuration d'une communauté végétale.....	14
Figure 1.7 Formation de la communauté végétale locale à partir du pool régional de traits en passant par les filtres écologiques.	20
Figure 1.8 Modèle décrivant les différents équilibres entre la compétition, le stress et la perturbation dans les communautés végétales	22
Figure 2.1 Fréquence des combinaisons filtres écologiques (a) et répartition des filtres écologiques individuels (b) dans les 55 articles analysés.....	32
Figure 2.2 Fréquence des approches analytiques (a) et méthodes statistiques (b) dans les Articles analysés.....	33
Figure 2.3 Fréquence des différentes espèces (a) et de l'échelle d'étude (b) dans les 55 Articles analysés.	34
Figure 3.1 Zone d'étude.....	40
Figure 3.2 Évolution du climat de la région steppique d'El Bayadh entre 1990 et 2020.	41
Figure 3.3 Évolution de LAI (a) et l'NDVI (b) dans la zone steppique la région d'El Bayadh entre la période de 2000 à 2020	42
Figure 3.4 Occupation des sols de la zone d'étude pour l'année 2020	44
Figure 3. 5 Procédure de sélection des sites d'études	Erreur ! Signet non défini.
Figure 3.6 Distribution des placettes dans l'ensemble de la zone étudiée	47
Figure 4.1 Trait-based approach to community assembly rules.....	59
Figure 4.2 the study area.	61
Figure 4.3 The P-value of the Wilcoxon rank-sum test between the observed and the random pattern for convergence indices for each functional trait.	65
Figure 4.4 Standard effect size mean for convergence indices.	66

Figure 4.5 P-value of Wilcoxon rank-sum test for divergence indices.	67
Figure 4.6 Standard effect size test for divergence indices.	68
Figure 4.7 Spearman correlation coefficients between standard effect size (SES) of traits convergence metrics and covariates.	69
Figure 4.8 Spearman correlation coefficients between the standard effect size (SES) of trait metrics divergence and covariates.	70
Figure 5.1 Geographic distribution of vegetation sampling plots across the study area (a) and example of a degraded steppe ecosystem in Kef Lahmar municipality, El Bayadh Province, Algeria (b).	81
Figure 5.2 HMSC structure.	86
Figure 5.3 Variance Partitioning.	88
Figure 5.4 Species responses to environmental filters.	89
Figure 5.5 Responses of functional traits to environmental variables.	90
Figure 5.6 Species-to-species association matrix.	91
Figure 6.1 Maps of the study area and the spatial distribution of the 50 plots.	102
Figure 6. 2 Current spatial prediction of habitat Suitability for <i>Atractylis serratuloides</i>	106
Figure 6.3 Spatial Prediction of Future Habitat Suitability for <i>Atractylis serratuloides</i> under Climate Scenarios (SSP1.2.6 and SSP5.8.5) for two periods (2050 and 2090).	107
Figure 6.4 Habitat suitability dynamics for <i>Atractylis serratuloides</i> under climate change scenario (SSP2.6 and SSP8.5) for 2050 and 2090.	108
Figure 7.1 Représentation des filtres écologiques agissant dans les steppes algériennes.	116
Figure 7.2 Distribution des espèces collectées dans l'espace fonctionnel.	119
Figure 7.3 Réponse des traits fonctionnels aux contraintes environnementales	121
Figure 7.4 Analyse comparative des probabilités d'occurrences des espèces sous différents scenario des changements climatiques.	123
Figure 4.a.1 CMWT link with covariates.	137
Figure 4.a.2 Variation des indices fonctionnels le long des placettes dans notre zone d'étude. ..	138
Figure 4.a.3 Chevauchement des niches dans l'espace fonctionnel.	139
Figure 4.a.4 Partitionnement de la variance expliquée du SES par les variables environnementales.	140
Figure 5.a.1 Spearman correlation matrix between traits and species occurrences	141

Figure 5.a.2 A Spearman correlation matrix between Environmental variables and species occurrences (Close to 0 no correlation and close to 1 strong correlation).	142
Figure 5.a.3 Exploratory and predictive powers of PA and PA.ENV models in species distribution analyses measured by AUC in	143
Figure 5.a.4 PSRF stands for Potential Scale Reduction Factor.	144
Figure 5.a.5 Partitionnement de la variance model PA.ENV.	145
Figure 6.a.1 Probabilité d'occurrence des espèces étudiées dans les steppes de la région d'El Bayadh.....	146
Figure 6.a.2 Analyse comparative des probabilités d'occurrence entre différentes méthodes : HMSC vs Maxent.....	148
Figure b.1 Formation steppique de la région d'El Bayadh.....	149
Figure b.2 Inventaire floristique : Campagne de collecte septembre 2023	150
Figure b.3 Mesure des traits fonctionnels	150
Figure b.4 Échantillonnage des sols.....	151
Figure b.5 Mesure des paramètres topographique	151

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. 1 Comparaison des trois cadres théoriques de l'assemblage des communautés	15
Tableau 1. 2 Listes des cadres statistiques utilisés pour les SDM et JSMD	27
Tableau 5.1 Functionals traits and their ecological function.....	82
Tableau 6. 1 Ecological definition of PCA components.....	103
Tableau 7. 1 Comparaison des variances expliqué par les filtres abiotique entre RDA et HMSC.....	115
Tableau 4.a.1 The P-value of the Wilcoxon rank-sum test between the observed and the random pattern for divergence indices for each functional trait.....	135
Tableau 4.a.2 The P-value of the Wilcoxon rank-sum test between the observed and the random pattern for convergence indices for each functional trait.	136

LISTE DES SIGLES ET DES ABRÉVIATIONS

ACC	Analyse Canonique des Correspondances
ACCP	Analyse Canonique des Composantes Principales
AUC	Area Under the Curve
ACP	Analyse en Composantes Principales
BCC-CSM2-MR	Beijing Climate Center Climate System Model
BIOCLIM	Bio Climatic Model
CCA	Canonical Correspondence Analysis
CES	Conservation des Eaux et des Sols
CEC	Cation Exchange Capacity
CES	Conservation des eaux et des sols
CNULCD	Convention des Nations Unies sur la Lutte Contre la Désertification
CMIP6	Coupled Model Intercomparison Project Phase
DCA	Detrended Correspondence Analysis
GLMM	Generalized Linear Mixed Models
HCDS	Haut-Commissariat au Développement de la Steppe (Gouvernement d'Algérie)
HMSC	Hierarchical Model Species Community
ISDA	Innovative Solutions for Decision Agriculture
JSDM	Joint Specie Distribution Model
LA	Leaf area
MCMC	Markov Chain Monte Carlo
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index
NMDS	Non-metric Multi Dimensional Scaling
OSS	Observatoire du Sahara et du Sahel
PCA	Principal Component Analysis
pH	Potentiel Hydrogène
PSRF	Potential Scale Reduction Factor
RDA	Analyse de redondance basée sur la distance

RCP	Representative Concentration Pathway
SM	Seed Mass
SES	Standardized effect sizes
SDM	Specie Distribution Model
SDNN	Standard deviation of nearest neighbour distances
SDNNr	Standard deviation of nearest neighbour distances range-standardized
SLA	Specific Leaf Area
SSP	Shared Socioeconomic Pathways
USGS	The United States Geological Survey

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Lors de la 16e Conférence des Parties (COP16) de la Convention des Nations unies sur la lutte contre la désertification, qui s'est tenue du 2 au 13 décembre 2024 à Riyad, en Arabie saoudite, l'Atlas mondial de la sécheresse a été révélé. Cet atlas indique que les sécheresses ont augmenté de 29 % depuis l'an 2000 en raison du changement climatique et de la gestion non durable des ressources en terres et en eau ([UNCCD, 2024](#)). Les zones arides et semi-arides, qui couvrent environ 30 % des terres émergées de la planète et abritent près de 15 % de la population mondiale, sont particulièrement vulnérables aux sécheresses ([Escadafal, 2016](#)).

Ces sécheresses affectent la stabilité écologique des écosystèmes des milieux arides, notamment les déserts, les maquis méditerranéens, les savanes et les steppes ([Deblauwe et al., 2008](#)). Il devient ainsi incontournable de comprendre comment les dynamiques environnementales structurent les communautés végétales de ces écosystèmes afin d'élaborer des stratégies de conservation et de restauration adaptées à ces milieux, qui représentent des enjeux tant à l'échelle globale, par le stockage du CO₂, qu'à l'échelle régionale, par les différents services écosystémiques qu'ils fournissent aux populations locales ([Escadafal, 2016](#)). Dans cette thèse, nous nous intéressons au cas particulier des steppes, et plus spécifiquement aux steppes algériennes.

Mise en contexte : Steppes Algériennes et enjeux. D'un point de vue biogéographique, une steppe est une formation végétale herbacée clairsemée, typiquement repérée dans les milieux arides et semi-arides ([Warwick Ball, 2021](#)). En Algérie, elle s'étend sur environ 200 000 km², entre le Tell au nord et le Sahara au sud (Figure 1.1), représentant 8,4 % de la surface totale du pays et accueillant 25 % de la population, soit près de 11 millions d'habitants ([Neffar et al., 2018](#)). Dans un état viable ou bien conservé, les steppes algériennes offrent des services écosystémiques essentiels, tels que l'approvisionnement en fourrage pour le bétail ([Martínez-Valderrama et al., 2018](#)), en plantes médicinales ([Benhelima et al., 2024](#)) et en bois de chauffage ([Dalila et Slimane, 2008](#)). Elles contribuent également à la régulation du climat par la séquestration du carbone dans le sol ([Rakesh et al., 2024](#)), au contrôle de l'érosion par la stabilisation des sols ([Dali et al., 2023](#)) et à la recharge des nappes phréatiques en limitant le ruissellement ([Djerida et al., 2023](#)). Par ailleurs, les steppes abritent une biodiversité adaptée aux conditions arides, incluant des espèces végétales, d'oiseaux et de mammifères spécifiques, qui enrichissent la diversité génétique et renforcent la résilience de cet écosystème ([Aidoud,](#)

2018; Djerida et al., 2023). Cependant depuis plusieurs décennies, cet écosystème subit une dégradation profonde (Figure 1.3) se traduisant par une régression marquée de la couverture végétale (Hadeid et al., 2015), un changement de la composition floristique (Slimani et al., 2010a; Slimani et Aidoud, 2018a), une dégradation des sols et de la biodiversité, et à terme, à la désertification (Alliouche et Kouba, 2023; Benslimane et al., 2009).

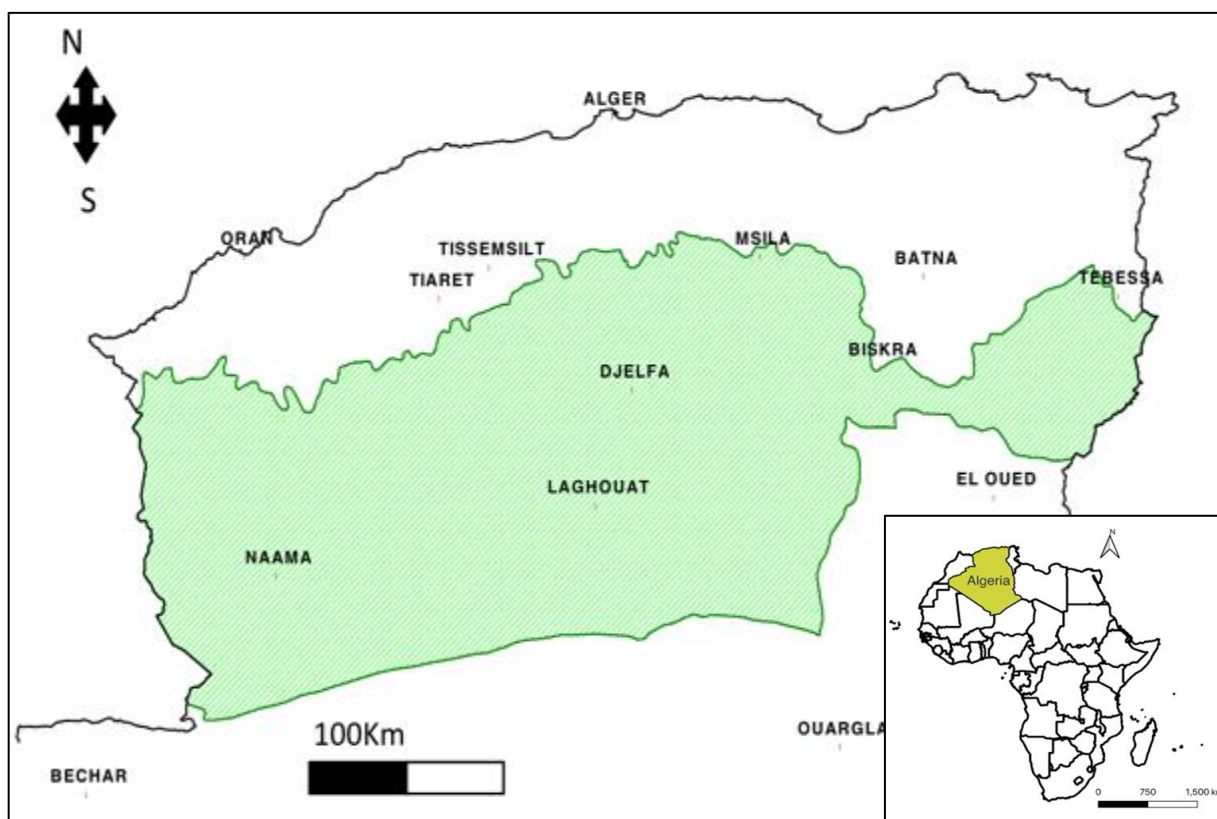


Figure 1.1
Délimitation des steppes algériennes

Source : Nedjraoui et Slimane (2008)

La désertification a été définie lors de la première Convention des Nations Unies sur la lutte contre la désertification (CNULCD) et adoptée en 1994 à Paris (France), comme « *la dégradation des terres dans les zones arides, semi-arides et subhumides sèches, résultant de l'action de plusieurs facteurs, parmi lesquels les variations climatiques et les activités humaines* » (UNCCD, 1994). Tout comme le réchauffement climatique et la perte de biodiversité, la désertification représente l'une des problématiques environnementales majeures de notre époque (Ndoutoum, 2017). En effet, selon la CNULCD (2024), 40 % des terres émergées sont menacées par la désertification. Entre 2015 et 2019, environ 1 million de km² de terres (soit deux fois la taille du Groenland) ont été dégradées chaque année, affectant près de

1,3 milliard de personnes (<https://data.unccd.int/land-degradation>). En Algérie d'après les récents travaux de recherche d'[Alliouche et Kouba \(2023\)](#), en 2020 près de 98 200 km² des steppes algériennes étaient touchées par la désertification, représentant environ 50 % de la superficie totale de cet écosystème (Figure 1.2).

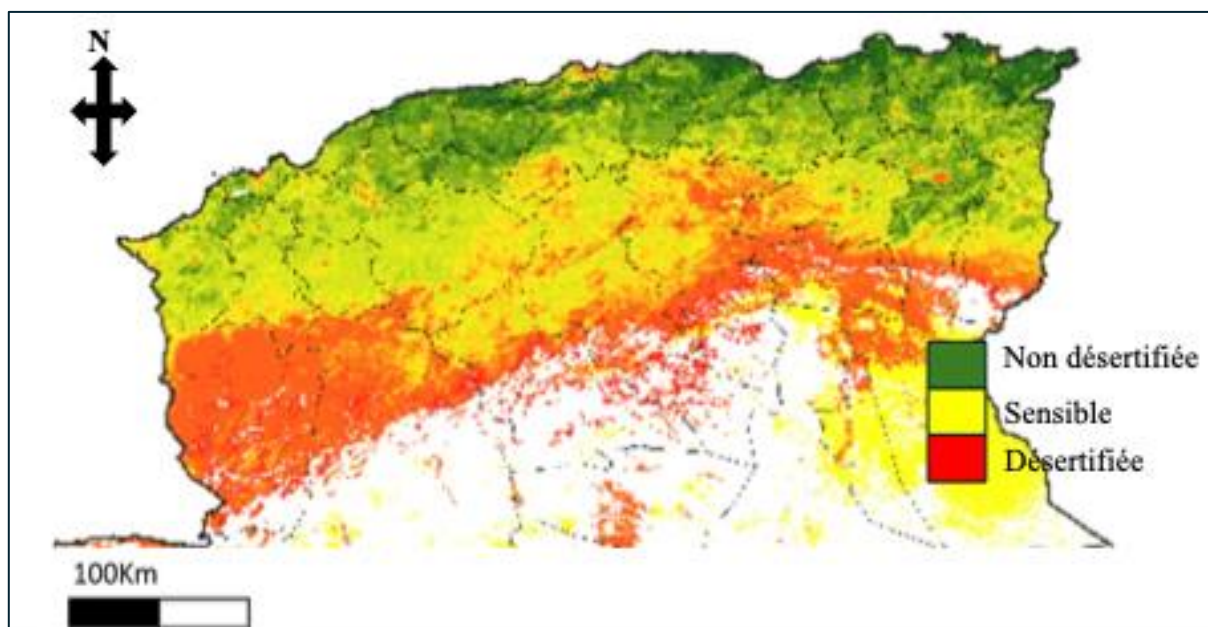


Figure 1.2

Sensibilité à la désertification en Algérie. Les régions en vert représentent les zones non affectées, tandis que la couleur jaune représente les zones fragiles et, enfin, la couleur rouge représente les zones affectées par la désertification.

Source : [Alliouche et Kouba \(2023\)](#)

Problématique et objectif de la thèse. Face à cette situation alarmante, plusieurs stratégies de conservation des steppes ont été mises en œuvre par le Haut-commissariat au développement de la steppe (HCDS) du gouvernement algérien pour lutter contre la désertification ([Nedjraoui et Slimane, 2008](#)). Parmi ces stratégies, on distingue la mise en défense des terres, visant à exclure le pâturage dans les zones dégradées pour favoriser la régénération naturelle de la végétation ([Gharbi et Belaid, 2023](#); [Khalid et al., 2015](#); [Kouba et al., 2024](#); [Manseur, 2009](#)), et la végétalisation, qui consiste à restaurer la couverture végétale par l'introduction d'espèces adaptées aux conditions locales ([Mezrag, 2018](#)). Cependant, ces stratégies, dans leur mise en œuvre actuelle en Algérie, présentent des limites qui soulèvent des questions non seulement sur leur efficacité à long terme, mais aussi sur le fonctionnement écologique des steppes algériennes. En effet, plusieurs travaux de recherche remettent en question l'exclusion du pâturage comme mesure efficace à la régénération naturelle de la végétation dans les steppes algériennes. À titre d'exemple, [Aidoud et al., \(2010\)](#) ont évalué l'impact de la mise en défense

sur la dynamique de la végétation sur une période de 30 ans (1976-2006), en comparant l'évolution du recouvrement végétal (RV) entre des parcelles protégées et des parcelles pâturées. Leurs résultats mettent en évidence deux dynamiques contrastées (Figure 1.4) : Entre 1976 et 1993, la mise en défense a permis une amélioration significative du RV dans les parcelles protégées par rapport aux parcelles pâturées, suggérant que l'exclusion du pâturage a favorisé la régénération de la végétation. Toutefois, entre 1993 et 2006, cette différence s'est estompée, devenant statistiquement non significative. Ce résultat suggère que les facteurs écologiques contraignant la régénération ont évolué, rendant l'exclusion du pâturage insuffisante, à elle seule, pour garantir la restauration durable des formations végétales steppiques.



Figure 1.3
Exemple d'une formation steppique dégradée

Source : (Campagne de terrain, Algérie 2023)

Par ailleurs, les programmes de végétalisation des steppes algériennes reposent principalement, voire exclusivement, sur l'introduction d'*Atriplex canescens*, une espèce halophyte reconnue pour sa tolérance à l'aridité (Mezrag, 2018). Cependant, plusieurs études ont signalé son déclin progressif dans différentes régions steppiques du pays. Mezrag (2018), par exemple, ont observé une régression significative des plantations d'*Atriplex canescens* dans la région de Djelfa (Figure 1.5). Ces résultats indiquent que la tolérance au stress hydrique, bien qu'essentielle, ne constitue pas le seul facteur déterminant de l'établissement et de la persistance des espèces végétales dans ces écosystèmes contraignants. Ainsi, d'autres caractéristiques

écologiques doivent être prises en compte pour garantir le succès des programmes de végétalisation.

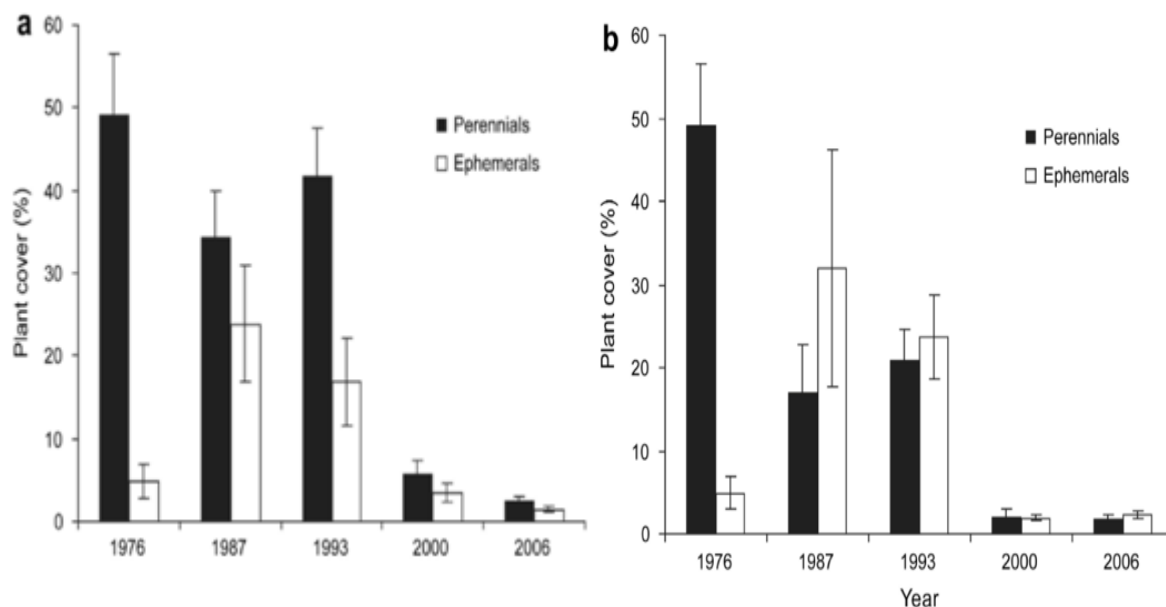


Figure 1.4
Évolution du couvert végétal dans la steppe de Rogassa (1976 à 2006). (a) zone protégée et (b). Pâturage ouvert
Source : (Aidoud et al., 2010).

Ces constats – à savoir, l’absence de régénération de la végétation malgré l’exclusion du pâturage, et le déclin de l’*Atriplex canescens*, malgré sa tolérance au stress hydrique – soulèvent des interrogations quant aux facteurs écologiques qui régissent l’installation et la survie des plantes dans les steppes algériennes. N’est-il pas envisageable que d’autres facteurs écologiques, au-delà du pâturage et de l’aridité, influencent l’établissement des espèces végétales dans ces milieux ? Pour répondre à cette question, il convient de s’intéresser à l’écologie des communautés végétales, en particulier aux mécanismes d’assemblage – également appelés filtres écologiques – qui déterminent la sélection et la coexistence des espèces au sein de cet écosystème. Une meilleure compréhension de ces processus permettrait non seulement d’éclairer le fonctionnement actuel des steppes algériennes, mais aussi d’optimiser les pratiques de mise en défense en identifiant l’ensemble des facteurs écologiques impliqués dans l’établissement des espèces. Elle contribuerait également à orienter le choix des espèces les mieux adaptées aux contraintes locales, en évaluant leur réponse aux variations environnementales.



Figure 1.5

Dynamique de l'*Atriplex canescens* entre 2013(A) et 2016(B) dans la région de Djelfa.

Source : (Mezrag, 2018)

C'est dans cette perspective que s'inscrit ce travail de thèse, qui vise à approfondir la compréhension des filtres écologiques régissant l'assemblage des communautés végétales dans les steppes algériennes, en particulier dans la région d'El Bayadh.

Plan de la thèse : La suite de ce manuscrit de thèse est structurée en plusieurs chapitres. **Le premier chapitre** propose une revue de la littérature visant à établir l'état des connaissances sur les mécanismes d'assemblage des communautés de manière générale. **Le deuxième chapitre** présente une méta-analyse réalisée dans le but d'évaluer l'état des connaissances sur les mécanismes d'assemblage, en se focalisant spécifiquement sur les steppes algériennes. Cette analyse permet de mettre en évidence les lacunes et de fixer les objectifs spécifiques qui seront abordés. **Le troisième chapitre** expose l'approche méthodologique générale adoptée pour répondre aux objectifs spécifiques de recherche. Par la suite, **les chapitres 4, 5 et 6** sont consacrés à l'analyse des résultats des objectifs spécifiques et prennent la forme de trois articles scientifiques soumis pour évaluation à des revues scientifiques. Le premier article (**Chapitre 4**) explore l'influence du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive sur l'assemblage des communautés végétales de la steppe d'El Bayadh. Le second article (**Chapitre 5**) s'intéresse à l'utilisation des modèles conjoints de distribution des espèces (JSDM- *Joint Species Distribution Model*) pour quantifier l'influence relative des filtres écologiques dans ce même écosystème. Enfin, le dernier article (**Chapitre 6**) porte sur la modélisation de la distribution spatiale de *Atractylis serratuloides* dans la steppe d'El Bayadh.

(Algérie) sous différents scénarios de changement climatique. **Le chapitre 7** propose une discussion générale des résultats obtenus, en les confrontant aux connaissances actuelles issues de la littérature scientifique. Enfin la thèse se conclut par une synthèse générale des principaux apports, des limites et des perspectives de recherche futures.

1. REVUE DE LITTÉRATURE

Ce chapitre vise à établir un état de l'art des connaissances actuelles sur les mécanismes d'assemblage des communautés écologiques. Dans un premier temps, les définitions de l'écologie des communautés et de la communauté seront présentées afin de poser les bases nécessaires à la compréhension des processus impliqués. Par la suite, nous examinerons les principales théories et cadres conceptuels développés dans la littérature pour expliquer l'assemblage des communautés. Cette analyse critique permettra de comparer les différents cadres théoriques et d'identifier une synthèse pertinente pour l'étude des milieux arides. Nous aborderons ensuite les différentes méthodologies employées dans l'étude de l'assemblage des communautés, en mettant l'accent sur les approches analytiques et statistiques. Enfin, cette section s'achèvera par une synthèse des connaissances actuelles sur les filtres écologiques.

1.1 Écologie des communautés

L'écologie des communautés est un domaine interdisciplinaire qui a pour objectif principal d'étudier les processus écologiques qui régissent l'assemblage des communautés et le maintien de la diversité (Keddy et Laughlin, 2021). Elle tient compte dans son analyse de la composition spécifique, de l'abondance des espèces et très récemment de la diversité fonctionnelle de la communauté pour inférer les processus écologiques à l'origine des différents patrons de distribution des espèces dans une communauté (Verhoef et Morin, 2010). Dans le passé, l'écologie des communautés a eu du mal à s'établir comme un domaine scientifique cohérent avec des principes universels et applicables (Ovaskainen et Abrego, 2020). Lawton, (1999) déclarait que l'écologie des communautés était un « véritable chaos avec tant d'aléas que la généralisation des principes devenait difficile à trouver » (pp. 178, traduction libre). Depuis, l'écologie des communautés a fait des progrès significatifs, notamment par le développement de modèles théoriques visant à expliquer et prédire les patrons de diversité des espèces (Laughlin, 2013; Shipley et al., 2011), la structure des communautés (Ovaskainen et Abrego, 2020) et le fonctionnement des écosystèmes à différentes échelles (Leibold et al., 2004). Ainsi, l'écologie des communautés est devenue un champ bien établi au sein de l'écologie, au même titre que l'écologie des populations ou la génétique des populations (Verhoef et Morin, 2010).

1.1.1 Définition de la communauté

L'objet d'étude de l'écologie des communautés est : la communauté, définie comme l'assemblage d'au moins deux espèces qui interagissent à un moment et en un lieu donné

(Vellend, 2016). Cependant, cette définition d'une communauté n'a pas toujours fait l'unanimité (Alfonsi, 2016; Ovaskainen et Abrego, 2020). Certains scientifiques, comme Whittaker et Likens, (1975), considéraient que les interactions biotiques étaient la caractéristique fondamentale d'une communauté écologique. Ils définissaient la communauté écologique comme un assemblage de populations de plantes, d'animaux, de bactéries et de champignons vivant dans un environnement, interagissant les uns avec les autres pour former un écosystème distinct avec sa propre composition, sa structure, ses réponses environnementales, sa dynamique et son fonctionnement (Keddy et Laughlin, 2021). D'autres, en revanche, n'ont pas centré la définition de la communauté sur les interactions, mais plutôt sur la cooccurrence spatiale des espèces (tolérance aux mêmes facteurs abiotiques). C'est le cas de Krebs et al., (1972) qui considéraient qu'une communauté écologique est "un assemblage de populations d'organismes vivants dans une zone ou un habitat donné" (pp. 386, traduction libre). Ainsi, bien que les débats aient persisté sur la nécessité d'inclure ou non les interactions biotiques dans la définition d'une communauté, la conception actuelle tend à intégrer à la fois les dimensions interactionnelles et spatiales. Une communauté écologique est aujourd'hui communément définie comme : un assemblage d'espèces, coexistant dans un espace et un temps donné, avec des interactions directes ou indirectes entre elles (Vellend, 2016 ; Ovaskainen et Abrego, 2020). Cette définition offre un cadre unifié, conciliant les approches centrées sur les interactions et celles basées sur la cooccurrence spatiale.

1.2 Les théories de l'écologie des communautés

Dans la littérature, deux théories majeures sont généralement utilisées pour expliquer l'assemblage des communautés : la théorie des niches (Elton, 1927; Grinnell, 1917) et la théorie neutre (Hubbell, 2001). La théorie des niches introduite par Grinnell, (1917) et Elton, (1927), postule que l'assemblage d'une communauté écologique, en termes d'occurrence et d'abondance relative des espèces, est le résultat de processus écologiques déterministes, incluant les interactions biotiques et les facteurs environnementaux. Cette théorie repose sur le concept de niche écologique, défini comme l'ensemble des ressources environnementales nécessaires à la survie potentielle d'une espèce (niche fondamentale), et celles effectivement exploitées en raison des interactions biotiques (niche réalisée) (Chase, 2011; Gray et Lowery, 1996; Pocheville, 2015). La théorie neutre, développée par Hubbell, (2001) et inspirée de la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur, 1967), postule que l'assemblage d'une communauté écologique se fait aléatoirement et non sous le contrôle des processus déterministes comme suggéré par la théorie de la niche. Selon Hubbell, (2001), les espèces d'un même niveau

trophique sont écologiquement équivalentes, c'est-à-dire qu'elles ont des chances égales de s'établir et de survivre dans un environnement donné. Par conséquent, les schémas d'occurrence et d'abondance relatifs observés au sein d'une communauté écologique s'expliquent essentiellement par des processus stochastiques, tels que la dispersion, les extinctions et l'immigration. La théorie neutre a été critiquée pour ses hypothèses d'équivalence écologique et son absence de déterminisme (Ovaskainen et Abrego, 2020). Ces débats ont conduit à des études empiriques comparatives qui ont révélé l'utilité de la théorie neutre comme modèle nul pour évaluer le rôle des processus déterministes (Chave, 2004).

Les discussions autour des théories neutres et de niche ont finalement conduit à la création de cadres synthétiques, qui intègrent à la fois les processus déterministes et stochastiques afin d'offrir une compréhension holistique de l'assemblage des communautés. Ces modèles montrent que les processus neutres et de niche peuvent interagir de manière complémentaire dans la structuration d'une communauté (Azaele et al., 2016; Chave, 2004; Zhou et Zhang, 2008).

1.3 Cadres synthétiques des théories de l'écologie des communautés

Parmi les principaux cadres théoriques en écologie des communautés, trois approches majeures se distinguent : la théorie des méta-communautés (Leibold et al., 2004), la théorie synthétique de Vellend sur les processus d'assemblage (Vellend, 2016), et la théorie des règles d'assemblage, souvent illustrée par la métaphore des filtres écologiques (Lortie et al., 2004).

1.3.1 La méta communauté

Une méta communauté est définie comme un ensemble de communautés locales liées par la dispersion de plusieurs espèces potentiellement interactives (Guichard, 2017; Leibold et al., 2004). La théorie de la méta communauté explique comment les réseaux de communautés locales résultent de l'interaction de processus à la fois stochastiques et déterministes à des échelles locales et régionales (Leibold et al., 2004). Pour cela, cette théorie intègre quatre paradigmes, chacune découlant de perspectives conceptuelles différentes mais non mutuellement exclusives, respectivement : le paradigme neutre, la dynamique des patches, le tri des espèces et l'effets de masse (Ovaskainen et Abrego, 2020).

Le paradigme neutre repose sur le postulat d'équivalence écologique entre les espèces, c'est-à-dire l'absence de différences fonctionnelles significatives entre les espèces en termes de compétitivité, de tolérance environnementale ou de stratégie de dispersion (Leibold et al., 2004). Dès lors, l'assemblage des communautés résulte principalement de processus

stochastiques, incluant la colonisation aléatoire, l'extinction locale, et une limitation de la dispersion à l'échelle régionale (Guichard, 2017; Leibold et al., 2004). Ce paradigme s'inscrit dans la continuité de la théorie neutre de la biodiversité proposée par Hubbell (2001), en mettant l'accent sur les effets de la dérive écologique et de la limitation de dispersion dans la dynamique des communautés. Le paradigme de la dynamique des patchs repose sur une vision méta populationnelle de l'assemblage des communautés, dans laquelle les unités locales (*patches*) sont considérées comme écologiquement équivalentes en termes de conditions environnementales, et les espèces en compétition sont également équivalentes sur le plan fonctionnel. L'assemblage communautaire résulte alors principalement d'un équilibre entre extinction locale et colonisation, avec une importance centrale accordée à la dynamique spatio-temporelle des populations à travers le paysage. Dans ce paradigme, la coexistence des espèces est assurée par la dynamique de turnover entre patchs, favorisée par une dispersion modérée, et non par des différences de niche ou des interactions différentielles avec l'environnement (Leibold et al., 2004). Le paradigme du tri des espèces, tel que défini par Leibold et al. (2004) dans le cadre théorique des méta communautés, repose sur l'idée que les conditions environnementales locales jouent un rôle déterminant dans la structuration des communautés écologiques. Contrairement aux paradigmes neutres ou de la dynamique des patchs, il suppose que les espèces présentent des différences écologiques significatives (niches écologiques différenciées), et que leur répartition spatiale est principalement régie par le filtrage environnemental (Leibold et al., 2004). Le paradigme de l'effet de masse intègre à la fois l'influence des conditions environnementales locales (comme dans le paradigme du tri des espèces) et le rôle actif de la dispersion entre communautés. Il repose sur l'idée que les flux migratoires inter-patchs, lorsqu'ils sont suffisamment importants, peuvent moduler, voire contrecarrer, l'effet des filtres environnementaux locaux. Dans ce modèle, certaines espèces peuvent persister dans des habitats sous-optimaux (ne correspondant pas à leurs préférences écologiques) grâce à un apport constant d'individus en provenance de populations sources situées dans des habitats plus favorables. Ainsi, la composition des communautés ne reflète pas uniquement les conditions locales, mais aussi l'intensité de la connectivité spatiale et de la dispersion régionale (Leibold et al., 2004).

1.3.2 La théorie de Vellend

Motivé par la prolifération de cadres conceptuels disparates en écologie des communautés et inspiré par la théorie en génétique des populations, Vellend a proposé une théorie unificatrice

qu'il a appelé « *la Théorie des Communautés Écologiques* » (Vellend et Agrawal, 2010). Vellend a apporté une perspective plus synthétique à la théorie de l'écologie des communautés en intégrant tous les processus de dynamique communautaire en quatre processus fondamentaux ou "de haut niveau": la sélection, la dérive écologique, la dispersion et la spéciation. La sélection résulte des différences déterministes de performance écologique entre individus de différentes espèces, et elle est censée modifier la composition de la communauté, dans la mesure où les espèces varient dans leur capacité de survie et de reproduction relative (Ovaskainen et Abrego, 2020). La dérive écologique désigne la composante aléatoire qui entraîne la dynamique communautaire lorsque les événements démographiques surviennent de manière aléatoire par rapport aux identités des espèces (Purves et Pacala, 2005). La dispersion désigne le déplacement d'individus d'une espèce d'un site à un autre (Thompson et Fenner, 2005). Ce processus peut conduire certains individus à coloniser des habitats où leur espèce ne pourrait pas nécessairement se maintenir durablement. Ainsi, la dispersion tend à accroître la richesse spécifique locale par l'apport de nouvelles espèces, tout en augmentant la similarité de composition floristique entre communautés, situées dans des sites distincts, en raison d'une homogénéisation spatiale (Purves et Pacala, 2005). La spéciation est le processus qui crée la variation dans la composition des communautés à plus grande échelle par l'émergence de nouvelles espèces, ce qui augmente évidemment la richesse spécifique (Butlin et al., 2009).

1.3.3 Règle d'assemblage de la communauté: les filtres écologiques

Introduit par Diamond et al., (1975) pour désigner les combinaisons restreintes d'espèces résultant des interactions compétitives, le sens du terme « règle d'assemblage » s'est élargi, passant de la seule compétition à l'ensemble des processus écologiques — tels que la prédation, la facilitation, la tolérance au stress, ou encore les contraintes abiotiques — qui favorisent ou défavorisent l'occurrence d'une espèce (Alfonsi, 2016; Keddy, 1992; Keddy et Laughlin, 2021; Weiher et Keddy, 1995). Les règles d'assemblage, également appelées processus d'assemblage pour souligner leur nature dynamique et stochastique, agissent comme des "filtres écologiques" à différentes échelles. Elles déterminent la transition du pool régional, regroupant toutes les espèces théoriquement capables de coloniser une zone, jusqu'au pool local, composé des espèces effectivement présentes. (Weiher et al., 2011; Weiher et Keddy, 1995).

En effet, une communauté d'espèces à un endroit donné (pool local) serait le résultat de la sélection effectuée par une série de filtres écologiques, ne permettant que l'établissement et la survie des espèces présentant certaines caractéristiques écologiques (Braun et Lortie, 2024;

[Lortie et al., 2004](#)). On distingue ainsi trois catégories de filtres écologiques pouvant agir simultanément (Figure 2.1) :

- a) Les filtres à la dispersion : Ceux-ci conditionnent la présence (banque de graines) ou l'arrivée des propagules (dispersion), grâce aux agents de dispersion tels que l'eau (hydrochorie), le vent (anémochorie), et les animaux (zoochorie), dans un site donné ([Alfonsi, 2016; Lortie et al., 2004](#)). La présence ou l'absence d'un individu dans un site peut être due soit à la limitation imposée par la banque de graines (échelle temporelle), soit aux contraintes liées à la dispersion ([Lortie et al., 2004; Myers et Harms, 2009](#))
- b) Les filtres abiotiques : ils regroupent l'ensemble des facteurs physico-chimiques qui agissent localement dans le site (hydrologie, température, caractéristiques édaphiques et topographiques, etc.). Les espèces sont sélectionnées en fonction de leur tolérance physiologique à ces facteurs. Ainsi, seules les espèces capables de tolérer les conditions du milieu peuvent s'établir ([Cadotte et Tucker, 2017; Funk, 2021;](#))
- c) Les filtres biotiques : Elles correspondent à l'ensemble des interactions entre les plantes ou avec d'autres organismes ([HilleRisLambers et al., 2012](#)). Une fois que les espèces ont franchi les filtres liés à la dispersion et qu'elle ne se trouvent pas limitées par les filtres abiotiques, leur inclusion dans l'assemblage d'espèces sera déterminée par les filtres biotiques. La compétition interspécifique, la facilitation ou encore l'herbivorie par le bétail sont des exemples d'interactions pouvant expliquer l'assemblage des communautés ([Lortie et al., 2004](#)).

1.3.4 Synthèse comparative des trois cadres théoriques

Ces trois approches décrites ci-dessus fournissent des perspectives complémentaires et permettent d'aborder l'assemblage des communautés écologiques sous des angles variés, adaptés aux contextes d'application spécifiques. La théorie de la méta-communauté se distingue par sa capacité à intégrer les dynamiques spatiales et régionales, ce qui la rend particulièrement pertinente pour l'étude des flux de dispersion et des interactions entre communautés locales ([Guichard, 2017; Leibold et al., 2004](#)). Elle constitue un cadre théorique efficace pour les écosystèmes fragmentés, en mettant l'accent sur les interactions entre les différentes échelles spatiales, Cependant elle repose sur l'exigence de données spatiales de haute résolution, souvent difficiles à collecter ([Ovaskainen et Abrego, 2020](#)). En revanche, la théorie de Vellend offre une approche intégrée regroupant les principaux processus écologiques sous un même modèle conceptuel. Cette théorie facilite l'analyse des dynamiques communautaires en les décomposant en quatre mécanismes principaux : la sélection environnementale, la dérive, la compétition et

la dispersion. Toutefois, cette simplification peut parfois manquer de nuance dans des contextes écologiques particulièrement complexes ou spécifiques (Vellend, 2016).

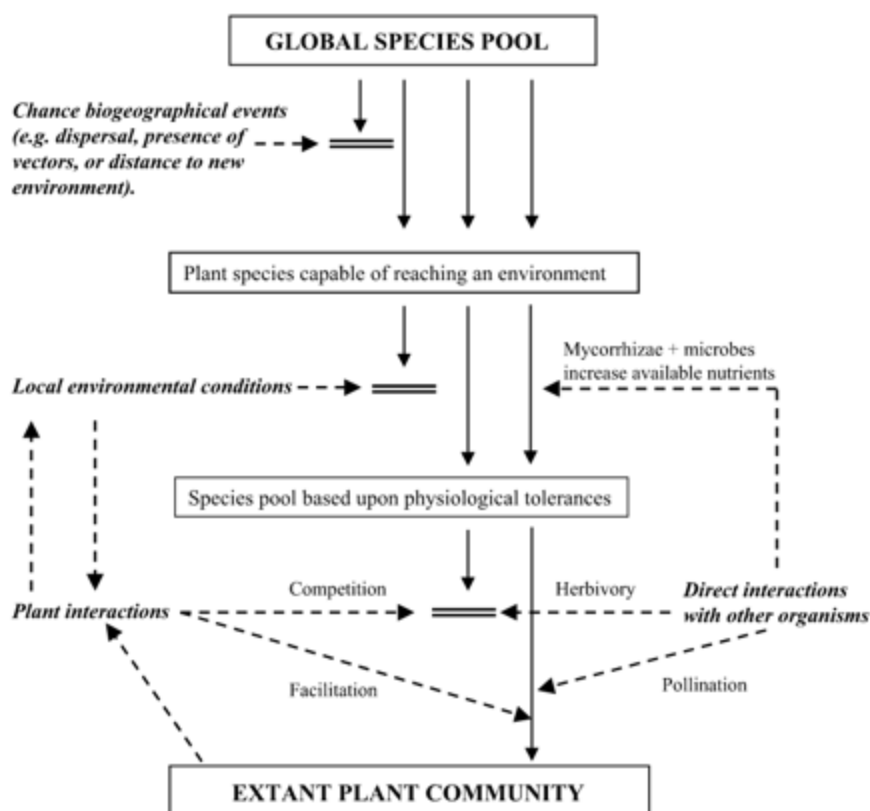


Figure 1.6

Principaux filtres écologiques qui contrôlent la structuration d'une communauté végétale. Les rectangles représentent les communautés d'espèces obtenues après l'action des différents filtres écologiques. Les flèches représentent la progression successive.

Source : Lortie et al., (2004).

Enfin, l'approche des filtres écologiques met l'accent sur les facteurs environnementaux et biotiques qui restreignent l'occurrence des espèces, un cadre théorique particulièrement pertinent pour les environnements soumis à des contraintes sévères (Lortie et al., 2004). Cependant, cette perspective peut sous-estimer l'importance des processus de dispersion et des dynamiques spatiales dans la structuration des communautés, limitant ainsi sa portée dans certains contextes (Braun et Lortie, 2024; Lortie et al., 2004).

Pour les milieux arides, et en particulier les steppes, le cadre des filtres écologiques apparaît comme le plus approprié pour étudier les mécanismes d'assemblage des communautés.

(Weiher et Keddy, 2001). En effet, ces écosystèmes se caractérisent par des conditions environnementales hostiles, telles que de faibles précipitations, des températures élevées, une

forte évapotranspiration, et une pauvreté des sols en nutriments (Hills, 2024). De plus, ils sont soumis à des perturbations récurrentes, notamment le surpâturage, le défrichement, l'ensablement et les feux (Dalila et Slimane, 2008). Dans ce contexte, la sélection écologique joue un rôle central dans la structuration des communautés. L'installation et la survie des plantes dépendent principalement de leur capacité à tolérer ces contraintes environnementales sévères, plutôt que de leur aptitude à coloniser de nouveaux habitats par dispersion. Par ailleurs, la complexité des interactions entre les variables environnementales et la végétation, dans ces écosystèmes arides, nécessite des analyses approfondies afin de dissocier l'influence respective de chaque facteur. Cette complexité ne peut être adéquatement capturée par une approche simplifiée telle que celle présentée dans la théorie de Vellend, qui pourrait sous-estimer la spécificité des dynamiques locales et des contraintes abiotiques prédominantes. Il convient donc, pour la suite, d'examiner plus en détail les différents facteurs abiotiques et biotiques susceptibles d'agir comme filtres écologiques dans ces milieux arides.

Tableau 1. 1

Comparaison des trois cadres théoriques de l'assemblage des communautés

Cadre théorique	Contexte d'application	Avantages	Limites
Méta-communauté (Leibold et al., 2004)	Systèmes fragmentés avec échanges entre patches	Intègre dynamiques locales et régionales	Requiert données spatiales et connectivité précise
Vellend (Vellend et Agrawal, 2010).	Vision générale, écosystèmes variés	Cadre synthétique et simplifié	Peut manquer de précision dans des contextes spécifiques
Filtres écologiques Lortie et al (2004).	Milieux contraints (stress ou compétition)	Insiste sur les contraintes abiotiques/biotiques	Néglige dispersion et Dynamiques spatiales

1.4 Les filtres écologiques dans les milieux arides

Après avoir exploré les cadres théoriques et souligné la pertinence de l'utilisation des filtres écologiques pour étudier les mécanismes d'assemblage des communautés dans les milieux arides, notamment les steppes, nous nous intéressons désormais aux différents facteurs abiotiques et biotiques susceptibles d'agir comme filtres dans ces environnements. La littérature identifie plusieurs facteurs écologiques jouant ce rôle dans les écosystèmes arides, parmi lesquels figurent notamment : l'aridité (Li et al., 2024), la compétition (Stubbs et Wilson, 2004;

Wang et al., 2021), le pâturage (Carmona et al., 2012; Kouba et al., 2021, 2024), la topographie (Xu et al., 2017; Zheng et al., 2022), les caractéristiques du sol (Kargar-Chigani et al., 2017) et l'ensablement (Bouallala et al., 2023a).

1.4.1 L'aridité comme filtre écologique

L'aridité désigne un état de sécheresse caractérisé par une faible disponibilité en eau dans un milieu donné (Hills, 2024; Vaughn, 2005). Ce phénomène résulte d'un faible taux de précipitation et des températures élevées dans une région donnée. L'aridité est souvent mesurée par le biais d'indices, tels que l'indice de Thornthwaite ou l'indice de Gaussen, en comparant le taux de précipitation à l'évapotranspiration (Hills, 2024; Vaughn, 2005). En effet, l'aridité peut agir comme un filtre en favorisant l'installation des plantes xérophytes, adaptées à des conditions de faible disponibilité en eau (Berdugo et al., 2022; Bricca et al., 2022; Keddy et Laughlin, 2021a; Yan et al., 2020). Les espèces qui parviennent à s'implanter dans ces conditions développent des adaptations spécifiques, telles que des racines profondes ou des feuilles réduites, influençant ainsi la composition des communautés végétales. De plus, l'aridité exerce également une influence significative sur la structure et la fertilité des sols, affectant par conséquent la capacité de régénération naturelles des plantes dans ces sols arides (Berdugo et al., 2022; S. Li et al., 2024).

1.4.2 Les variables topographiques comme filtre écologique

La topographie étudie et décrit la forme, les reliefs et les caractéristiques naturelles ou artificielles d'un terrain, généralement à l'échelle locale. Elle permet de représenter la surface terrestre de manière précise à l'aide de cartes, de plans ou de modèles numériques de terrain (MNT) (Lu et al., 2021). Elle comprend également l'analyse des caractéristiques du terrain comme l'altitude, la pente, l'orientation (Arbel et al., 2005). La topographie peut agir en tant que filtre écologique dans les steppes en influençant la formation de microclimats et les propriétés du sol (Kumar et al., 2023). La variations d'altitude, d'exposition et de pente génèrent des microclimats distincts, modifiant la température et l'humidité des sols, favorisant ainsi l'installation de différentes espèces de plantes (Yang et al., 2020). De plus, les caractéristiques topographiques déterminent les propriétés du sol, les zones basses accumulant davantage de matière organique, tandis que les pentes abruptes sont plus susceptibles à l'érosion, ce qui conduit à des sols plus pauvres (Kumar et al., 2023).

1.4.3 Les sols comme filtre écologique

Les sols des steppes peuvent être considérés comme des filtres écologiques en raison de plusieurs caractéristiques spécifiques qui limitent sévèrement la croissance et la survie des plantes notamment la disponibilité limitée en eau et les conditions physico-chimiques extrêmes (Kargar-Chigani et al., 2017). Les zones arides sont caractérisées par des précipitations faibles et irrégulières, ce qui crée un déficit hydrique important (Bouregaa, 2023). Seules les espèces adaptées à ces conditions, comme celles possédant des mécanismes efficaces de conservation de l'eau (comme les plantes succulentes) ou capables de se développer rapidement après des épisodes de pluie, peuvent survivre dans ces milieux arides (Iqbal et al., 2020). De plus les sols des steppes algériennes présentent des conditions physico-chimiques extrêmes, telles que des niveaux élevés de salinité à certains endroits, de pH élevé, et de faible fertilité due à une minéralisation accrue et à une faible teneur en matière organique (Boucherit et Benaradj, 2024; Hills, 2024). Ces conditions peuvent limiter la disponibilité des nutriments essentiels, affectant ainsi l'installation et la survie des plantes dans ces milieux. (Conradi et al., 2017).

1.4.4 L'ensablement comme filtre écologique

L'ensablement agit directement comme un filtre écologique en favorisant l'installation des plantes psammophytes. Il influence aussi indirectement la composition végétale en modifiant les propriétés physico-chimiques du sol, telles que la capacité de rétention d'eau, la texture et la fertilité (Bouallala et al., 2023; Gilhaus et al., 2015).

1.4.5 La compétition comme filtre écologique

La compétition naît de la concurrence entre individus ou espèces pour une même ressource limitée (e.g. eau, lumière, espace, nutriments) (Alfonsi, 2016; Naeem et al., 1999). Selon Grime, (1977), la compétition serait importante uniquement dans les milieux productifs (où il y a peu de contraintes abiotiques), tandis que selon le modèle de Tilman, (1994), la compétition joue un rôle important tant dans les milieux productifs que dans ceux soumis à de fortes contraintes abiotiques, comme les milieux arides. Ce postulat de Tilman, (1994) a été confirmé dans certaines études, telles que celle de Stubbs et Wilson, (2004), qui ont démontré l'influence de la compétition dans la structuration des communautés végétales des steppes. Toutefois, la majorité des études menées dans les steppes ont montré que l'impact des facteurs abiotiques est plus important que celui de la compétition (Bernard-Verdier et al., 2012; Dong et al., 2019; Erdős et al., 2024; Zheng et al., 2022).

1.4.6 L'herbivorie comme filtre écologique

Les herbivores ont une capacité puissante à modifier la composition des espèces au sein des communautés végétales (Keddy, 2017). En effet, dans certains cas, notamment le surpâturage, les herbivores peuvent avoir un effet si fort qu'ils provoquent non seulement des changements majeurs dans la composition, mais éliminent complètement la végétation, ne laissant que le substrat nu (Kouba et al., 2021; Mainali, 2006; Zheng et al., 2021). Pour survivre dans ces milieux, les plantes développent des stratégies d'adaptation au surpâturage, telles que la production d'épines, l'allélopathie et même des modifications de leur cycle de vie, favorisant la présence de plantes annuelles plutôt que pérennes (Keddy et Laughlin, 2021).

En résumé les écosystèmes arides, notamment les steppes, sont soumis à une multitude de contraintes environnementales et biotiques qui agissent comme des filtres écologiques. Parmi ces filtres, l'aridité joue un rôle déterminant en sélectionnant des espèces adaptées à la sécheresse, tandis que la topographie et les caractéristiques du sol modulent la disponibilité en eau et en nutriments, affectant ainsi la composition floristique. L'ensablement, en modifiant la texture et la fertilité du sol, favorise certaines espèces psammophytes, tandis que la compétition et l'herbivorie exercent une pression supplémentaire sur l'installation et la survie des plantes. Bien que ces filtres interagissent et façonnent les communautés végétales, leur rôle respectif reste difficile à quantifier, en particulier dans les environnements soumis à de fortes contraintes abiotiques. L'analyse de ces mécanismes d'assemblage nécessite donc des approches méthodologiques adaptées.

1.5 Méthodes d'études des filtres écologiques

L'exploration des filtres écologiques dans les milieux arides nous a permis d'évaluer le rôle potentiel de divers facteurs, tels que l'aridité, les variables topographiques, les caractéristiques édaphiques, l'ensablement, la compétition, et l'herbivorie, dans l'assemblage des communautés végétales. Nous nous intéressons maintenant aux différentes méthodes adoptées par les écologistes pour l'étude des filtres écologiques, en mettant en lumière leurs limites ainsi que les solutions proposées dans la littérature pour y remédier. Pour cela, nous aborderons d'abord les approches analytiques appliquées à l'étude des filtres écologiques, notamment l'approche fonctionnelle et l'approche phylogénétique avant de discuter des analyses statistiques en écologie des communautés.

1.5.1 Approche analytiques des filtres écologiques

Les premières études en écologie des communautés ont principalement utilisé l'analyse taxonomique pour inférer ou expliquer les filtres écologiques qui régissent la structuration des communautés végétales (Duan et al., 2017; Laughlin et al., 2012). Bien que cette approche soit significative, elle présente néanmoins des limitations quant à la capacité à généraliser ces principes à tous les écosystèmes. À cet égard, d'autres approches ont émergé, parmi lesquelles l'approche fonctionnelle et l'approche phylogénétique (Emerson et Gillespie, 2008; Funk et al., 2017a; McGill et al., 2006; Weiher et al., 2011).

Approche fonctionnelle : L'approche fonctionnelle des filtres écologiques repose sur l'analyse de la distribution des patrons de traits fonctionnels (Figure 2.2). Les traits fonctionnels sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques, mesurées au niveau de l'individu, qui influencent sa performance dans l'écosystème (Violle et al., 2007). Ils sont regroupés selon leur implication à chaque étape du cycle de vie de la plante : croissance, survie et reproduction.

Les plantes d'une communauté s'adaptent aux changements environnementaux tels que la sécheresse, les feux, les inondations, la salinité et l'ensablement, grâce à leurs traits fonctionnels. Par exemple, dans les milieux arides, la gestion de la pénurie d'eau passe par la réduction de la surface foliaire et l'allongement du système racinaire. Ainsi, la sélection des plantes au sein d'une communauté est opérée par les filtres écologiques au niveau des traits fonctionnels (Keddy et Laughlin, 2021). L'analyse des patrons de distribution de la valeur des traits au sein d'une communauté permet donc d'inférer les processus écologiques qui régissent l'assemblage des communautés, chaque patron de distribution de trait étant associé à une signature spécifique d'un filtre écologique (McGill et al., 2006).

Dans le cas de la sélection effectuée par les filtres abiotiques, les plantes présentent une tolérance similaire aux conditions physico-chimiques de l'environnement. Ainsi, on en déduit que la sélection opérée par les filtres abiotiques conduit à une convergence des traits fonctionnels impliqués dans la tolérance au stress au sein de la communauté (Funk et al., 2017; McGill et al., 2006).

Dans le cas de la sélection effectuée par les filtres biotiques, les plantes établissent des principes de cohabitation, notamment en favorisant la différenciation des besoins en ressources (Funk et al., 2017; McGill et al., 2006). Cette différenciation se traduit par une variation des valeurs des

traits fonctionnels. Ainsi, la sélection exercée par les filtres biotiques conduit à une divergence des traits fonctionnels entre les espèces (Funk et al., 2017; McGill et al., 2006).

Il convient cependant de noter que la convergence ou la divergence des traits peut être influencée par l'intensité de l'influence des filtres écologiques. Ainsi, lorsque l'action des filtres abiotiques est moins marquée, on observe plutôt une divergence des traits. En revanche, une convergence se produit en présence d'une forte action des filtres biotiques (Bauman, 2018).

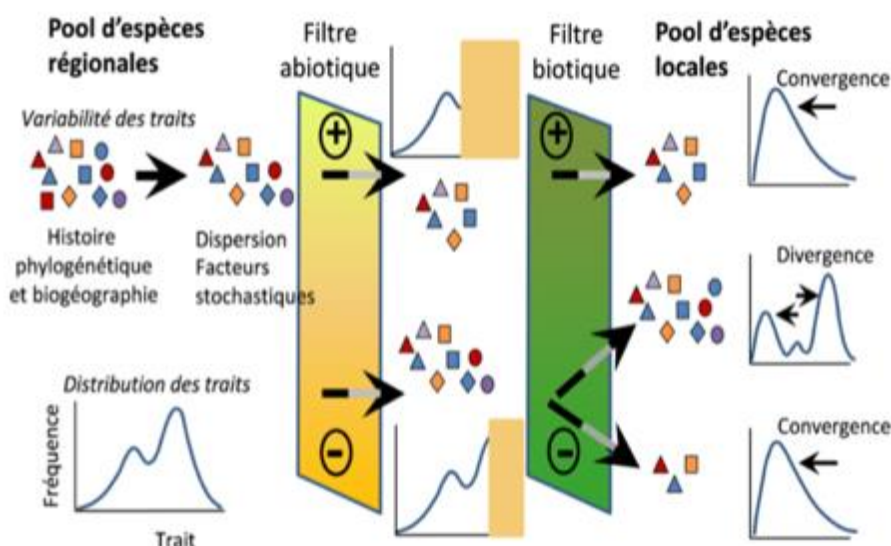


Figure 1.7

Formation de la communauté végétale locale à partir du pool régional de traits en passant par les filtres écologiques. Les signes + et - traduisent si l'action du filtre est respectivement forte ou faible. Les différentes formes représentent les traits et la couleur correspond à l'espèce. Les graphes représentent les différentes distributions des valeurs de traits associées à l'action d'un filtre. Les grands rectangles jaunes et verts sont respectivement les filtres abiotiques et les filtres biotiques.

Source : (Bauman, 2018).

L'étude des filtres écologiques par l'approche fonctionnelle se distingue par sa capacité à révéler les stratégies d'adaptation des plantes face aux variations environnementales, comme l'a souligné Grime, (1977). Ce dernier avait identifié trois catégories de plantes en fonction de leur stratégie d'adaptation aux facteurs écologiques contrôlant l'assemblage des communautés végétales (Figure 2.3) : les compétitives (C), les stress-tolérantes (S) et les rudérales (R) (Grime, 1977).

Les compétitives (C) dominent souvent dans des environnements où les ressources sont abondantes et les perturbations peu fréquentes (Grime, 1977). Ces plantes se distinguent par leur capacité à croître rapidement et à exploiter efficacement les ressources disponibles. Elles sont caractérisées par une hauteur élevée permettant une capture efficace de la lumière, une

surface foliaire spécifique (SLA- *Specific Leaf area*) modérément élevée qui indique un taux de croissance rapide, ainsi qu'un système racinaire étendu optimisant l'acquisition des nutriments (Weier et al., 1999).

Les espèces stress-tolérantes (S) sont adaptées à des conditions environnementales contraignantes, telles que des sols pauvres en nutriments, des milieux arides ou des températures extrêmes (Ricotta et al., 2023). Elles privilégient l'investissement dans la résistance au stress plutôt que dans une croissance rapide. Leurs traits fonctionnels incluent une teneur élevée en matière sèche des feuilles (LDMC – *Leaf Dry Matter Content*), indiquant des tissus robustes et durables, des racines profondes permettant d'extraire l'eau et les nutriments des couches inférieures du sol, ainsi qu'une masse de graines modérée, favorisant la survie dans des environnements difficiles (Iqbal et al., 2020a).

Les rudérales (R) se spécialisent dans la colonisation rapide des habitats perturbés, comme les sols fraîchement altérés par des perturbations naturelles ou humaines telles que les feux de forêts, les surpâturages ou les inondations (Grime, 1977). Elles se distinguent par une croissance rapide et une forte capacité à produire des graines, avec un cycle de vie court qui favorise une reproduction rapide et une production abondante de graines, associée à une capacité de dispersion efficace. Selon le schéma des stratégies d'adaptation décrit par Grime, il ressort que les filtres abiotiques jouent ainsi un rôle prédominant dans la sélection des plantes dans les milieux soumis à des stress environnementaux, comme les milieux arides, notamment les steppes. En revanche, la compétition constitue le facteur écologique clé structurant l'assemblage des communautés dans les milieux productifs. Enfin, dans les environnements perturbés, la capacité de colonisation et de dispersion devient le principal déterminant de la structuration des communautés. Bien que l'approche fonctionnelle permette d'examiner comment les traits des espèces influencent leur réponse aux filtres écologiques, elle ne prend pas en compte l'histoire évolutive des espèces ni les relations de parenté, qui peuvent également structurer les communautés. Or, les similarités fonctionnelles entre espèces peuvent résulter non seulement d'une convergence adaptative face à des conditions environnementales similaires, mais aussi d'une proximité phylogénétique. Dès lors, l'intégration d'une approche phylogénétique apparaît essentielle pour mieux distinguer l'influence de la phylogénie sur l'assemblage des communautés végétales.

Approche phylogénétique : La phylogénie étudie les liens de filiation entre les espèces (Lemey et al., 2009). L'assemblage d'une communauté végétale peut être expliqué par la phylogénie des espèces.

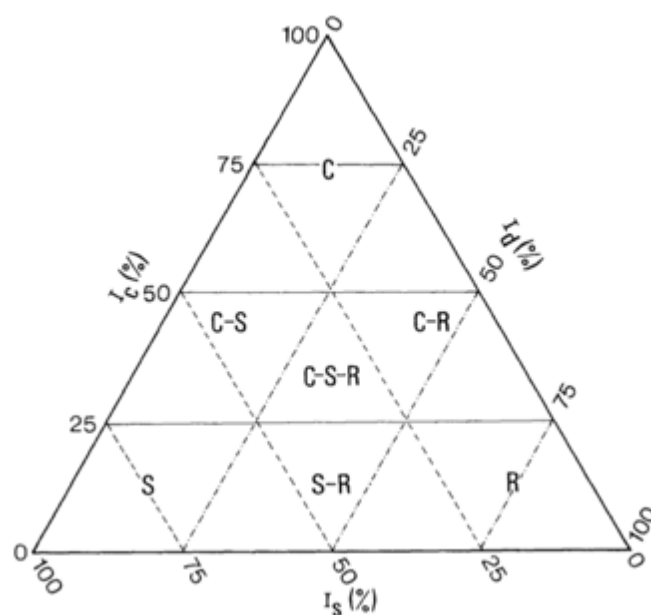


Figure 1.8

Modèle décrivant les différents équilibres entre la compétition, le stress et la perturbation dans les communautés végétales. (I_c) indique l'importance relative de la compétition (I_s) indique l'importance relative du stress (I_d) indique l'importance relative de la perturbation. C : compétitives, S : stress tolérantes et R : Rudérales.

Source : (Grime, 1977).

En effet, les espèces proches phylogénétiquement partagent des similitudes écologiques (conservatisme de la niche) et ont des exigences environnementales similaires. Ainsi, la distance phylogénétique permet de déduire l'action des filtres écologiques (Kraft et Ackerly, 2010). Une communauté phylogénétiquement regroupée reflète l'action des filtres abiotiques, tandis qu'une communauté dispersée indique l'effet des filtres biotiques (Xu et al., 2017).

Dans le contexte des steppes, les filtres écologiques peuvent être étudiés à travers l'approche fonctionnelle ou l'approche phylogénétique, en fonction des objectifs de l'étude. Si l'objectif est d'évaluer la réponse des plantes aux variations environnementales, l'approche fonctionnelle est la plus appropriée. En revanche, si l'étude vise à examiner l'influence des relations de parenté sur la structuration des communautés, l'approche phylogénétique s'avère plus pertinente. Ces deux approches ne sont pas exclusives et peuvent être combinées pour une analyse plus complète et intégrative.

Si les approches analytiques permettent d'examiner les mécanismes d'assemblage des communautés sous différents angles, leur mise en œuvre repose sur des outils statistiques robustes, nécessaires pour extraire, modéliser et interpréter les patterns écologiques. Ainsi, plusieurs cadres statistiques ont été développés en écologie des communautés afin de quantifier

l'influence des filtres écologiques, d'évaluer la structuration des communautés et de tester les hypothèses sous-jacentes aux processus d'assemblage.

1.5.2 Analyses statistiques en écologie des communautés

Jusqu'aux années 1950, en écologie des communautés, les analyses des données d'observation étaient largement descriptives (Ovaskainen et Abrego, 2020). Les conclusions étaient généralement tirées de la visualisation qualitative des mesures de la diversité, telles que les distributions de la richesse spécifique ou de l'abondance des espèces. Les premières approches de modélisation en écologie, fondées sur des méthodes d'ordination multivariée, ont émergé dans les années 1960 pour répondre à la nécessité de mieux comprendre les processus écologiques sous-jacents à la distribution des espèces dans un milieu donné. Ces travaux s'appuient notamment sur les fondements posés par Bray et Curtis (1957) et ont été approfondis plus récemment par Ovaskainen et Abrego (2020). Depuis, pour mieux relier les différentes données observées sur le terrain selon les prérogatives des théories de l'écologie des communautés, les chercheurs ont principalement eu recours à des outils statistiques.

Trois approches statistiques sont aujourd'hui couramment utilisées pour l'analyse des données en écologie des communautés : les méthodes d'ordination, les modèles de distribution des espèces (SDM-*Species distribution model*) (Minchin et Oksanen, 2015) et les modèles conjoints de distribution des espèces (JSDM- *Joint Species distribution model*) (Ovaskainen et Abrego, 2020). En complément de ces approches, certaines études utilisent également les modèles nuls, pour mettre en évidence les mécanismes sous-jacents à l'assemblage des communautés (Gotelli, 2000; Gotelli et Graves, 1996).

Les méthodes d'ordination : L'objectif général des méthodes d'ordination est de représenter la nature multivariée des données d'une communauté écologique le long d'un petit nombre d'axes représentant les tendances principales (Freitas, 2013). Cela se fait en comprimant l'information sur les occurrences et co-occurrences de nombreuses espèces en un petit nombre d'axes qui expliquent autant que possible la variation des espèces (Giraudel et Lek, 2001). Les méthodes d'ordination ont fourni aux écologistes de nouveaux outils pour relier les patterns de composition communautaire avec les variations des conditions environnementales (Kent et Ballard, 1988).

Les méthodes d'ordination peuvent être classées en deux groupes que sont : les méthodes indirectes et les méthodes directes (Ovaskainen et Abrego, 2020). Les méthodes d'ordination indirectes résument les axes de variation des données de la communautés écologiques sans tenir

compte des données environnementales (Borcard et al., 2011; Bray et Curtis, 1957; Gower, 1966; P. Legendre et Legendre, 2012). Selon Borcard et al., (2011), les premiers axes contiennent la majeure partie de l'information sur la manière dont les communautés sont structurées. Dans ces graphiques, les unités d'échantillonnage (dont les emplacements sont appelés scores de site) et les espèces (dont les emplacements sont appelés scores d'espèce) sont représentés. Les sites qui sont proches les uns des autres dans l'espace d'ordination ont tendance à avoir des communautés similaires, tandis que les espèces qui sont proches les unes des autres ont tendance à se produire dans les mêmes unités d'échantillonnage.

Les méthodes d'ordination indirecte comprennent l'analyse en composantes principales (ACP), l'analyse en correspondance principale (CA-*Correspondence Analysis*) et l'analyse non-métrique des similarités (NMDS- *Non-Metric Multidimensional Scaling*) (Borcard et al., 2011). Un progrès significatif pour la modélisation en écologie des communautés a été l'émergence des méthodes d'ordination directe, qui permettent une évaluation plus directe des effets des covariables environnementales. Les méthodes d'ordination indirecte sont descriptives, en ce sens qu'aucun test statistique n'est effectué pour évaluer la signification des structures détectées par rapport aux contraintes environnementales ou spatiales (Ovaskainen et Abrego, 2020). Cependant, en ordination directe, on peut tester les hypothèses sur la manière dont les covariables environnementales influencent la composition de la communauté, car les axes d'ordination ne montrent que la variation expliquée par les variables environnementales (c'est-à-dire contraignantes) incluses dans l'analyse (Borcard et al., 2011; Legendre et Legendre, 2012). Les méthodes directes comprennent l'analyse canonique des correspondances (ACC), l'analyse canonique des composantes principales (ACCP) et l'analyse de redondance basée sur la distance (RDA- *Redundancy Analysis*) (Legendre et Anderson, 1999).

Les méthodes d'ordination, bien qu'elles aient constitué une avancée significative dans l'analyse des données en écologie des communautés, présentent des limites majeures. Elles ne permettent pas une quantification précise de l'influence relative des variables environnementales sur la structuration des communautés écologiques (Kent et Ballard, 1988; Ovaskainen et Abrego, 2020). Par ailleurs, elles négligent les effets stochastiques associés à la dynamique spatiale et n'intègrent ni les traits fonctionnels, ni la phylogénie, ce qui restreint leur capacité à représenter fidèlement les mécanismes écologiques complexes. Pour dépasser ces limites, les écologistes des communautés s'intéressent de plus en plus à l'utilisation des modèles, notamment les modèles de distribution des espèces (SDM-*Species distribution model*) simple ou conjoint (JSDM- *Joint Species distribution model*). (Ovaskainen et Abrego, 2020).

Modèle de distribution des espèces (*Species Distribution Models*, SDM) : Les modèles de distribution d'espèces (SDM) reposent sur l'établissement d'une relation statistique entre l'abondance ou l'occurrence d'une espèce et son environnement abiotique et biotique (Guisan et al., 2017). Les étapes d'un SDM sont entre autres : (i) la définition de modèles alternatifs et leur ajustement aux données ; (ii) l'analyse de la performance du modèle; (iii) la sélection du modèle qui représente au mieux la relation entre l'environnement et la distribution de l'espèce; (iv) l'évaluation des paramètres pour comprendre les facteurs influençant la distribution de l'espèce; et finalement (v) la prédiction de l'abondance ou de l'occurrence de l'espèce (Ovaskainen et Abrego, 2020).

Les SDM peuvent être classés en deux grandes catégories (Ovaskainen et Abrego, 2020) : les modèles simples (SDM simples), qui modélisent les distributions de chaque espèce indépendamment (Rathore et Sharma, 2023), et les modèles conjoints de distribution d'espèces (*Joint Species Distribution Models*, JSDM), qui intègrent simultanément l'ensemble des espèces dans un cadre de modélisation commun (Warton et al., 2015). Les SDM simples ont été initialement conçus pour répondre à des questions écologiques centrées sur une seule espèce, tandis que les JSDM permettent une analyse approfondie des communautés, prenant en compte les interactions potentielles entre espèces et leur réponse collective aux variations environnementales (Tikhonov et al., 2020a).

La littérature propose plusieurs cadres statistiques pour la modélisation de la distribution des espèces, qu'il s'agisse d'approches focalisées sur une seule espèce ou d'approches intégrant plusieurs espèces simultanément. Le Tableau 1.2, issu des travaux d'Ovaskainen et Abrego, (2020) synthétise ces cadres statistiques. Même si la plupart des SDM sont corrélatifs, il est souhaitable de les relier autant que possible aux processus d'assemblage sous-jacents (Shitikov et al., 2022). Dans ce contexte, les hypothèses structurelles derrière les SDM peuvent être vues comme des hypothèses sur la structuration des communautés écologiques entre autres les filtres abiotiques, les filtres biotiques et la dispersion (Warton et al., 2015).

Dans le contexte des milieux arides, les SDM représentent des outils efficaces pour étudier les processus écologiques sous-jacents à la structure des communautés. Grâce à leur capacité à intégrer différents types de données, ils permettent d'analyser simultanément l'influence de multiples facteurs écologiques impliqués dans l'assemblage des communautés, ce qui est particulièrement pertinent dans ces environnements où la structuration des communautés est régie par diverses contraintes écologiques, qu'elles soient biogéographiques (isolement des

écosystèmes, barrières naturelles), abiotiques (aridité, températures extrêmes, disponibilité en nutriments) ou biotiques (compétition interspécifique, herbivorie)(Zheng et al., 2022).

Les modèles nuls : Un modèle nul peut être défini comme un modèle générateur des patrons aléatoires, basé sur la randomisation de données écologiques provenant d'une distribution connue ou imaginée (Gotelli et Graves, 1996). Ce modèle formalise une hypothèse nulle spécifique en écologie : *"Les hypothèses nulles envisagent la possibilité que rien ne se soit produit, qu'un processus n'ait pas eu lieu ou qu'un changement n'ait pas été causé par un facteur d'intérêt (Perronne et al., 2017a).* En écologie des communautés, les modèles nuls constituent des outils méthodologiques fondamentaux pour évaluer l'influence des processus écologiques susceptibles de structurer la composition et/ou l'organisation des communautés (May et al., 2013). Ces modèles permettent de confronter les patrons observés au sein des communautés à des patrons générés aléatoirement sous des hypothèses spécifiques, offrant ainsi un cadre rigoureux pour identifier et quantifier les mécanismes sous-jacents (Perronne et al., 2017). Dans le cadre de l'approche fonctionnelle de l'assemblage des communautés, telle que décrite dans la littérature, chaque processus écologique est associé à une signature caractéristique dans la distribution des traits fonctionnels (Weiher et Keddy, 1995). Par exemple, le filtrage environnemental se traduit généralement par une convergence des traits, tandis que l'exclusion compétitive induit une divergence des traits. L'application des modèles nuls consiste alors à comparer les indices statistiques reflétant ces dynamiques de convergence et de divergence observées avec ceux obtenus à partir des simulations aléatoires des modèles nuls. Le choix des indices pour quantifier la convergence et la divergence des traits, ainsi que des tests statistiques adaptés pour évaluer la significativité des écarts entre les patrons observés et simulés, est d'une importance capitale (May et al., 2013). Ces choix méthodologiques doivent non seulement refléter les hypothèses sous-jacentes aux processus étudiés, mais également garantir la robustesse et la pertinence des résultats. À cet effet, il est essentiel de sélectionner les indices qui permettront de bien représenter le processus écologique étudié et de choisir les tests statistiques appropriés pour comparer les patrons.

Sélection des indices statistiques. Dans la littérature, de nombreux indices ou métriques statistiques sont utilisés pour analyser les mécanismes d'assemblage des communautés végétales. La revue menée par Perronne et al., (2017) sur le choix de ces métriques, montre que la dominance compétitive (ou exclusion compétitive) est plus fréquemment détectée à l'aide de métriques de chevauchement fonctionnel, permettant de caractériser la dispersion des traits.

Tableau 1. 2**Listes des cadres statistiques utilisés pour les SDM et JSDM**

Source : (Ovaskainen et Abrego, 2020)

SDM simple	Reference
<i>Boosted regression trees</i> (BRT)	Fick et al. (2017)
<i>Generalised additive model</i> (GAM)	Wood (2017)
<i>Generalised linear model</i> (GLM)	R Development Core Team (2019)
<i>Gradient nearest neighbour</i> (GNN)	Crookston & Finley (2008)
<i>Maximum-entropy approach</i> (MaxEnt)	Phillips et al. (2006)
<i>Multivariate adaptive regression spline</i>	Milborrow (2017)
JDSM	
<i>Bayesian community ecology analysis</i> (BC)	Golding & Harris (2015)
<i>Bayesian ordination and regression analysis</i> (BORAL)	Hui (2016)
<i>Generalised joint attribute modelling</i> (GJAM)	Clark et al. (2017)
<i>Hierarchical modelling of species communities</i> (HMSC)	Ovaskainen et al. (2017)
<i>Multivariate stochastic neural network</i> (MISTN)	Harris (2015)
<i>Species archetype model</i> (SAM)	Hui et al. (2013)

Parmi ces métriques, on retrouve le kurtosis, le SDNN (*Standard Deviation of Nearest Neighbor Distances*) et le SDNNr (version standardisée du SDNN) ([Kraft et Ackerly, 2010](#)). En revanche, le filtrage environnemental est généralement identifié grâce à des métriques traduisant la richesse fonctionnelle et mesurant la distribution des valeurs par rapport à la moyenne, telles que la variance et l'étendue.

Sélection des tests statistiques. Malgré l'utilisation généralisée des modèles nuls au cours des dernières décennies, deux approches principales sont couramment employées pour tester la signification des écarts entre les valeurs observées et attendues des indices fonctionnels : l'évaluation directe des *p*-valeurs et l'utilisation de statistiques résumées. La *p*-valeur est

obtenue à partir de la position des statistiques observées dans la distribution nulle générée par des permutations, tandis que les statistiques *résumées* incluent des mesures telles que la taille de l'effet standardisée (SES-*Standard effect size*), les intervalles de confiance, la moyenne ou la médiane des métriques nulles, ou encore des tests comme le χ^2 ou Kolmogorov-Smirnov (Perronne et al., 2017a).

Controverse sur l'utilisation des modèles nuls. Le débat sur les modèles nuls était essentiellement fondé sur leur capacité à détecter l'influence de la compétition interspécifique dans la structuration des communautés. Certains écologistes, défenseurs des modèles nuls, comme Connor et Simberloff, (1979) ont utilisé cet outil pour remettre en question le cadre de la théorie de la compétition, affirmant que les modèles basés sur la compétition pourraient être biaisés et que les structures observées dans les communautés peuvent souvent être expliquées par des processus indépendants, tels que le filtrage environnemental. Les défenseurs de la théorie de la compétition, notamment Diamond et Gilpin, (1982), ont rétorqué que les modèles nuls sont fondamentalement biaisés et intrinsèquement incapables de détecter les interactions biotiques. Ces dernières années, les avancées méthodologiques dans l'analyse des mécanismes d'assemblage ont considérablement renforcé la capacité des modèles nuls à détecter l'influence de l'exclusion compétitive sur la structuration des communautés. Ces progrès incluent l'intégration de modèles multi-échelles, l'utilisation de métriques robustes (comme le SDNN et le SES), ainsi que l'amélioration des algorithmes de randomisation (Perronne et al., 2017). Ces avancées méthodologiques ont contribué à dissiper les controverses, positionnant les modèles nuls comme un outil clé pour l'analyse combinée des processus écologiques sous-jacents à l'assemblage des communautés.

1.6 Synthèse de la revue de littérature

Cette revue de littérature a montré que :

- 1) L'écologie des communautés vise à comprendre les mécanismes d'assemblage. Deux théories principales expliquent ces mécanismes : la théorie de la niche, qui met en avant le rôle des processus déterministes, tels que les interactions biotiques et les contraintes environnementales, et la théorie neutre, qui repose sur des processus stochastiques comme la dispersion et l'extinction.
- 2) Des cadres synthétiques, comme la méta-communautés, la théorie de Vellend et le cadre des filtres écologiques, intègrent ces théories pour fournir une compréhension globale.

Cependant dans les milieux arides, notamment les steppes, les filtres écologiques apparaissent comme un cadre synthétique plus pertinent pour expliquer la structuration des communautés influencées par l'aridité, la topographie, les propriétés des sols, l'ensablement ainsi que des interactions comme la compétition et l'herbivorie.

- 3) Pour étudier les filtres écologiques, on peut utiliser l'approche fonctionnelle, basée sur l'analyse des traits des espèces, ainsi que l'approche phylogénétique. L'approche fonctionnelle se distingue par sa capacité à généraliser les principes et à identifier les stratégies d'adaptation des plantes.
- 4) Enfin, les modèles de distribution des espèces (SDM) et les modèles nuls constituent des cadres statistiques indispensables pour relier les observations aux cadres théoriques, car ils permettent d'analyser simultanément l'effet des filtres abiotiques et biotiques, des traits fonctionnels et des relations phylogénétiques sur l'assemblage des communautés.

2. MECANISMES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES DANS LES STEPPES ALGERIENNES : ANALYSE CRITIQUE DE LA LITTERATURE

Après avoir établi un état de l'art général sur les mécanismes d'assemblage, il est essentiel d'examiner la littérature scientifique existante relative à leur application aux steppes algériennes afin d'évaluer l'état des connaissances, d'identifier les lacunes et de préciser les objectifs spécifiques de cette thèse. À cette fin, une méta-analyse de 55 articles scientifiques portant directement ou indirectement sur les filtres écologiques a été réalisée. Celle-ci s'articule autour de quatre axes : les types de filtres écologiques étudiés, les approches analytiques et statistiques employées, les échelles d'analyse considérées, ainsi que l'évaluation du taxon le plus étudié. L'analyse de ce dernier aspect permettra de mieux orienter la recherche vers les espèces d'intérêt pour la réhabilitation des steppes. L'examen de ces éléments vise à synthétiser les connaissances actuelles et à mettre en évidence les principales lacunes, contribuant ainsi à orienter les perspectives de recherche.

2.1 Méthode

La méta-analyse couvre les études réalisées entre 2010 et 2023 portant sur les filtres écologiques ou sur l'influence de facteurs écologiques (climatiques, édaphiques, topographiques, biotiques, ou liés au pâturage) sur la dynamique de la couverture végétale et la composition spécifique steppes algériennes.

2.1.1 Inventaire des articles

Pour identifier les articles pertinents, une campagne d'inventaire a été menée sur des plateformes d'articles en accès libre, telles que *Google Scholar*, *ScienceDirect* et *SpringerLink*. Les mots-clés d'inclusion ont été choisis sur la base des connaissances apportées par la revue de littérature sur les filtres écologiques, à la fois de manière générale et spécifiquement pour les milieux arides (Voir Chapitre 1 section 1.3.3 et 1.4) :

```
("filters ecological" OR "community assembly") AND ("steppes" OR "rangeland" OR "semi-arid") AND "Algeria"
```

Cependant, cette requête initiale n'a produit aucun résultat pertinent. Par conséquent, une stratégie de recherche plus ciblée a été adoptée en partitionnant les requêtes selon les catégories de filtres écologiques définies dans la revue de littérature générale (Voir Chapitre 1 section 1.33 et 1.4) :

- a) Facteurs édaphiques : ("Soil properties" OR "soil parameters" OR "edaphic parameters") AND ("plant composition" OR "plant diversity" OR "vegetation cover" OR "Plant diversity") AND ("steppe" OR "semi-arid" OR "rangeland") AND "Algeria"
- b) Facteurs climatiques : ("Rainfall" OR "Drought") AND ("plant composition" OR "plant diversity" OR "vegetation cover" OR "diversity") AND ("steppe" OR "semi-arid" OR "rangeland") AND "Algeria"
- c) Facteurs topographiques : ("Elevation" OR "Slope" OR "Exposure") AND ("plant composition" OR "plant diversity" OR "vegetation cover" OR "diversity") AND ("steppe" OR "semi-arid" OR "rangeland") AND "Algeria"
- d) Facteurs biotiques : ("Competition" OR "Grazing") AND ("plant composition" OR "plant diversity" OR "vegetation cover" OR "diversity") AND ("steppe" OR "semi-arid" OR "rangeland") AND "Algeria"
- e) Traits fonctionnels et phylogénie : ("Traits" OR "Phylogeny") AND ("plant composition" OR "plant diversity" OR "vegetation cover" OR "diversity") AND ("steppe" OR "semi-arid" OR "rangeland") AND "Algeria"

2.1.2 Synthèse des articles et présentation

Cette stratégie a permis d'identifier 55 articles traitant directement ou indirectement des influences des processus écologiques. Pour chacun des articles, les informations suivantes ont été extraites : Nom des auteurs, Année de publication, Commune ou région d'étude en Algérie, Objectifs de l'étude, Filtres écologiques étudiés, Approches analytiques utilisées, Méthodes statistiques appliquées, Échelles d'étude, Plantes étudiées. Les données extraites ont été synthétisées et analysées sous forme d'histogrammes afin d'évaluer les tendances

2.2 Résultats

2.2.1 Filtres écologiques étudiés dans les steppes algériennes

L'analyse des filtres écologiques étudiés dans les steppes algériennes montre que ces derniers sont majoritairement examinés en combinaison. Cependant, quelques études isolées ont exploré des facteurs individuels. La Figure 2.1(a) illustre la fréquence des combinaisons de filtres écologiques dans les études. La combinaison la plus couramment étudiée est celle des facteurs climatiques et du pâturage (27 %), suivie des facteurs climatiques et du sol (16 %). D'autres combinaisons incluent le pâturage et le sol (13 %). Les combinaisons moins fréquentes incluent

le climat-pâturage-ensablement-pâturage (5,6 %). Enfin, des combinaisons marginales telles que climat-ensablement, climat-sol-topographie, et sol-topographie représentent 1,9 % des cas.

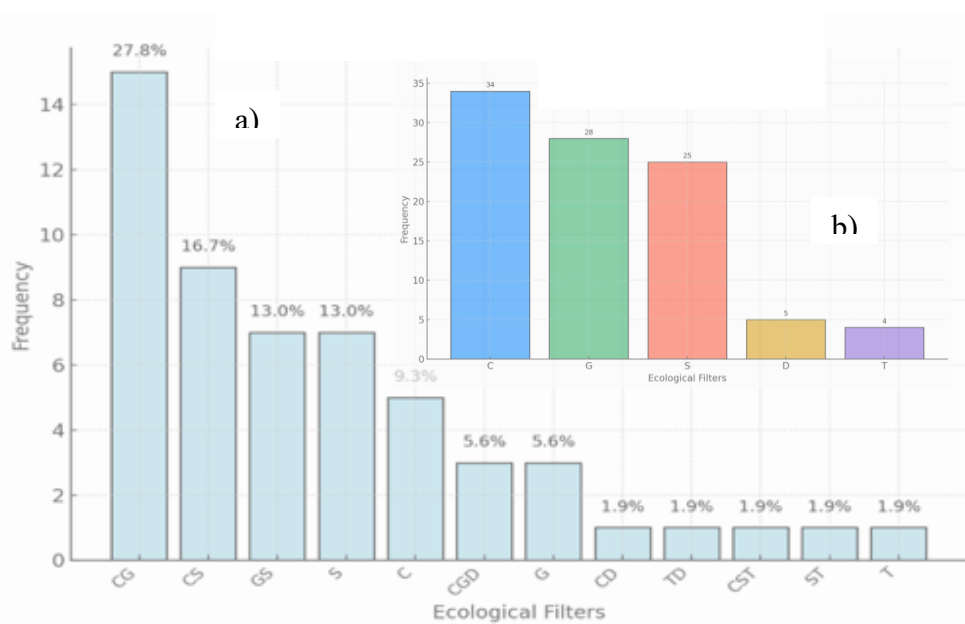


Figure 2.1

Fréquence des combinaisons filtres écologiques (a) et répartition des filtres écologiques individuels (b) dans les 55 articles analysés. Abréviation : C : Climate (Climat), G : Grazing (Pâturage), S : Soil (Sol), D: Sand (Sable), T: Topography (Topographie)

L'analyse des filtres écologiques individuels (Figure 2.1(b)) révèle que le climat est le facteur le plus étudié (34 %), suivi du pâturage (28 %), des propriétés du sol (25 %), de l'ensablement (5 %) et enfin de la topographie (4 %). Ces résultats indiquent que les principaux facteurs pris comme hypothèses pour expliquer la structuration des steppes algériennes sont le climat, le pâturage et les propriétés édaphiques. Par ailleurs, il est important de noter qu'aucun article n'a exploré le rôle de la compétition en tant que filtre écologique.

2.2.2 Approches analytiques et méthodes statistiques

Les résultats de cette méta-analyse indiquent (Figure 2.2 (a)) que l'approche analytique la plus couramment utilisée est l'approche taxonomique (83,6 %), suivie de l'approche fonctionnelle (14,8 %) et de l'approche phylogénétique (1,6 %). Ces résultats suggèrent que l'accent est porté davantage sur l'identité des espèces que sur leur fonction. L'analyse des méthodes statistiques (Figure 2.2(b)) employées montre que les méthodes d'ordination sont prédominantes (51,9 %), suivies des tests de comparaison (25,9 %), des modèles linéaires (18,5 %), et enfin des analyses spatiales (3,7 %). Ces résultats indiquent une absence totale d'utilisation des approches basées

sur les modèles SDM (*Species Distribution Models*) et JSDM (*Joint Species Distribution Models*).

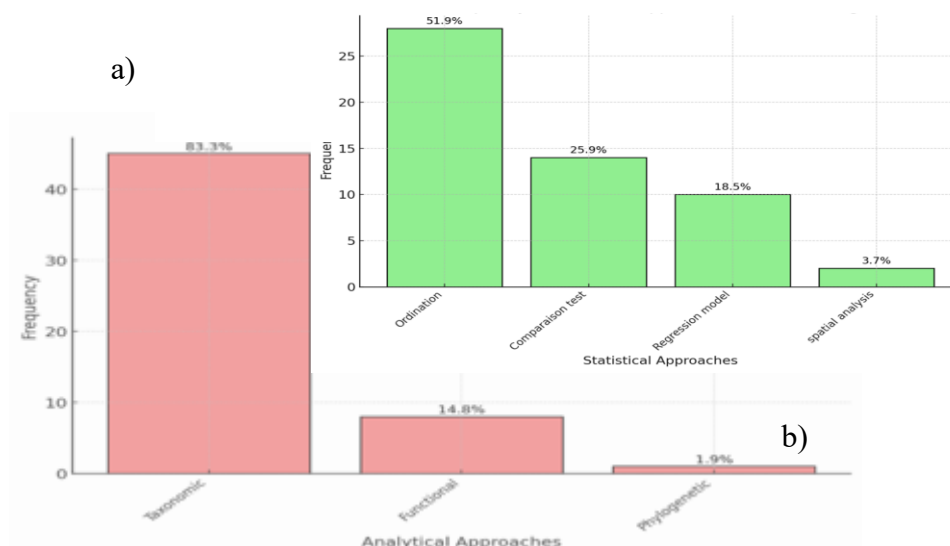


Figure 2.2
Fréquence des approches analytiques (a) et méthodes statistiques (b) dans les 55 Articles analysés

2.2.3 Échelles d'études et plantes étudiées

L'analyse des informations sur les échelles d'étude révèle (Figure 2.3(a)) que 61 % des études ont été menées à l'échelle régionale, tandis que seulement 39 % se concentrent sur une échelle locale. Par ailleurs, les résultats montrent (Figure 2.3(b)) que l'espèce végétale la plus étudiée est *Stipa tenacissima*.

2.3 Discussion : Problématique de la thèse

L'analyse des résultats obtenus de cette méta-analyse met en évidence trois principales lacunes dans l'étude des mécanismes écologiques des steppes algériennes :

2.3.1 L'influence de la compétition

Selon le cadre théorique des filtres écologiques décrit dans la revue de littérature, deux catégories de filtres principaux sont actifs à l'échelle locale : les filtres abiotiques et les filtres biotiques, notamment la compétition (Lortie et al., 2004). Cependant, nos résultats basés sur l'analyse de 55 articles publiés entre 2010 et 2023 montrent qu'aucun de ces travaux n'a abordé explicitement l'influence de la compétition sur la structuration des steppes. Bien qu'il soit établi que dans les milieux arides, le filtrage abiotique domine souvent (Grime, 1977), plusieurs

études suggèrent que la compétition peut également jouer un rôle important. Par exemple, les travaux de [Wang et al., \(2021\)](#) ont montré que l'intensité de la compétition peut augmenter le long d'un gradient de désertification, indiquant que ce processus pourrait s'intensifier dans des conditions environnementales de plus en plus contraignantes.

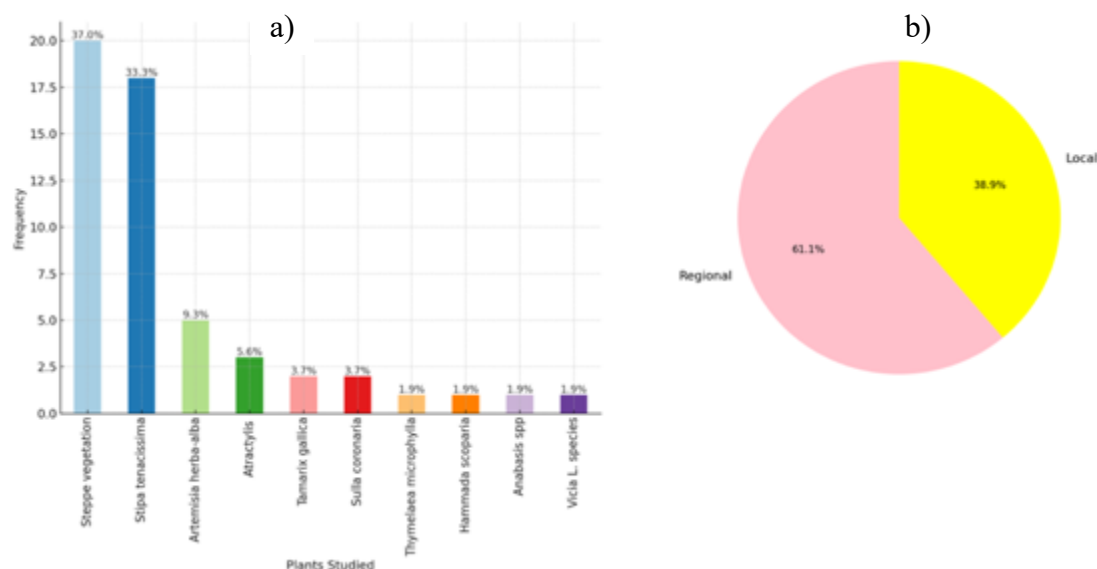


Figure 2.3
Fréquence des différentes espèces (a) et de l'échelle d'étude (b) dans les 55 Articles analysés.

Dans le contexte de l'aridification croissante des steppes algériennes, il est donc pertinent d'évaluer le rôle de la compétition en tant que filtre écologique. Par ailleurs, ces résultats indiquent également que les facteurs les plus étudiés sont les facteurs climatiques, le pâturage et le sol. Bien que ces éléments soient essentiels, l'influence de l'ensablement et des caractéristiques topographiques devrait être intégrée dans une approche unifiée afin de quantifier la contribution relative de chaque filtre, comme le recommandent [Ovaskainen et Abreco, \(2020\)](#).

2.3.2 Les approches analytiques et statistiques limitées

Les résultats de la métaanalyse révèlent que l'approche taxonomique est la plus utilisée (83,3 %). Cependant, la littérature générale souligne plusieurs limites inhérentes à cette approche ([Duan et al., 2017](#); [Laughlin et al., 2012](#)), notamment son incapacité à généraliser les principes écologiques au-delà des zones étudiées. Cette limitation constitue un obstacle à la standardisation des principes et à leur application dans les stratégies de conservation à l'échelle de l'ensemble des steppes algériennes. En outre, cette approche ne répond pas aux questions

fondamentales concernant les réponses des plantes aux variations environnementales, ni aux stratégies d'adaptation des espèces, qui sont pourtant des enjeux cruciaux dans le cadre de la végétalisation. Dans ce contexte, l'adoption d'une approche fonctionnelle permettrait d'acquérir de nouvelles connaissances généralisables sur les stratégies d'adaptation des plantes face aux variations environnementales. De plus, ces résultats montrent que les méthodes d'ordination (directes et indirectes) sont les plus couramment utilisées (51,9 %). Toutefois, ces méthodes ne permettent pas de quantifier l'influence relative de chaque filtre écologique (Ovaskainen et Abrego, 2020). Elles ne prennent pas non plus en compte les phénomènes de co-occurrence, les traits fonctionnels ou la phylogénie, ce qui limite la compréhension holistique des mécanismes d'assemblage dans les steppes algériennes. Un cadre statistique, comme les JSDM, intégrant l'ensemble des filtres écologiques potentiellement impliqués dans les mécanismes d'assemblage offrirait une compréhension plus holistique de la structuration des steppes.

2.3.3. Prépondérance des études sur une seule espèce végétale

Les résultats de cette étude indiquent que *Stipa tenacissima* est l'espèce la plus étudiée, révélant ainsi une redondance dans la littérature. Cette focalisation limite l'élaboration de stratégies globales de conservation et de lutte contre la désertification (Halima Slimani et Aidoud, 2018). Dans une approche plus pragmatique, il devient nécessaire de s'intéresser aux espèces ayant remplacé *Stipa tenacissima* et présentant une meilleure adaptation aux conditions environnementales actuelles (Slimani et Aidoud, 2018). Par exemple, des études sur *Atractylis serratuloides* ou *Thymelaea microphylla* permettraient d'évaluer leur potentiel dans les efforts de réhabilitation et de gestion durable des steppes.

2.4 Objectifs spécifiques de la thèse

Les observations sur l'absence de régénération des plantes dans les zones mises en défense et la dégradation d'*Atractylis canescens*, malgré sa tolérance au stress hydrique dans les programmes de végétalisation des steppes, soulèvent des interrogations sur les facteurs influençant l'installation et la survie des plantes dans les steppes algériennes. Dans ce contexte, cette thèse vise à approfondir les connaissances sur l'assemblage des communautés végétales dans ces écosystèmes. À la suite de cette méta-analyse, dont l'objectif était d'établir un état des connaissances sur ce sujet dans les steppes algériennes, plusieurs limites ont été mises en évidence. Les recherches existantes restent limitées par l'absence d'études mettant en lumière

l'influence de la compétition, l'utilisation prédominante de l'approche taxonomique comme cadre analytique, la forte prévalence des méthodes d'ordination et la concentration des études sur *Stipa tenacissima*. Ces lacunes entravent non seulement la compréhension des mécanismes d'assemblage des communautés végétales, mais aussi l'élaboration de stratégies de conservation adaptées aux réalités écologiques des steppes algériennes. Afin de combler ces manques, cette thèse s'articule autour de trois objectifs spécifiques, visant à approfondir la compréhension des mécanismes d'assemblage des communautés végétales dans les steppes algériennes, avec un focus particulier sur la région d'El Bayadh.

2.4.1 Mise en évidence de l'influence de la compétition dans l'assemblage de communautés des steppes algériennes.

Le premier objectif spécifique, à visée exploratoire, consiste à mettre en évidence les principales catégories de filtres écologiques structurant les communautés végétales en évaluant l'importance relative du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive. Cette analyse permettra de mieux caractériser les forces écologiques sous-jacentes à l'organisation des communautés et d'identifier celle qui exerce une influence prédominante. De plus, elle permettra d'évaluer la structure fonctionnelle des communautés végétales des steppes algériennes.

2.4.2 Quantifier l'influence relatives des filtres écologiques

Après avoir évalué l'influence du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive, le deuxième objectif spécifique consistera à mener une analyse approfondie de l'influence relative de chaque filtre écologique. Cette analyse intégrera les facteurs abiotiques (paramètres climatiques, caractéristiques édaphiques, ensablement, topographie) et biotiques (compétition, pâturage). L'enjeu sera d'évaluer si, au-delà de l'aridité et du pâturage – souvent considérés comme les principaux filtres écologiques de l'assemblage des communautés végétales des steppes algériennes – d'autres facteurs jouent également un rôle significatif. Par ailleurs, cet objectif permettra d'examiner le rôle des traits fonctionnels et des relations phylogénétiques dans la réponse des plantes aux variations environnementales. Il permettra également d'identifier les stratégies d'adaptation développées par les espèces face aux contraintes de leur milieu.

2.4.3 Évaluation de l'adaptation des espèces face aux dynamiques environnementales futures.

Enfin, le troisième objectif spécifique portera sur l'évaluation des réponses adaptatives des plantes face aux dynamiques environnementales futures. Plus précisément, cette analyse se focalisera sur la capacité d'*Atractylis serratuloides* à s'adapter aux scénarios climatiques extrêmes. Cette approche permettra d'évaluer le potentiel adaptatif de cette espèce et d'identifier son rôle clé dans les stratégies de réhabilitation des steppes.

Les objectifs spécifiques seront développés à travers les chapitres suivants :

Chapitre 4 : Influence du filtrage de l'environnement et de l'exclusion compétitive sur l'assemblage des communautés de la steppe d'El Bayadh (Algérie).

Dans ce chapitre, l'objectif est de mettre en évidence l'influence du filtrage environnemental et de la compétition dans l'assemblage des communautés de la steppe d'El Bayadh en analysant les patrons de distribution des traits fonctionnels dans cette région.

- **Hypothèse :** Dans les steppes de la région d'El Bayadh, le filtrage environnemental joue un rôle prédominant par rapport à la compétition dans les processus d'assemblage des communautés végétales. Autrement dit, la convergence des traits fonctionnels est significative, tandis que leur divergence ne l'est pas.

Chapitre 5 : Utilisation des modèles conjoints de distribution des espèces (JSDM) pour quantifier l'influence relative des filtres écologiques dans l'assemblage des communautés de la steppe d'El Bayadh (Algérie).

L'objectif de ce chapitre est de quantifier l'influence relative des différents filtres écologiques dans les steppes d'El Bayadh (Algérie) (les variables climatiques, édaphiques, topographiques, l'ensablement, l'exclusion du pâturage et la compétition) en utilisant le HMSC (*Hierarchical Modelling of Species Communities*) comme cadre statistique intégratif.

- **Hypothèse :** Dans les steppes de la région d'El Bayadh, les paramètres topographiques et l'ensablement contribuent à l'assemblage des communautés végétales dans des proportions similaires à celles des facteurs climatiques, édaphiques et du pâturage. Cette influence comparable se traduirait par des proportions de variance de l'occurrence de la

végétation expliquée équivalentes entre ces différentes variables environnementales dans le cadre du modèle HMSC.

Chapitre 6 : Modélisation de la distribution spatiale d'*Atractylis serratuloides* dans la steppe d'El Bayadh (Algérie) sous différents scénarios de changement climatique.

Dans ce chapitre l'objectif est de modéliser la distribution spatiale et temporelle de l'*Atractylis serratuloides* sous différents scénarios de changement climatique, afin d'évaluer son potentiel dans la réhabilitation des steppes par végétalisation.

- **Hypothèse** : *Atractylis serratuloides* conservera sa présence sous différents scénarios de changement climatique. Cette stabilité se traduira par une probabilité d'occurrence relativement constante à travers les divers scénarios climatiques modélisés.

En répondant à ces objectifs, cette thèse contribuera non seulement à une meilleure compréhension des mécanismes d'assemblage des communautés végétales en milieu aride, mais aussi à l'amélioration des stratégies actuelles de conservation et de restauration des steppes en Algérie, notamment en affinant les approches fondées sur la mise en défense et la végétalisation.

Afin d'atteindre ces objectifs spécifiques, une approche méthodologique intégrative a été adoptée, basée sur l'analyse statistique de données écologiques empiriques. Celle-ci combine l'étude des données d'occurrence de la végétation, des variables environnementales, des traits fonctionnels et des données phylogénétiques.

3. APPROCHE MÉTHODOLOGIQUE

Ce chapitre présente le cadre méthodologique adopté dans cette thèse. Comme discuté au Chapitre 1 (Section 1.5), les écologistes recourent de plus en plus à des cadres statistiques intégratifs, tels que les modèles de distribution des espèces (SDM), pour analyser les mécanismes d'assemblage des communautés. Ces approches exploitent des données empiriques ou expérimentales. Les données expérimentales peuvent être acquises en laboratoire ou sur le terrain. Bien que ces données permettent un contrôle rigoureux des variables indépendantes, facilitant ainsi le test précis des hypothèses (Gotelli et Graves, 1996), cette précision se fait au détriment du réalisme écologique, limitant l'applicabilité des résultats aux communautés naturelles (Perronne et al., 2017). De plus, les expériences in situ posent des contraintes logistiques et méthodologiques, notamment la difficulté d'isoler un facteur unique (Gotelli et Graves, 1996). Face à ces limitations, la collecte de données empiriques constitue une alternative méthodologique pertinente (Ovaskainen et Abrego, 2020). Fondée sur l'observation directe sur le terrain, l'analyse de ces données permet d'inférer les mécanismes sous-jacents à la dynamique des communautés dans leur contexte écologique naturel, tout en intégrant la complexité des interactions et des gradients environnementaux. De plus, sur le plan logistique, cette approche présente des contraintes moins restrictives que l'expérimentation in situ (Ovaskainen et Abrego, 2020). Dans cette perspective, cette thèse repose sur l'acquisition empirique des données et leur analyse à l'aide de cadres statistiques intégratifs, en adoptant une approche fonctionnelle conforme aux recommandations de la littérature existante. Dans la suite de ce chapitre, nous présenterons le site d'étude, les différentes données collectées ainsi que les méthodes employées pour leur acquisition. Enfin, nous détaillerons les analyses statistiques utilisées pour répondre à chaque objectif spécifique de cette recherche.

3.1 Présentation de la zone d'étude.

La zone d'étude est située au nord de la région d'El Bayadh ($33^{\circ}30'-34^{\circ}28'N$, $00^{\circ}10'W-01^{\circ}06'E$, figure 3.1 (c)). Elle est caractérisée par des altitudes variant entre 900 m et 1400 m (Dellaoui, 2016). Les précipitations y sont faibles, avec des pics enregistrés au printemps et en automne, pour une moyenne annuelle de 250 mm entre 1990 et 2020 (Bouregaa, 2023). La température moyenne annuelle est de 18 °C, avec des minima hivernaux atteignant -0,9 °C et des maxima estivaux de 36,7 °C (Oubadi et al., 2024). L'étude des filtres écologiques est pertinente dans cette région, compte tenu des changements écologiques observés au cours des dernières décennies.

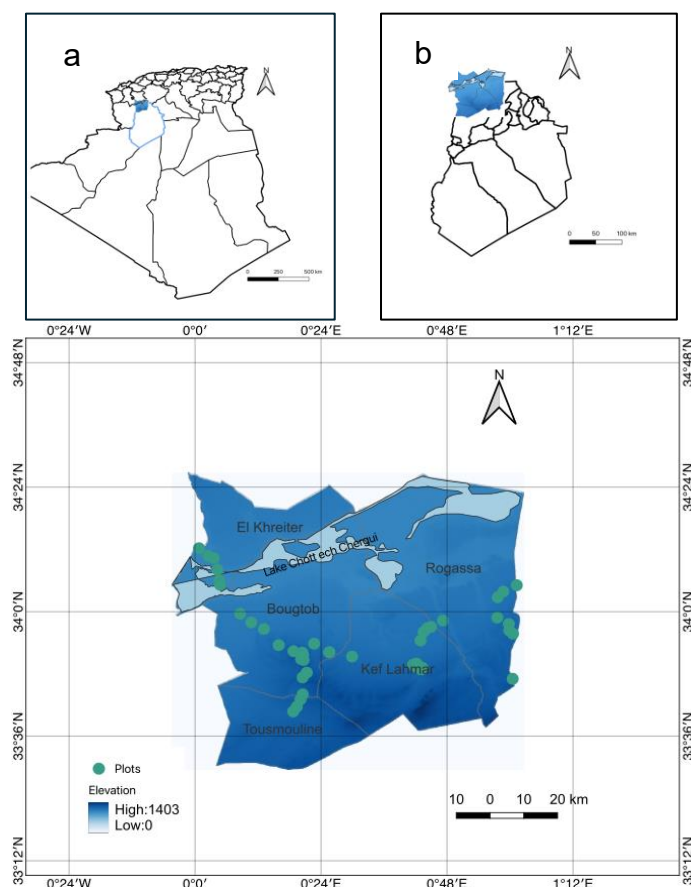


Figure 3.1
Zone d'étude. a) Algérie. b) Région d'El Bayadh.

En effet, l'analyse des tendances climatiques et écologiques (Figure 3.2 et Figure 3.3), menée à l'aide de Google Earth Engine (<https://earthengine.google.com/platform/>), une plateforme d'analyse géospatiale basée sur le cloud. Cet outil permet le traitement et la visualisation de vastes ensembles de données environnementales à différentes échelles, du local au global. Cette analyse a mis en évidence des variations des précipitations annuelles dans la zone d'étude. Cette variation se caractérise par une diminution des précipitations entre 1990 et 1998, une augmentation entre 2000 et 2010, puis une nouvelle diminution entre 2010 et 2017 (Figure 3.2). En outre, les températures maximales ont connu une augmentation, passant d'une moyenne annuelle de 30 °C en 1990 à 32 °C en 2020 reflétant ainsi une tendance croissante à l'aridification dans la zone steppique de la région (Figure 3.2). Par ailleurs, l'évaluation de l'évolution de l'indice de végétation (*NDVI*) et de l'Indice de Surface Foliaire (*LAI-Leaf area index*) – indicateurs respectifs de la couverture et de la densité de la végétation – a révélé une diminution notable entre 2014 et 2020 (Figure 3.3). Ces résultats mettent en évidence une

aridification croissante de la zone, accompagnée d'une dégradation écologique des steppes dans la région.

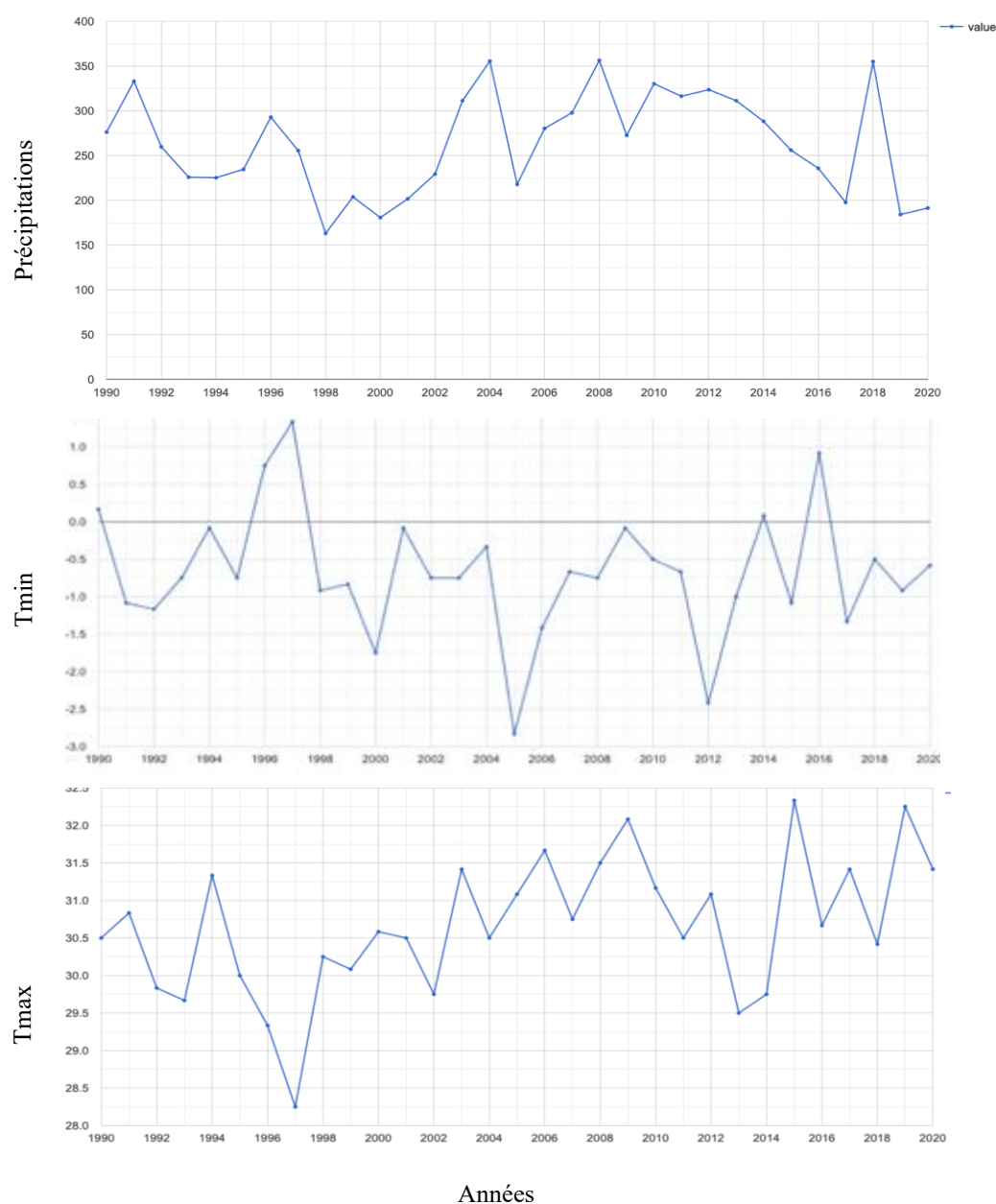


Figure 3.2

Évolution du climat de la région steppique d'El Bayadh entre 1990 et 2020.

Abréviations : Tmin : Température minimale, Tmax : Température maximale

Ils montrent également l'importance d'approfondir la compréhension des processus écologiques à l'œuvre afin de développer des stratégies de conservation adaptées aux changements environnementaux actuels

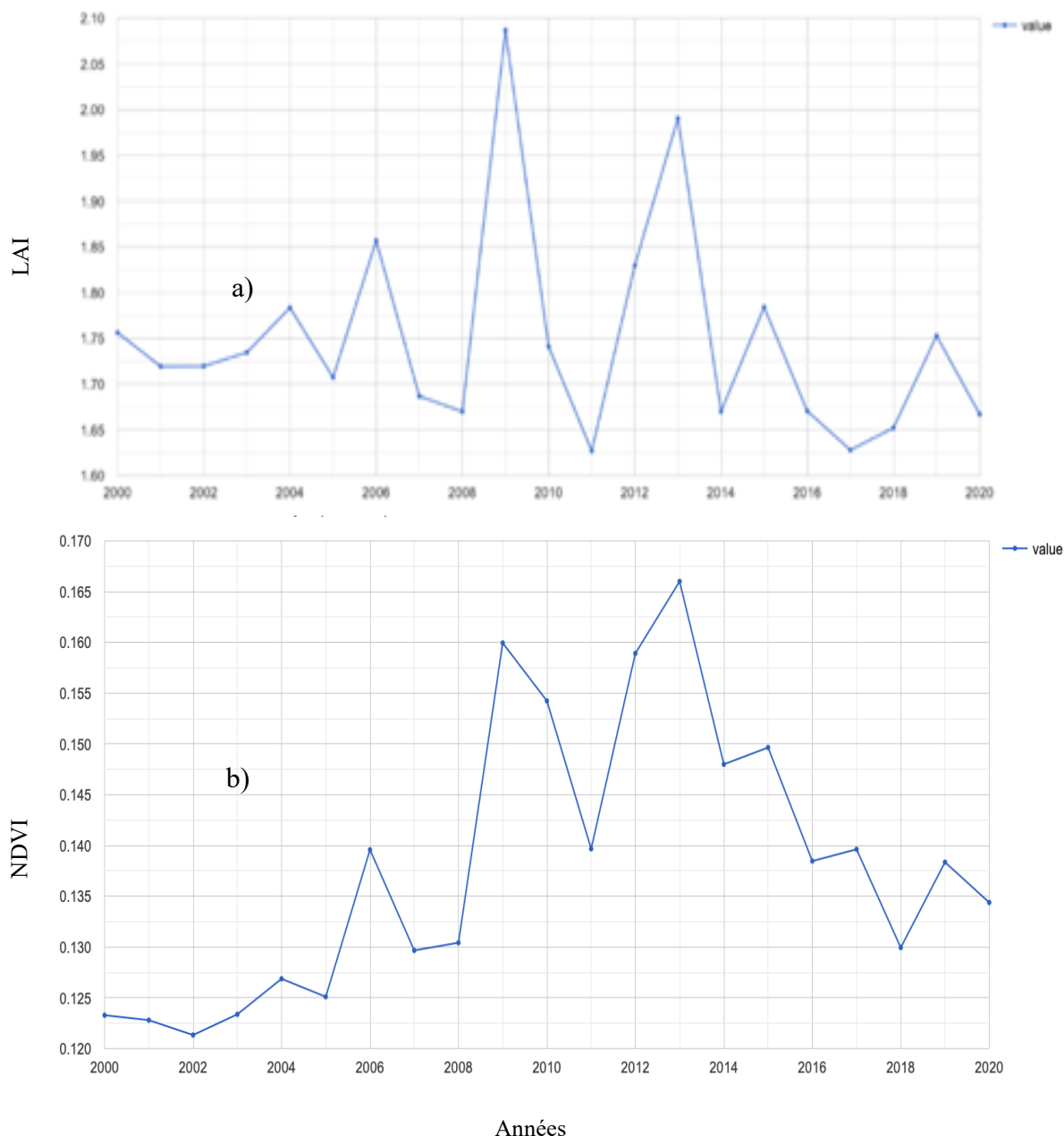


Figure 3.3

Évolution de LAI (a) et l'NDVI (b) dans la zone steppique la région d'El Bayadh entre la période de 2000 à 2020 Abréviation : NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*) et LAI (*Leaf area index*).

Un autre avantage de mener cette étude dans cette région est que celle-ci a été le lieu de plusieurs projets de conservation, notamment la définition de stations de suivi de la biodiversité par l'observatoire du Sahara et Sahel (OSS) en 1970 (Amghar et al., 2021), le barrage vert en 1974 (Mihi et al., 2024) et la mise en défense à partir de 1983 par le Haut-Commissariat de la lutte contre la désertification de l'Algérie (Nedjraoui et Slimane, 2008). Ces initiatives de conservation, en particulier la mise en défense, permettent de structurer et de hiérarchiser la

zone d'étude en fonction des modes de gestion, ce qui permettra d'en évaluer l'influence respective sur la dynamique des communautés végétales au sein de cet écosystème.

3.2 Collecte de données

Le choix des données utilisées dans cette recherche s'inscrit dans la continuité du cadre théorique des filtres écologiques (présenté au chapitre 1, sections 1.3.3 et 1.5) et des hypothèses à tester. Ces données incluent les occurrences végétales, les variables environnementales, ainsi que les informations sur les traits fonctionnels et la phylogénie.

3.2.1 Les données d'occurrence de la végétation

Aire minimale : Avant de procéder à la collecte des données sur le terrain, en particulier pour les données d'occurrence de la végétation, une étape cruciale consiste à définir l'aire minimale dans la zone d'étude. L'aire minimale correspond à la plus petite surface permettant de récolter un échantillon de plantes statistiquement représentatif du milieu étudié (Dussault, 2013). Pour la déterminer, on commence par recenser le nombre d'espèces sur une petite surface, puis on double cette surface en identifiant les nouvelles espèces présentes, et ainsi de suite. En traçant un graphique illustrant l'évolution du nombre d'espèces (en ordonnée) en fonction de la surface (en abscisse), on constate qu'au-delà d'une certaine surface, le nombre de nouvelles espèces rencontrées devient négligeable. Cette surface correspond à l'aire minimale.

L'aire minimale varie selon les écosystèmes étudiés. Dans le cas des steppes, elle se situe entre 50m x 50m et 100 m x 100 m. Dans cette thèse, l'aire minimale a été déterminée sur la base de la valeur la plus fréquemment mentionnée dans la littérature des études sur la steppe algérienne, soit 64 m x 64 m (Slimani et al., 2010; Slimani et Aidoud, 2018). Cette valeur se trouve dans les limites des recommandations pour ce type d'écosystèmes et s'est révélée adéquate, car au-delà de cette surface, la collecte devenait redondante.

Plan d'échantillonnage : Le plan d'échantillonnage de notre zone d'étude a été élaboré en deux étapes complémentaires: une phase exploratoire en bureau et une phase de validation sur le terrain.

Phase exploratoire en bureau. Sur la base des éléments issus de la revue de littérature concernant les filtres écologiques potentiels dans les milieux arides, la première étape méthodologique a consisté à stratifier la zone d'étude selon trois gradients écologiquement pertinents selon: l'aridité, la topographie et le mode de gestion (pâturée / non pâturée).

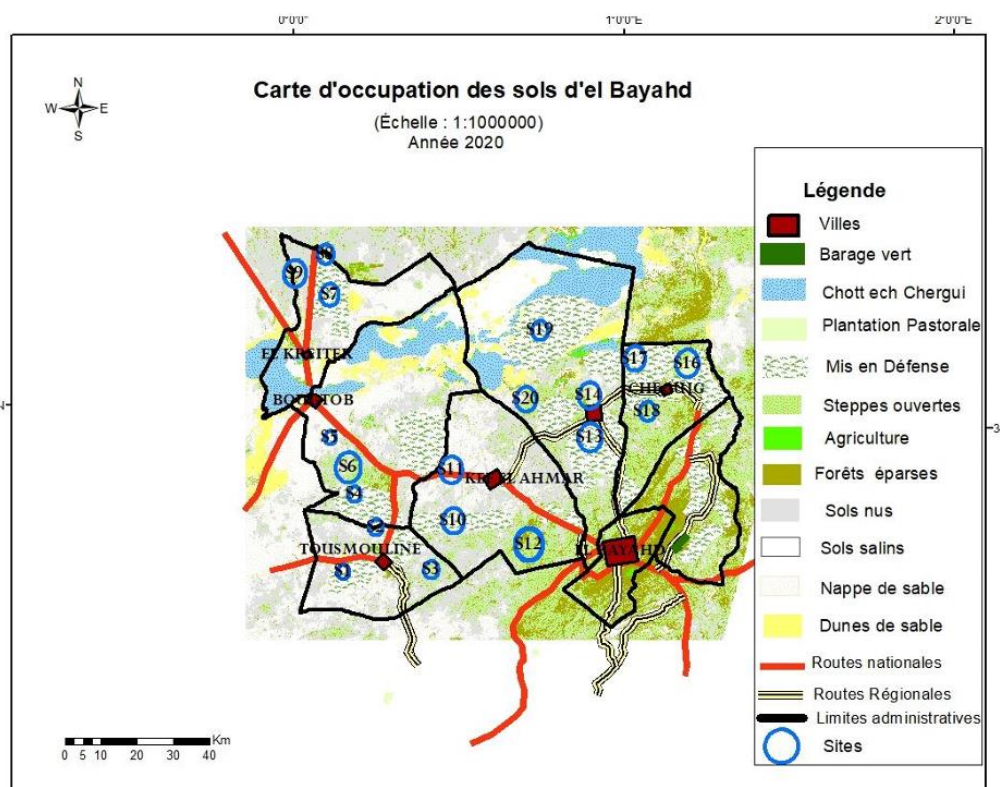


Figure 3.4
Occupation des sols de la zone d'étude pour l'année 2020

Pour ce faire, nous avons réalisé une carte d'occupation des sols selon le protocole suivant : utilisation d'image satellitaire Landsat 8 OLI/TIRS (*Operational Land Imager / Thermal Infrared Sensor*), collection 2 / niveau 2, acquise en 2020 via la plateforme USGS (United States Geological Survey), qui offre un accès libre aux données satellitaires. Nous avons également téléchargé un modèle numérique d'élévation (MNE / DEM - *Digital Elevation Model*) sur la même plateforme en vue d'ortho-rectifier l'image. En plus, nous avons utilisé une carte vectorielle représentant la distribution spatiale des parcelles mises en défense dans la zone d'étude. La classification et la superposition des différentes couches a été réalisée à l'aide du logiciel ArcMap (versions 10.1 à 10.8), intégré au système d'information géographique ArcGIS (*Arc Geographic Information System*). Nous avons calculé l'indice SAVI (*Soil-Adjusted Vegetation Index*), un indicateur largement utilisé pour estimer l'activité chlorophyllienne et la productivité primaire, particulièrement dans les écosystèmes arides. Contrairement au NDVI, le SAVI intègre un facteur de correction pour l'influence du sol nu, ce qui en fait un outil plus approprié dans les zones à faible couverture végétale, typiques des milieux arides (Zhou et al., 2014). Une classification non supervisée a ensuite été appliquée afin de générer une carte préliminaire d'occupation des sols (Figure 3.4). Le nombre de classes a été défini de manière empirique à partir de l'inspection visuelle des formations végétales et des types d'occupation

attendus. La carte d'occupation des sols obtenue a été ensuite croisée avec les couches topographique et climatique de la zone d'étude. La couche topographique a été dérivée du modèle numérique d'élévation (MNE) et a permis d'extraire deux variables essentielles : l'altitude et la pente. Le gradient d'aridité, quant à lui, a été établi à partir des précipitations moyennes annuelles issues des plateformes climatiques libre d'accès *WorldClim* et *TerraClimate* (Abatzoglou et al., 2018). L'intégration conjointe de ces trois dimensions — occupation du sol, caractéristiques topographiques et conditions climatiques — a permis de guider une sélection des sites d'échantillonnage à la fois stratifiée, spatialement équilibrée et écologiquement représentative de l'hétérogénéité environnementale de la région. Enfin une sélection raisonnée a conduit à l'identification de 20 sites écologiquement représentatifs, reflétant la diversité des conditions d'aridité, de gestion et de topographie de la zone d'étude. Cette démarche a permis de garantir que les sites choisis reflètent les gradients environnementaux pertinents à l'analyse des mécanismes d'assemblage des communautés.

Phase sur le terrain. La validation sur le terrain a été réalisée à partir des coordonnées géographiques des sites identifiés lors de la phase de bureau. Toutefois, cette validation a révélé que certains sites ne correspondaient pas aux conditions prévues par la carte d'occupation des sols. Cela s'explique notamment par les limites inhérentes à la classification automatique ou par des changements récents de couverture végétale non détectés dans l'image satellitaire. Afin de garantir la représentativité écologique de l'échantillonnage, des ajustements ont été réalisés sur le terrain, en collaboration avec les gestionnaires locaux et les habitants de la région. Ces ajustements ont consisté en la relocalisation de certains sites à proximité immédiate, tout en maintenant les conditions écologiques initialement ciblées. En outre, certains sites ont été exclus en raison de leur inaccessibilité physique (ex. : terrain difficilement praticable ou enclavé). Finalement, l'échantillonnage de la végétation a été réalisé de la façon suivante : la zone d'étude a d'abord été stratifiée selon un gradient d'aridité nord-sud, allant de El Kreiter au nord à Kef Lahmar au sud. Ce gradient repose sur les variations de précipitations annuelles moyennes estimées à l'échelle régionale (figure 3.5 (c)). Ensuite, chaque commune traversée par ce gradient a été subdivisée en sites distincts selon le mode de gestion : zones pâturées et zones non pâturées (mises en défense). Au sein de chaque site les placettes de 64 m x 64 m ont été positionnées le long d'un gradient topographique, afin de capturer la variabilité spatiale des conditions environnementales (Figure 3.4) (Belaroui et al., 2014). Cette approche a permis de garantir la représentativité des échantillons en tenant compte des principaux facteurs structurant les communautés végétales dans les steppes étudiées.

Méthode d'inventaire de la végétation : Les données d'abondance spécifique ont été collectées sur 50 échantillons à l'automne 2023, entre le 28 septembre et le 11 octobre, période correspondant à l'optimum phénologique de la végétation steppique en Algérie, généralement caractérisé par une expression maximale des traits fonctionnels et une représentativité écologique accrue des communautés végétales [également période de l'image satellitale utilisée à la Phase de bureau] (El Zerey, et al., 2009).

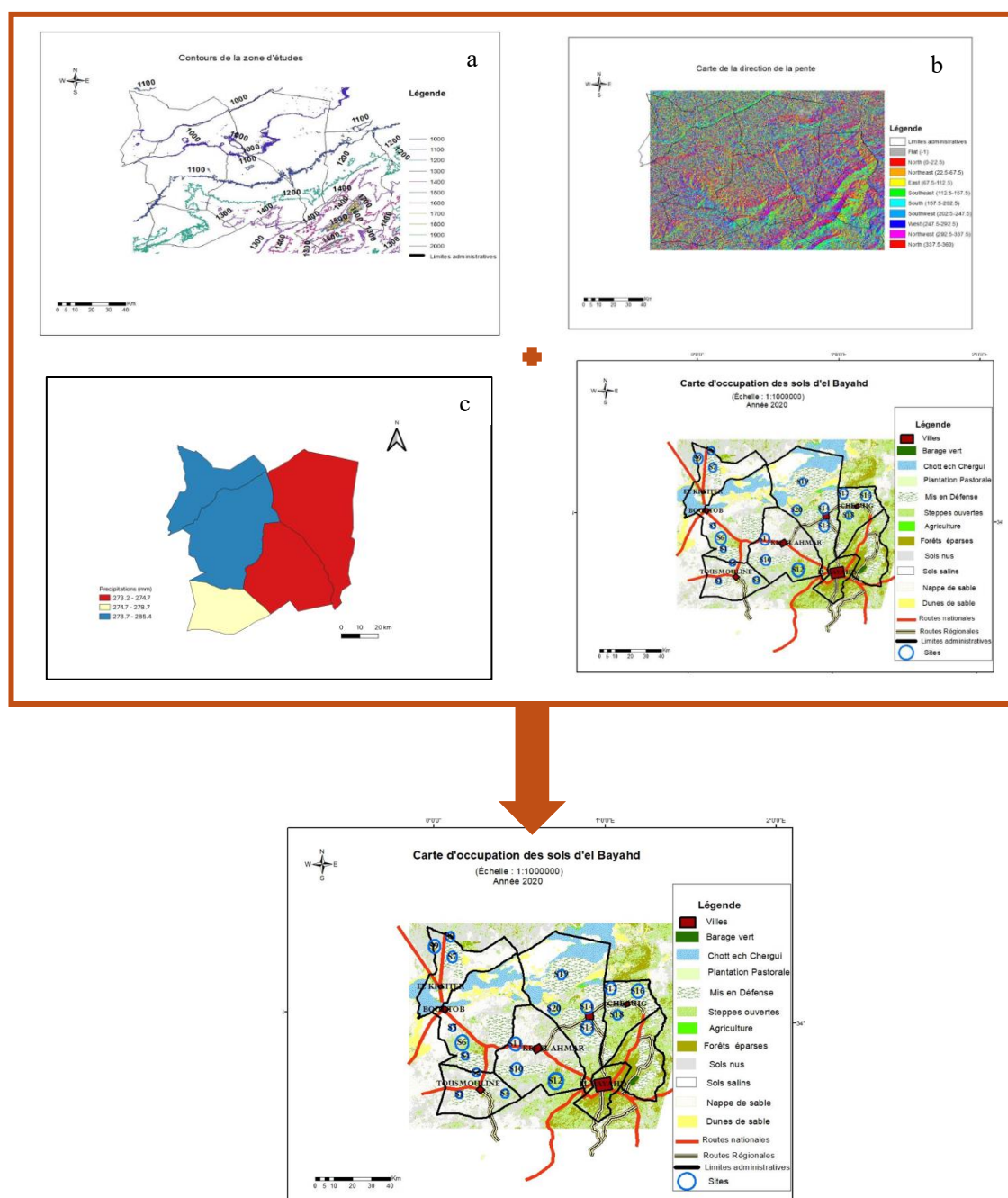


Figure 3. 5

Procédure de sélection des sites d'études. Altitude, b) pentes, c) Précipitations, d) Occupation des sols

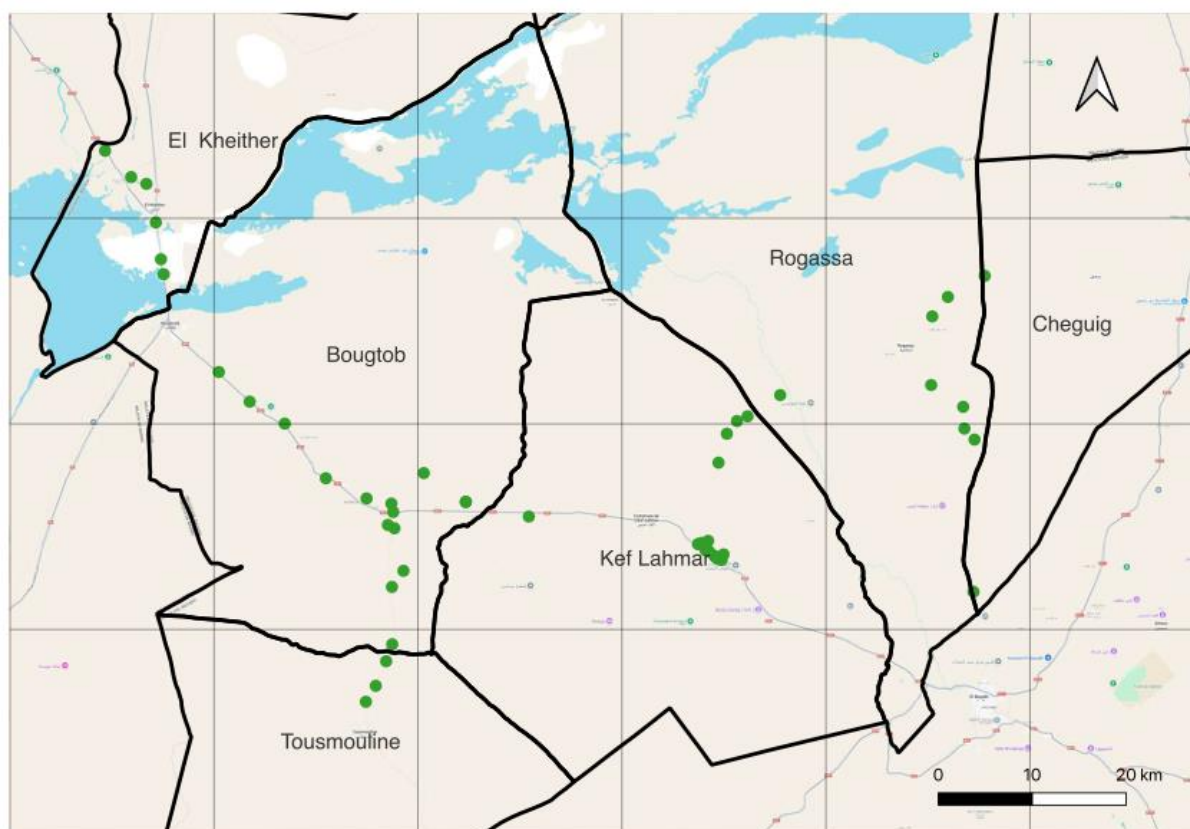


Figure 3.6
Distribution des placettes dans l'ensemble de la zone étudiée

Cette fenêtre temporelle réduite a été choisie spécifiquement afin de minimiser les effets de variation phénologique inter-sites. Par ailleurs, l'ordre d'échantillonnage a été planifié de manière à couvrir les gradients environnementaux de façon équilibrée, tout en limitant les biais temporels liés à l'éloignement géographique des stations. Ainsi, l'écart de dates entre les relevés n'est pas considéré comme susceptible d'avoir induit des variations significatives dans la réponse des communautés végétales aux facteurs environnementaux étudiés.

Les relevés floristiques dans cette recherche ont été réalisés à l'aide de la méthode des « points contacts ». Cette méthode consiste à enregistrer les espèces végétales en contact avec des points (entre 50 et 100) régulièrement espacés le long d'une ligne diagonale ou verticale définie au sein de la placette ([Slimani et Aidoud, 2018](#)). Cette méthode est particulièrement adaptée aux steppes, en raison de la faible densité de la végétation de ces écosystèmes ([Ghezlaoui et al., 2013](#)). Deux lignes diagonales de 91 mètres de longueur, comprenant chacune 100 points de contact, ont été tracées dans chaque placette afin de maximiser la probabilité de recenser l'ensemble des espèces présentes et d'obtenir une représentation fidèle de la composition floristique de la placette échantillonnée. Les relevés de végétation ont fourni des informations

détaillées sur la localisation géographique des placettes, le type de gestion pratiqué, l'altitude, la pente, l'état de la végétation. Ils ont également permis d'identifier les espèces présentes et d'estimer leur abondance, mesurée par le nombre de contacts entre chaque espèce et la ligne d'échantillonnage. L'identification des espèces a été effectuée directement sur le terrain grâce à la collaboration d'un expert en taxonomie végétale des steppes algériennes et à l'utilisation de bases de données en ligne sur les espèces végétales des steppes, notamment *Flora Maroccana*. (<https://www.floramaroccana.fr/salsola-vermiculata.html>).

3.2.2 Les données environnementales

Les données d'occurrences de la végétation sont généralement accompagnées de données environnementales constituées d'un ensemble de covariables prisent comme hypothèses pour expliquer la composition des communautés (Ovaskainen et Abreco, 2020). Dans cette thèse les variables environnementales sont entre autres : les variables climatiques, édaphiques et topographiques.

Les données climatiques : Les données climatiques utilisées dans cette recherche sont issues des plateformes de données climatiques libre d'accès *WorldClim* et *TerraClimate*. *WorldClim* est une base de données spécialisée dans les données climatiques et bioclimatiques, offrant des moyennes mensuelles et des indices bioclimatiques historiques (1970-2000) ainsi que des projections futures (2020-2100) à haute résolution, principalement utilisées pour les études de biodiversité et la modélisation de la distribution des espèces (Fick et Hijmans, 2017). *TerraClimate*, quant à elle, fournit des données climatiques et hydrologiques mondiales à haute résolution (~4 km) pour la période de 1958 à aujourd'hui (Abatzoglou et al., 2018). De manière générale, 18 variables climatiques ont été utilisées dans cette recherche en fonction de leur pertinence pour capturer les variations climatiques régionales et leur influence sur l'assemblage des communautés végétales. Ces variables incluent la température moyenne annuelle (BIO1), l'amplitude moyenne journalière (BIO2), l'isothermie (BIO3), la saisonnalité de la température (BIO4), la température maximale du mois le plus chaud (BIO5), la température minimale du mois le plus froid (BIO6) et l'amplitude thermique annuelle (BIO7). Concernant les précipitations, elles comprennent les précipitations annuelles (BIO12), celles du mois le plus humide (BIO13), du mois le plus sec (BIO14), ainsi que la saisonnalité des précipitations (BIO15). Sont également incluses les précipitations du trimestre le plus humide (BIO16), du trimestre le plus sec (BIO17), du trimestre le plus chaud (BIO18), et du trimestre le plus froid (BIO19), ainsi que les précipitations saisonnières (hiver, printemps, été, automne). Enfin,

d'autres variables climatiques comme l'évapotranspiration potentielle et l'indice de sévérité de la sécheresse de Palmer (PDSI) ont été intégrées dans l'analyse.

Choix des scénarios des changements climatiques : Nous avons évalué l'impact des changements climatiques futures sur la distribution d'*Atractylis serratuloides* à travers deux scénarios contrastés (Li et al., 2024): RCP 2.6 et RCP 8.5. Le RCP 2.6 représente un scénario optimiste, où une réduction drastique des émissions de gaz à effet de serre (GES), en accord avec les objectifs de l'Accord de Paris, permettrait une stabilisation du climat d'ici la fin du siècle (Li et al., 2024). Ce scénario est souvent utilisé pour évaluer les conditions les plus favorables à la survie et à l'expansion des espèces. Toutefois, son réalisme est de plus en plus contesté, les émissions actuelles restant élevées et les engagements internationaux étant jugés insuffisants pour atteindre un tel objectif (Wei et al., 2018). Malgré ces incertitudes, le RCP 2.6 reste une référence scientifique essentielle, notamment pour étudier les dynamiques écologiques sous des conditions optimales de conservation (Li et al., 2024, Wei et al., 2018, Chen et al., 2022, Imani wa Rusaati et al., 2024). À l'inverse, le RCP 8.5 illustre un scénario extrême et pessimiste, où l'absence de mesures significatives de réduction des émissions conduit à une forte augmentation des températures et à une intensification de l'aridification (Wei et al., 2018). Le RCP 4.5, quant à lui, représente un scénario intermédiaire, souvent utilisé car il correspond à une stabilisation des émissions après 2050 (Imani wa Rusaati et al., 2024). Toutefois, nous avons choisi de ne pas l'inclure dans cette thèse, notre objectif étant d'évaluer les limites écophysiologiques de l'espèce sous des conditions fortement contrastées. Son inclusion aurait certes permis une évaluation plus progressive, mais n'aurait pas apporté d'éléments déterminants pour répondre à notre objectif spécifique de recherche, qui vise à comprendre jusqu'où l'espèce peut tolérer des conditions extrêmes (Li et al., 2024). De plus, les tendances climatiques actuelles dans les steppes algériennes suggèrent déjà une dynamique d'aridification avancée, avec une augmentation des températures et une réduction des précipitations. Ces observations rendent l'analyse du scénario RCP 8.5 particulièrement pertinente pour anticiper l'évolution future de ces écosystèmes et orienter les stratégies de conservation.

Les variables édaphiques : Les échantillons de sol ont été prélevés sous forme de carottes à l'aide d'une tarière différentes. Dans chaque placette un échantillon de sols a été collecté à une seule profondeur de - 30 cm, soit 50 échantillons pour l'ensemble de l'étude. Dans le cadre de cette recherche, 10 variables édaphiques ont été analysées sur les sols collectés sur le terrain.

Les variables analysées incluent le pH, l'humidité du sol, le rapport carbone/azote (C : N), la salinité, la conductivité, le carbonate de calcium (CaCO_3), la texture et la hauteur de sable. Le pH, la salinité et la conductivité électrique du sol ont été mesurés à l'aide d'un pH-mètre multi paramétrés Oakton WD-35634-35 (Oakton Instruments, Vernon Hills, IL, USA), couramment utilisé pour les mesures physico-chimiques in situ. La teneur en humidité gravimétrique du sol a été déterminée en calculant la différence entre la masse fraîche et la masse sèche des échantillons, conformément à la méthode décrite par Barbagelata (2006). Les teneurs en carbone (C) et en azote (N) totaux du sol ont été quantifiées à l'aide d'un analyseur élémentaire CHN (Flash 2000, Thermo Fisher Scientific, Waltham, United States of America), basé sur la combustion à haute température des échantillons, qui convertit les éléments en gaz détectés et mesurés ultérieurement (Telek et Marshall, 1974). La proportion de carbonate de calcium (CaCO_3) a été estimée qualitativement par réaction acido-basique à l'acide chlorhydrique (HCl), la vigueur et la durée de l'effervescence servant d'indicateurs de la teneur relative en carbonates (Paltseva, 2024). La texture du sol a été déterminée par sédimentation selon la méthode de décantation, reposant sur le principe selon lequel les particules se déposent à des vitesses variables en fonction de leur taille et de leur masse (Yudina et al., 2020). Enfin, la proportion du cumul de sable transporté a été mesurée directement sur le terrain à l'aide d'un ruban gradué, en prenant comme référence le niveau du sol consolidé jusqu'au point le plus élevé du dépôt sableux au sein de chaque placette (Wang et al., 2021). Compte tenu du fait que les échantillons de sol ont été prélevés à des dates différentes, la mesure de certains paramètres, en particulier l'humidité du sol, a pu être légèrement influencée par les écarts temporels de prélèvement. Afin de pallier cette limitation et de renforcer la robustesse des données édaphiques, des variables complémentaires ont été intégrées à partir de la plateforme d'*Innovative Solutions for Decision Agriculture Ltd* (ISDA) (www.isda-africa.com), une organisation reconnue pour son expertise dans l'application de technologies avancées de collecte et d'analyse de données agricoles et environnementales à haute résolution. Ces données ont été extraites sur la base des coordonnées géographiques de chaque parcelle afin d'assurer leur correspondance exacte avec la zone d'étude. Les variables obtenues comprennent la capacité d'échange cationique (CEC), les teneurs en potassium et en phosphore extractibles (profondeur 20–50 cm), la texture du sol (profondeur 30–60 cm), la densité apparente, ainsi que les niveaux d'humidité du sol mesurés entre 0-30, 30-60 et 60 et plus de profondeur.

Les variables topographiques : Dans l'ensemble de l'étude, deux variables topographiques ont été prises en compte : l'altitude, la pente. L'altitude correspond à l'élévation verticale d'un

point par rapport au niveau de la mer (Youcefi et al., 2020). Elle influence directement les conditions climatiques locales, telles que la température et les précipitations, ainsi que la composition des sols, ce qui en fait un facteur déterminant dans la répartition des communautés végétales. Elle a été mesurée sur le terrain grâce au GPS Trimble Geo 7X GPS. La pente représente l'inclinaison du terrain par rapport à l'horizontale (Dai et al., 2017). Elle affecte les processus hydrologiques (écoulement de l'eau, érosion), la stabilité des sols et la disponibilité en nutriments, jouant ainsi un rôle clé dans les dynamiques écologiques locales. Elle a été mesurée sur le terrain à l'aide d'un inclinomètre.

Procédure de réduction des variables. : Afin de réduire les risques de multi colinéarité et de surajustement des modèles, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur les données climatiques, édaphiques et topographiques pour réduire le nombre de variables (Seoane et al., 2023). Les composantes principales expliquant plus de 50 % de la variance des variables dans l'ensemble de la zone d'étude ont été utilisées comme variables explicatives dans la modélisation.

3.2.3 Les traits fonctionnels et la phylogénie

Cette thèse se distingue par l'adoption d'une approche fonctionnelle comme cadre analytique pour l'étude des communautés végétales. Par ailleurs, l'exploration du rôle des relations phylogénétiques dans les processus d'assemblage constitue un objectif spécifique de cette recherche. Dans cette perspective, des données sur les traits fonctionnels et la phylogénie ont été collectées afin d'intégrer ces dimensions dans les analyses.

Les traits fonctionnels ont été obtenus selon deux approches complémentaires : par collecte directe sur le terrain et à partir de bases de données en libre accès telles que la plateforme TRY. Les traits mesurés sur le terrain incluent : la hauteur des plantes (H), la longueur des racines (R), la surface foliaire (LA – *Leaf Area*), la surface foliaire spécifique (SLA – *Specific Leaf Area*), la clonalité et le cycle de vie. Ces données ont été relevées pour des espèces représentant 80 % de la richesse spécifique totale, afin d'assurer une caractérisation fonctionnelle représentative des communautés. Le nombre d'individus échantillonnés par espèce dépendait de la richesse spécifique locale ; toutefois, une règle générale de 25 individus par espèce a été suivie, la moyenne des valeurs mesurées servant de référence pour chaque trait. La hauteur des plantes et la longueur des racines ont été mesurées à l'aide d'un ruban métrique. La hauteur a été enregistrée in situ, en position naturelle, avant l'extraction complète des individus pour mesurer la longueur racinaire avec précision. Le prélèvement et le traitement des feuilles pour

la mesure de la surface foliaire (LA) et de la SLA ont été réalisés selon le protocole standardisé de Garnier et al. (2001). Les feuilles, prélevées sur 25 individus par espèce, ont été placées dans des flacons contenant de l'eau déionisée et transportées au laboratoire dans une glacière. La surface foliaire a été déterminée à l'aide d'images numériques analysées avec le logiciel ImageJ (version 1.8, National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA). Les feuilles ont ensuite été séchées à 60 °C jusqu'à masse constante, permettant le calcul de la SLA conformément à la méthode de Yu et al. (2023). Les traits non mesurés sur le terrain, tels que la masse des graines (SM – *Seed Mass*) et le ratio carbone/azote (C: N), ont été extraits de la base de données TRY, une référence mondiale regroupant des données standardisées sur les traits fonctionnels des plantes, développée par un consortium international coordonné par le Max Planck Institute for Biogeochemistry (Kattge et al., 2020). Dans la base de données TRY, les données ont été sélectionnées en privilégiant celles provenant de régions écologiquement proches de notre zone d'étude.

Concernant la dimension phylogénétique, et en l'absence de données génétiques disponibles pour les espèces de la zone d'étude, une approche basée sur la classification taxonomique a été adoptée. L'identité taxonomique des espèces (genre, famille, ordre, classe, phylum) a été utilisée pour reconstruire les relations phylogénétiques entre espèces. Cette étape a été réalisée à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2023), un environnement open source de référence pour les analyses statistiques en écologie. Plus précisément, le package *ape* (*Analyses of Phylogenetics and Evolution*) a été mobilisé pour la construction, la manipulation et la visualisation des arbres phylogénétiques à partir des données taxonomiques (Paradis et Schliep, 2019).

3.3 Analyses statistiques

Le choix des analyses statistiques dans le cadre de cette thèse a été réalisé en tenant compte des recommandations issues de la littérature concernant les méthodes capables d'incorporer l'ensemble des processus écologiques impliqués dans l'assemblage des communautés. Ainsi, pour répondre aux trois objectifs spécifiques de cette recherche, nous avons eu recours à des modèles nuls et à des modèles de distribution conjointe des espèces, en particulier le **HMSC** (*Hierarchical Modelling of Species Communities*).

Objectifs spécifique 1 : Influence des filtres abiotiques et biotiques sur l'assemblage des communautés de la steppe d'El Bayadh. Pour atteindre cet objectif spécifique nous avons eu

recours aux modèles nuls, une technique consistant à comparer les patrons de traits fonctionnels observés à ceux obtenus par randomisation. Cette méthode a été choisie en raison de sa capacité à étudier simultanément l'influence des facteurs abiotiques et biotiques. À cet effet, nous avons sélectionné cinq métriques statistiques permettant de caractériser l'homogénéité et l'hétérogénéité d'une distribution. Pour le filtrage environnemental, qui conduit à une convergence des traits, nous avons utilisé la variance et la gamme. En revanche, pour analyser l'exclusion compétitive, qui engendre une divergence des traits, nous avons retenu le kurtosis, le SDNN (*Standard Deviation of Nearest Neighbor Distances*) et le SDNNr (version standardisée du SDNN) (Kraft et Ackerly, 2010). Ensuite, nous avons utilisé le test de Wilcoxon non paramétrique comme méthode de comparaison, en raison de sa robustesse face aux données non normales. Enfin, le test de corrélation de Spearman a été employé pour évaluer la dynamique de convergence et de divergence des traits le long des gradients environnementaux.

Objectif spécifique 2 : Quantifier l'influence relative des filtres écologiques dans l'assemblage des communautés de la steppe d'El Bayadh. Pour atteindre cet objectif spécifique, nous avons utilisé le Modèle hiérarchique de la distribution des espèces dans une communauté (HMSC- *Hierarchical Modeling of Species Communities*), un outil particulièrement adapté à l'analyse des processus écologiques complexes. Le HMSC, développé par Ovaskainen et al. (2018), se distingue par sa capacité à modéliser de manière intégrative les communautés végétales en prenant simultanément en compte les facteurs abiotiques, les interactions biotiques, ainsi que les traits fonctionnels et les relations phylogénétiques. Son efficacité et sa transférabilité ont été démontrées dans plusieurs études, notamment celles de Zhang et al. (2020a, 2020b), confirmant ainsi sa pertinence pour cette recherche. Le HMSC est défini comme un modèle linéaire mixte généralisé hiérarchique et multivarié, estimé par inférence bayésienne (GLMM- *Generalized Linear Mixed Model*). Ainsi, l'occurrence Y de l'espèce i dans la communauté j peut être formalisée selon l'expression suivante :

$$Y_{ij} \sim D(L_{ij}, \sigma_j^2)$$

Ici, D est une distribution statistique adaptée au type de données utilisées pour Y (Probit, normale ou Poisson), L_{ij} est le prédicteur linéaire, et σ_j^2 est un terme de variance pour la distribution de l'espèce j .

Objectif spécifique 3 : Modélisation de la distribution spatiale d'*Atractylis serratuloides* dans la steppe d'El Bayadh (Algérie) sous différents scénarios de changement climatique.

Dans le cadre du troisième objectif spécifique de cette thèse, qui consistait à simuler la réponse des espèces, notamment celle d'*Atractylis serratuloides*, face à différents scénarios de changement climatique, nous avons utilisé le HMSC pour générer les projections. La fonction "**prepareGradient**" du HMSC a été mobilisée en combinaison avec des données climatiques futures issues des scénarios SSP (*Shared Socio-economic Pathways*) et des modèles CMIP6 (*Coupled Model Intercomparison Project Phase 6*).

3.4 Synthèse de l'approche méthodologique

- 1) Dans cette thèse, une démarche méthodologique empirique a été adoptée comme cadre général pour explorer les mécanismes d'assemblage des communautés végétales dans les steppes algériennes.
- 2) L'écosystème étudié est celui de la steppe de la région d'El Bayadh, choisi en raison des changements écologiques survenus au cours des 20 dernières années (2000 à 2020) et des projets de conservation réalisés dans cette zone. Les données d'observation incluent, entre autres, les données d'occurrence de la végétation, les données environnementales, les informations sur les traits fonctionnels et la phylogénie.
- 3) Pour répondre aux trois objectifs spécifiques de cette recherche, un cadre statistique combinant des modèles nuls et des modèles de distribution conjointe des espèces, notamment le HMSC, a été utilisé

**4. INFLUENCE DU FILTRAGE ENVIRONNEMENTAL ET DE L'EXCLUSION
COMPÉTITIVE SUR L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS DE LA STEPPED'EL
BAYADH (ALGÉRIE)**

**EVIDENCE OF HABITAT FILTERING AND COMPETITION EXCLUSION ON EL
BAYADH STEPPE COMMUNITY ASSEMBLY (ALGERIA)**

**Patrick-nino OLOUMANE^{1*}, Carlo PREVIL², Wael El ZEREY³, Asma El ZEREY-
BELASKRI⁴,**

¹Department of Environmental Sciences, Forest Research Institute -University of Quebec
Abitibi Témiscamingue, 445 Bd de l'Université, Rouyn-Noranda, QC J9X 5E4, Canada

²Lab. MAPDATA, Geography, UERSE, University of Quebec at Abitibi-Temiscamingue
(UQAT), QC, Canada

³Faculty of Earth and Universe Sciences - Departement of geography and Urban planning,
University of Oran 2, UCN (WCPA, CEM). Algeria

3 Laboratoire de Biotechnologie des Rhyzobia et Amélioration des Palntes. Faculté des
Sciences de la Nature et de la Vie. Université Oran 1 Ahmed Ben Bella, Algeria

Article soumis à
Basic and Applied Ecology (2025)

Abstract

Understanding community assembly mechanisms is crucial for addressing ecosystem conservation and restoration. Ecological literature suggests that habitat filtering plays a significant role in community assembly in stressed environments, while competition has a greater influence within productive areas. In this study, we employ a traits-based approach to investigate the effects of habitat filtering and competition exclusion on community assembly in the El Bayadh steppe (Algeria). We measured six functional traits—including seed mass (SM), specific leaf area (SLA), leaf area (LA), root length (R), plant carbon/nitrogen ratio (C/N), and plant height (H)—for 24 species across 50 plots (64 x 64 m) in the El Bayadh steppe. The observed distribution of these traits was compared to a random trait distribution generated by a null model to assess the influence of ecological processes.

Our results indicate that habitat filtering significantly influences the convergence of traits such as R, SLA, LA, and H (P-value < 0.05, Stand effect size < 0). Conversely, the influence of competition was largely overshadowed by the stronger effects of habitat filtering on community assembly in the El Bayadh steppe. Additionally, we found that precipitation related to seasonal variability and sand encroachment were significantly correlated (Coefficient of Spearman close to 1) with trait convergence for R, SM, H, C/N, and LA, suggesting that those two factors are the primary drivers of trait convergence in this region. These results emphasize the importance of ecosystem management strategies that address environmental stress.

Keywords: Community assembly, habitat filtering, competition exclusion, traits-based approach, El Bayadh steppe.

4.1 Introduction

For many decades, the El Bayadh steppe has undergone significant changes in vegetation cover (Alliouche and Kouba, 2023), species composition (Slimani and Aidoud, 2018), ecosystem functioning, and ecosystem services due to soil degradation resulting from long-term human disturbance and climatic change (Dalila and Slimane, 2008). Understanding the ecological processes that shape community assembly is crucial for explaining species responses to environmental change, and for addressing the conservation and restoration of this ecosystem (Aidoud et al., 2011).

The literature presents two fundamental theories to explain community assembly (Lv et al., 2024; Ovaskainen and Abrego, 2020; Weiher et al., 2011). The first, the niche theory, posits that species interactions and their environment influence community composition (Elton, 1927; Grinnell, 1917). Each species occupies a unique ecological niche, and coexistence is promoted by niche differentiation (Ovaskainen and Abrego, 2020). The second theory, proposed by Hubbell (2001), considers all species within the same trophic level equivalent, with community composition resulting from random processes such as dispersion, ecological drift, and stochastic extinction (Hubbell, 2001). These theories are integrated within the framework of community assembly rules, metaphorically referred to as ecological filters, which suggest that community composition results from selecting species from a regional species pool by ecological factors (Figure 4.1), including dispersion, environmental filtering, and competition exclusion (limiting similarity) (Keddy and Laughlin, 2021a; Lortie et al., 2004). Dispersion selects species based on their ability to reach the local community (Zheng et al., 2022). In contrast, habitat filtering, which encompasses all the physicochemical characteristics of the environment (such as soil parameters, precipitation, temperature, and topography), selects species based on their ability to tolerate the stresses imposed by these conditions (Braun and Lortie, 2024; Erdős et al., 2024). On the other hand, competition exclusion selects plants based on their capacity to cope with competitive interactions (Schamp et al., 2022).

Grime's C-S-R theory (Competitor, Stress-tolerator, Ruderals) highlights that under stress, the ability to tolerate extreme environmental conditions becomes a critical factor in the establishment and survival of plants in this ecosystem, thereby influencing species composition. In contrast, competition has a greater influence in productive environments (Grime, 1977). According to Grime et al (1977), habitat filtering dominates where survival is challenging, while competition becomes more significant where many species can coexist and compete for resources. Most studies on arid areas confirm the dominant influence of habitat filtering on

community assembly of stressful environments (Erdős et al., 2024; Hu et al., 2022; Slabbert et al., 2022; Tu et al., 2024; Wang et al., 2022a; Zhao et al., 2023; Zheng et al., 2022). However, some research has found that competition can significantly influence community assembly in a stressful environment (Várbíró et al., 2020; Wang et al., 2021). For instance, Wang et al. (2021) study showed that the strength of habitat filtering decreased along a sand desertification gradient, while the strength of limiting similarity increased, indicating the importance of competition in desertification-affected environments (Wang et al., 2021).

Despite the importance of the issue of community assembly in arid areas, no study has been conducted in the El Bayadh region to determine whether, as in other stressed environments, habitat filtering is the most important factor or whether the modification of the ecological balance resulting from the influence of desertification has led to the influence of competition in community assembly. Over the past few decades, the El Bayadh steppe has been experiencing desertification (El Zerey et al., 2009). Desertification refers to the deterioration of soils caused by the combined impact of human activities and climate change. (UNCCD, 1994). In the steppes of El Bayadh, desertification is evidenced by a reduction in vegetation cover, changes in the physical and chemical properties of the soils (including their structure, permeability, and fertility) and sand encroachment (Aidoud et al., 2011; Aidoud, 2018; El Zerey et al., 2009; Nedjraoui et al., 2016). Studying community assembly in the El Bayadh steppe will offer better insights into how plants respond to environmental changes. Additionally, identifying the most significant ecological processes will help to improve strategies to combat desertification, especially through conservation and vegetation restoration projects. In this study, we use the trait-based approach to investigate the influence of habitat filtering and competition exclusion in the community assembly of El Bayadh.

Numerous studies have adopted a trait-based approach (Figure 5.1) to examine community assembly, which offers a theoretical framework establishing links between functional trait patterns and underlying ecological filters (Braun and Lortie, 2024; de Bello et al., 2021; Kraft and Ackerly, 2010b; Lv et al., 2024; May et al., 2013; McGill et al., 2006). Species selected through habitat filtering have similar traits because they can tolerate the same limited resources (Violle et al., 2007). This implies that habitat filtering leads to trait convergence in the community (McGill et al., 2006; Weiher and Keddy, 1995). Conversely, competition exclusion limits similarity in plant characteristics, resulting in trait divergence within the community (Laughlin et al., 2015; Laughlin and Laughlin, 2013). Focusing on traits rather than species identities has helped renew community ecology by increasing the potential for general principles to emerge, in that quantitative comparisons (e.g. trait–environment relationships) can

be made among communities that may share few if any species (Dawson et al., 2021; Garnier and Navas, 2012).

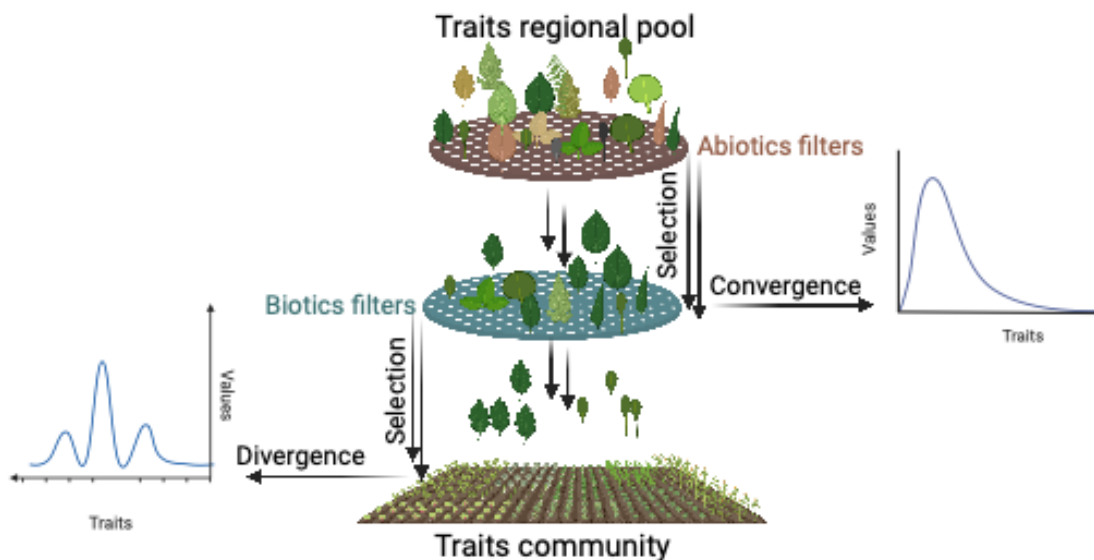


Figure 4.1

Trait-based approach to community assembly rules. Leaves symbolize functional traits, with colours and sizes representing the tolerance of abiotic filters and competitive ability for resources, respectively. The vertical arrow illustrates the selection of traits by filters. In contrast, the horizontal arrow represents the convergence and divergence of trait values due to the choice of both abiotic and biotic filters.

Six functional traits were chosen based on their relevance to habitat filtering and competition exclusion. Specifically, seed mass (SM), leaf area (LA), and the carbon/nitrogen ratio (C/N) were selected for their association with plant establishment, in contrast, specific leaf area (SLA), root length (R), and plant height (H) were chosen due to their relation to plant persistence (Weiher et al., 1999). The comparison of the observed trait pattern with a random pattern obtained by a null model will highlight the influence of habitat filtering or competition exclusion (Gotelli, 2000; Gotelli and Graves, 1996). This study addresses the following questions: (1) Do habitat filtering and competition exclusion significantly influence community assembly in the El Bayadh steppe at the plot scale? (2) How do trait convergence and divergence vary across environmental gradients and land use types (grazed and ungrazed)?

4.2 Materials and Methods

4.2.1 Study area

The study area (Figure 4.2) is in the north of El Bayadh region, Alegria (Latitude: 33°12' - 34° 48' N; Longitude: 0°24' - 1°12' E). It represents a transition zone between the Atlas Tell and the

Sahara (Dalila et Slimane, 2008a; Nedjraoui et al., 2016). The altitudes vary between 900 m and 1400 m (Hamlat et al., 2024).

The climate is semi-arid characterized by cold winters and hot and dry summers (El Zerey, et al., 2009). The precipitation is low, with an annual average of 230 mm between 1990 to 2020 (Madi et al., 2023). The mean annual temperature is 18°C (-0.9°C in winter and 36.7°C in summer) (El Zerey, et al., 2009). The soil is alkaline with a high calcium carbonate. It has low organic matter and humidity, and its texture varies from sandy to sandy-loamy and loamy (Belaroui et al., 2014). The vegetation is sparse and well-suited to survive in arid conditions. In the 1980s, the dominant species were *Stipa tenacissima* and *Artemisia herba-alba*, however since the 1990s, desertification has significantly changed the plant community composition. Currently, the plant community is mostly psammophilous species such as *Thymelaea microphylla*, *Lygeum spartum*, *Stipagrostis pungens*, and *Atractylis serratuloides* (Aidoud et al., 2011; Aidoud, 2018; Hirche et al., 2011). El Bayadh steppe provides diverse essential ecosystem services for humans and the environment, including grazing, agriculture, medicinal plants, and carbon storage (Dalila et Slimane, 2008a; Nasrallah et al., 2020).

4.2.2 Vegetation sampling

The study area's land use changes from 1980 to 2020 were analyzed using ArcGIS to quantify the decline of steppe vegetation cover and identify various ecological patterns. 50 plots of 64 m × 64 m were selected in the area with vegetation cover. The sampling process was organized based on the aridity gradient at the overall scale of the study area. Furthermore, at the commune level, sampling was refined by considering vegetation cover density, management type (grazed or non-grazed), and topographical characteristics. 19 plots have been established in ungrazed areas, including Kef Lahmar (8), Tousmouline (2), Rogassa (6), Bougtob (1), and El Kreither (2). 31 plots have been designed in the grazed areas Kef Lahmar (8), Tousmouline (9), Rogassa (3), Bougtob (6), and El Kreither (5). Data collection on vegetation occurrence in the samplings was carried out in April and October 2023, corresponding to the peak of vegetation in Algeria (Aidoud, 2018; El Zerey, et al., 2009). In each plot, species abundance was estimated using the point contact method. This method has been adopted over the quadrat method due to the low vegetation density in steppe regions (Dussault, 2013).

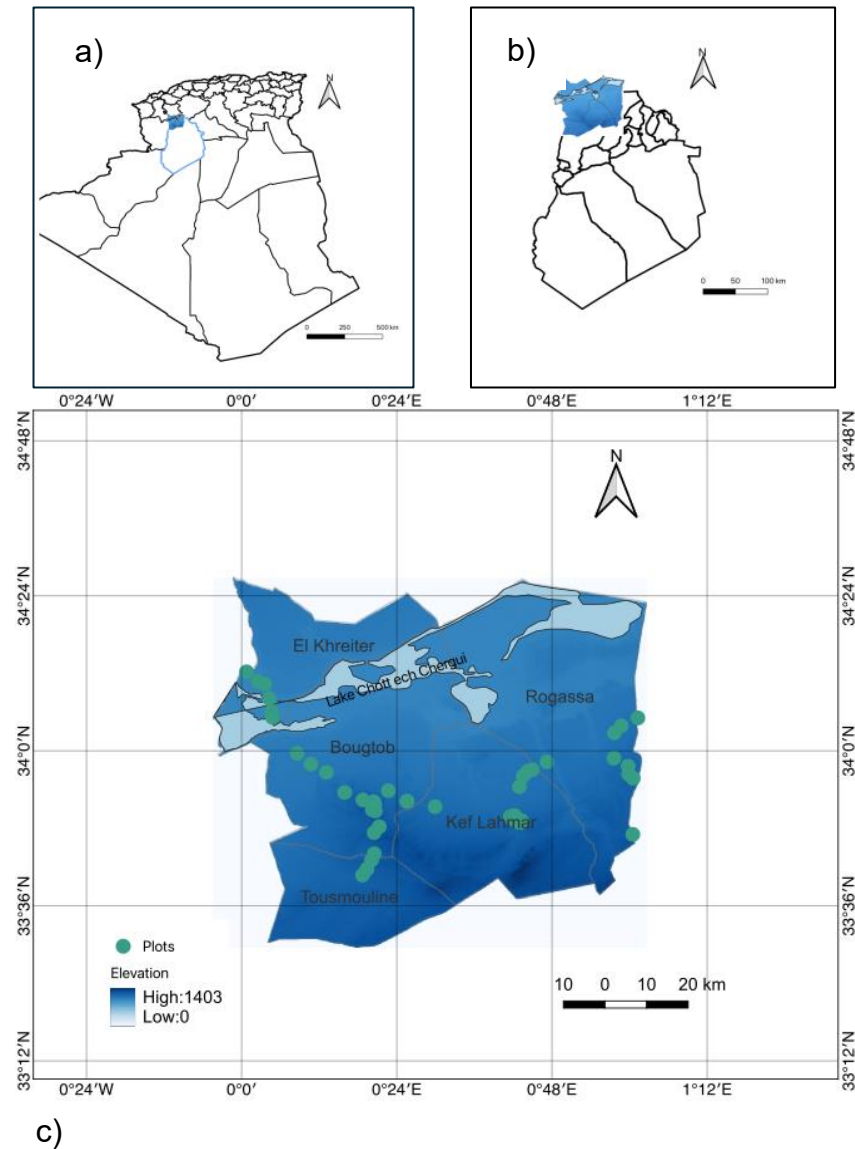


Figure 4.2
the study area. Panel a) shows the map of Algeria. Panel b) represents the entire region of El Bayadh. Panel c) depicts the El Bayadh steppe and the spatial distribution of the 50 plots.

4.2.3 Functional Traits sampling

We selected three functional traits related to plant establishment: seed mass (SM), specific leaf area (SLA), and carbon/nitrogen ratio (C/N). Additionally, we considered three traits related to plant persistence: plant height (H), leaf area (LA), and root length (R) (Weiher et al., 1999).

Trait values were measured in the field on species representing at least 80% of the vegetation cover of each plot (Dussault, 2013; E. Garnier et al., 2001; Lavorel et al., 2011). We used a tape measure to obtain root length (R) and plant height (H). Before the measure, the plants were

entirely removed from the soil to avoid measuring errors. The sampling and the treatment of leaves used for measuring SLA and LA were carried out according to the protocol described by [Garnier et al., \(2001\)](#). The leaves were harvested from 25 individuals per species and placed in bottles filled with deionized water before being carried to the laboratory in a cooler ([Garnier et al., 2001](#)). The leaf surface (LA) was obtained by analyzing pictures of fresh leaves with ImageJ software version 1.8 ([Gao et al., 2022](#)). Then, the leaves were dried at 60°C to constant weight and specific leaf area (SLA) were calculated ([Yu et al., 2023](#)). Furthermore, the leaf's carbon and nitrogen content were determined by the CHN analyzer. CHN analyzer combusts the plant sample at high temperatures, converting the carbon and nitrogen into gases which are then quantified ([Telek et Marshall, 1974](#)). Seed mass (SM) data was obtained from the work of [Kouider and Maifi \(2018\)](#) and [Dussault \(2013\)](#).

4.2.4 Climatic Dat

We have chosen 12 climatic variables spanning from 1990 to 2020 from TerraClimate. TerraClimate is a dataset providing monthly climate and climatic water balance data for terrestrial surfaces worldwide ([Abatzoglou et al., 2018](#)). These variables include annual and seasonal precipitation (winter, autumn, summer, and spring), potential evapotranspiration, the Palmer Drought Severity Index, the average annual temperatures, and maximum and minimum temperatures. The precipitation-related variables were reduced to two principal components, P1 and P2, through Principal Component Analysis (PCA). These components explain 90% of the total variance in precipitation within the study area. Component P1 (70%) represents a north-south humidity gradient, while Component P2 (20%) captures seasonal variability. Additionally, temperature variables were synthesized into a single principal component, T1 (60%), which reflects a general temperature gradient, with higher values indicating warmer conditions characterized by higher maximum and annual temperatures and lower minimum temperatures. In this study, we considered sand height an important parameter related to desertification. Sand heights were measured in the field using a tape measure. We measured the height of the sand from the level of the firm ground as a reference, up to the maximum height of the sand present in the plot ([Wang et al., 2021](#)).

4.2.5 Statistical analysis of the influence of habitat filtering and competition exclusion

To evaluate the influence of habitat filtering and competitive exclusion, we calculated multiple statistical indices that describe the convergence and divergence of functional trait values at the community level. We compared these observed indices (Ind_{obs}) to those derived from a null

model (Ind_{exp}) that simulates a random distribution of traits. This comparison enables us to determine whether the observed trait distributions are shaped by ecological processes, such as habitat filtering and competition, or if it is a random variation.

Statistical indices of convergence and divergence. To assess trait convergence, we selected two indices: range and variance (Var) (Perronne et al., 2017). Each index was chosen to address the limitations of the others. The trait range effectively represents habitat filtering but is sensitive to extreme trait values, in contrast, variance captures both convergence due to filtering and divergence resulting from competition while being more robust to extreme values (Cornwell and Ackerly, 2009). To assess trait divergence, we employed the following metrics: kurtosis (K), the standard deviation of nearest neighbour distances (SDNN) along the trait axis, which captures the concept of limiting similarity, and the range-standardized version of SDNN (SDNNr) (May et al., 2013). SDNNr is calculated by dividing SDNN by the range of trait values, thereby controlling for the influence of habitat filtering during trait divergence analysis (Kraft and Ackerly, 2010). This approach allows us to isolate the effects of competitive exclusion by standardizing trait variability across communities. Traits convergence would lead to reduced ranges and variances, in contrast, divergence would result in lower kurtosis and diminished standard deviation of nearest neighbour distances (SDNN) and the range-standardized version of SDNN (SDNNr) (Kraft and Ackerly, 2010; May et al., 2013).

Null models design. To create the random pattern, we developed two null models: In Model 1, which explores the trait convergence, we assume site equiprobability, meaning that each plant species has an equal probability of being present in all sites, irrespective of biotic interactions or local conditions (Gotelli, 2000). In Model 2, which examines trait divergence, we assume equiprobability of abundances, where each species has an equal probability of being dominant in each site, without consideration of environmental factors or biotic interactions (Perronne et al., 2017). We conducted 999 random permutations for each null model using the `randomizeMatrix` function from the `picante` package for model 1 and the `sample` function for Model 2 in R version 4.4.1 (de Bello et al., 2021).

Comparison test and strength of ecological process. We employed paired Wilcoxon signed-rank tests to compare the observed indices (Ind_{obs}) with the expected values (Ind_{exp}) generated by the null model (Kraft et al., 2008). A non-random pattern, indicating the influence of habitat filtering or competitive exclusion on trait distribution within the El Bayadh steppe community, would be supported by a P-value < 0.05. Additionally, we calculate the Standardized effect

sizes (SES) to quantify the strength of habitat filtering (Trait convergence) and competition exclusion (trait divergence) at the community level (Lv et al., 2024; May et al., 2013). The SES were calculated as follows.

$$SES = (Ind_{obs} - Ind_{exp}) / Sd_{Indexp}$$

Ind_{obs} is the observed trait index, Ind_{exp} is the expected trait index, and Sd_{Indexp} is the standard deviation in the denominator. A strong trait convergence or divergence will be supported by an $SES < 0$ (de Bello et al., 2021).

Traits convergence and divergence variation across an Environmental gradient and land use type. We conducted Spearman rank correlation tests to assess how the strength of convergence and divergence, measured by SES, varies across climatic gradients, land use types, and sand height (de Bello et al., 2021; Kraft and Ackerly, 2010; May et al., 2013). A Spearman coefficient close to 1 or -1 indicates a strong correlation, while a coefficient close to zero indicates a weak correlation.

4.3 Results

4.3.1 Evidence of Habitat Filtering and competition Exclusion in El Bayadh steppe community

We evaluated the influence of habitat filtering and competition exclusion by analyzing the convergence and divergence of six functional traits within the local plant communities of the El Bayadh steppe.

Trait convergence evidence and strength. The Wilcoxon rank-sum test comparing observed and null model distributions for indices related to convergence (Range and Variance) revealed no significant differences for carbon/plant ratio (CN) and seed mass (SM) (P-value > 0.05; Figure 4.3). This suggests there is no evidence of trait convergence for these traits, or that habitat filtering did not result in their convergence. In contrast, we found clear evidence of convergence for root length (R), leaf area (LA), and specific leaf area (SLA) (P-values < 0.05; Figure 4.3), suggesting that habitat filtering influences the distribution of these trait values within the El Bayadh steppe community. Plant height shows evidence of convergence for trait variance, but for trait range, there was no evidence (P-value>0,05).

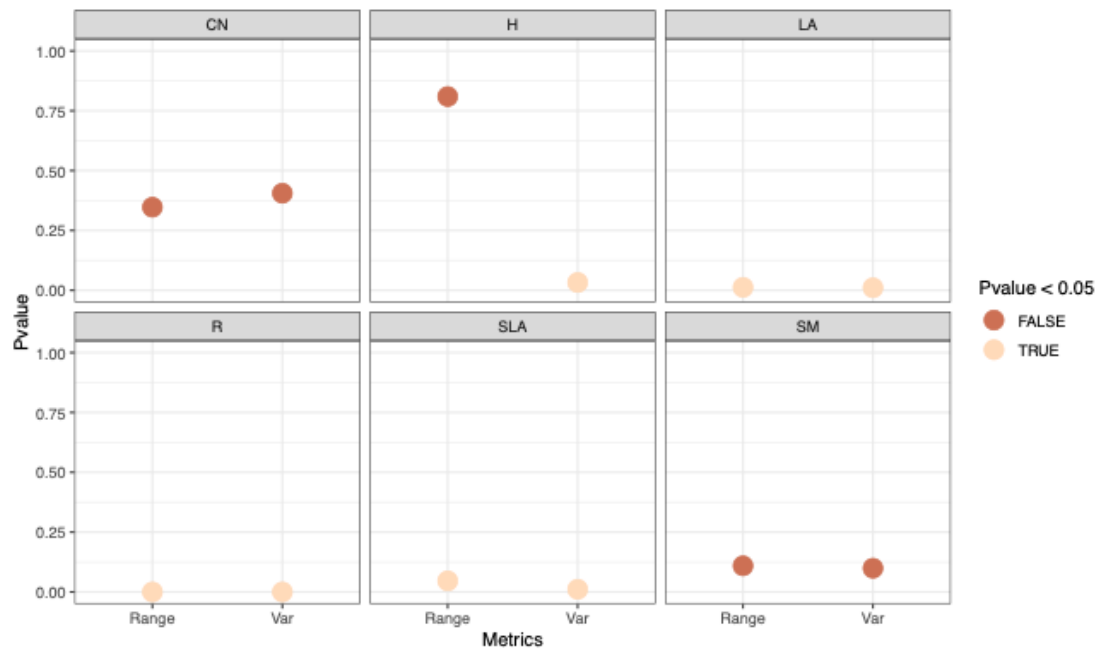


Figure 4.3

The P-value of the Wilcoxon rank-sum test between the observed and the random pattern for convergence indices for each functional trait. On the x-axis, Convergence indices: Range and variance (Var). On the y-axis, p-values result from the Wilcoxon rank-sum test. The colour indicates the significance of convergence: salmon for significant convergence (P-value < 0.05) and peach for non-significance (P-value > 0.05). Traits abbreviations: Carbon nitrogen ratio (CN), plant height (H), leaf area (LA), root length (R), specific leaf area (SLA), and Seed mass (SM).

This means that while habitat filtering might standardize some aspects of plant height variation, the extremes are influenced by other factors, such as competition exclusion or disturbance (Figure 4.3). Additionally, the average of the standard effect size (SES.mean) of the 50 plots (64 m x 64 m) for convergence indices was positive (Figure 4.4) for the carbon/nitrogen ratio (CN), leaf area (LA) specific leaf area (SLA) and seed mass (SM), meaning that the observed traits pattern shows weak convergence than expected by null model, indicating a weaker habitat filtering influence on those traits. In contrast, we found a negative (Figure 4.4) SES.mean for Root length (R) and plant height (H), indicating a strong influence habitat filtering influence on those traits. In summary, our results related to convergence show that the influence of habitat filtering is effective for root length (R), specific leaf area (SLA), leaf area (LA) and plant height, however, this influence is stronger for root length (R) and plant height (H)

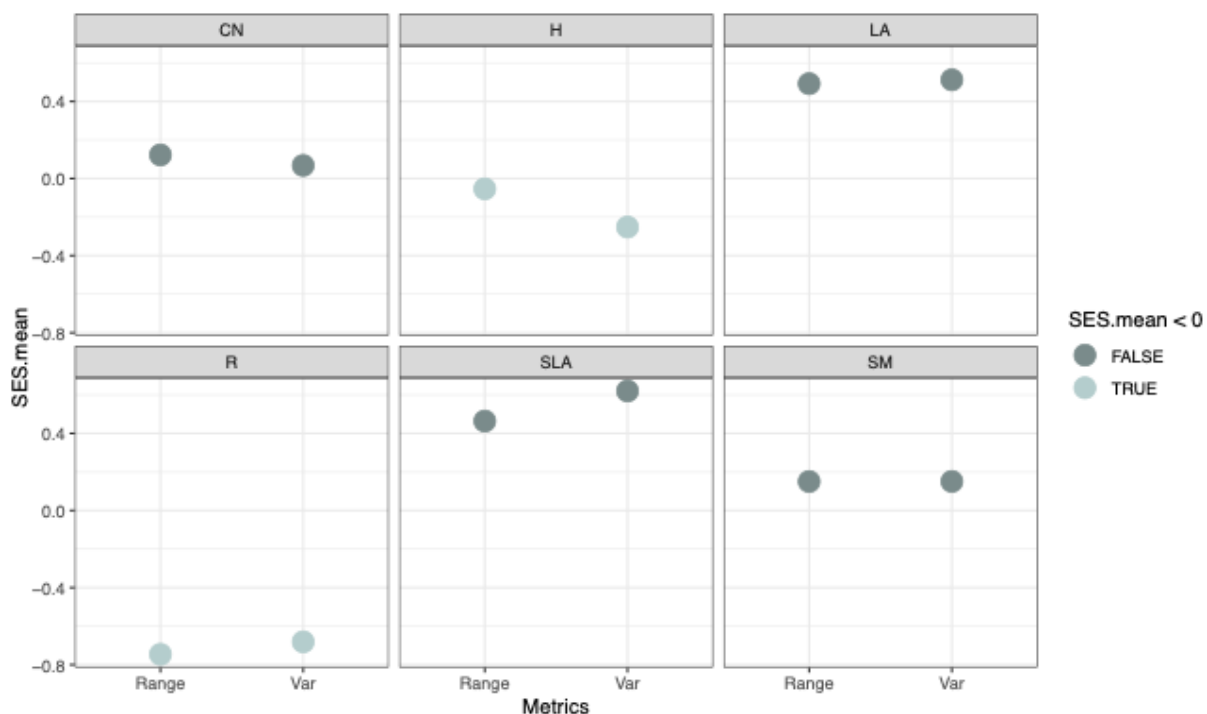


Figure 4.4

Standard effect size mean for convergence indices. On the x-axis, indices related to Convergence (Range, and variance (Var). On the y-axis, the standard effect size means (SES.mean). The colour indicates the convergence strength: Light cyan indicates strong convergence (SES.mean < 0), while cyan indicates weak convergence (SES.mean > 0).

Traits divergence evidence and strength. The Wilcoxon rank-sum test comparing the observed trait distributions with those from the null model for divergence indices (Kurtosis (K), SDNN, and SDNNr) showed no significant evidence of trait divergence for most traits, including CN, H, R, SLA, and SM, when habitat filtering was not controlled (P-value > 0.05 for both K and SDNN). However, when habitat filtering was accounted for (using SDNNr to control for habitat filtering), significant trait divergence was detected (P-value < 0.05) across all species traits (Figure 4.5). Notably, only leaf area (LA) demonstrated evidence of divergence in both the controlled and uncontrolled habitat tests (P-value < 0.05 for Kurtosis, SDNN, and SDNNr), suggesting the influence of competitive exclusion for this trait at the plot scale (64m x 64m).

Additionally, the mean Standard Effect Size (SES.mean) was positive for most traits, including plant height (H), root length (R), specific leaf area (SLA), and seed mass (SM), suggesting that the influence of competitive exclusion was weak for these traits. In contrast, a negative SES was observed for leaf area (LA) and the carbon-to-nitrogen (CN) ratio, indicating a stronger influence of competitive exclusion on these traits at the plot scale (Figure 4.6).

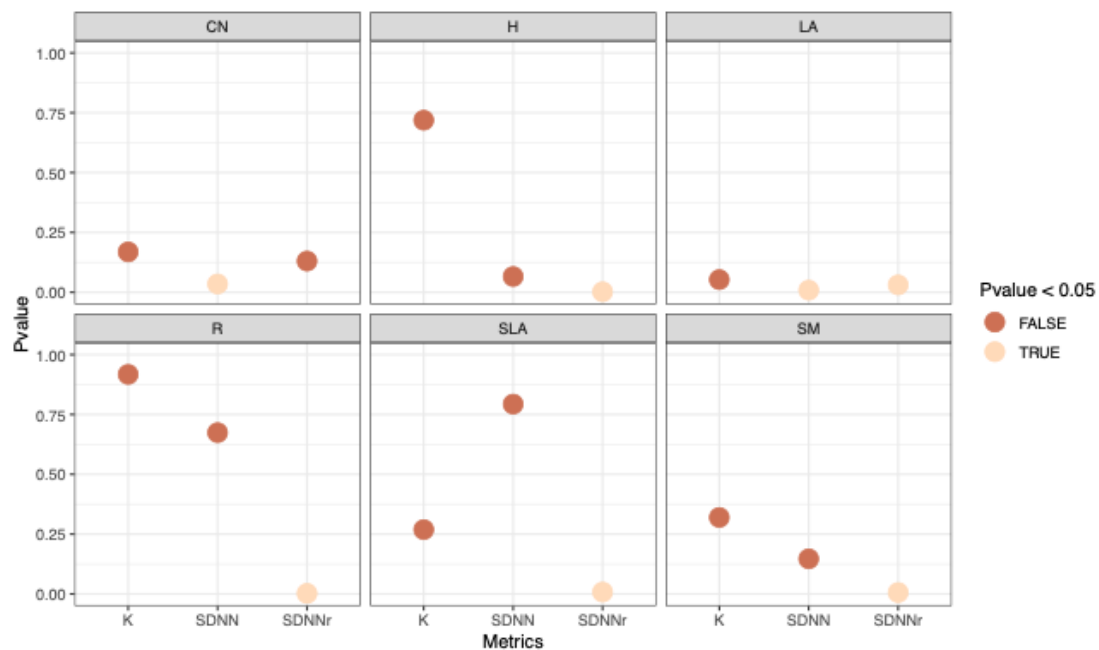


Figure 4.5

P-value of Wilcoxon rank-sum test for divergence indices. On the x-axis, indices related to trait divergence (kurtosis (K), the standard deviation of nearest neighbour (SDNN), and the range standard deviation of nearest neighbour (SDNNr). On the y-axis, p-values result from comparing observed trait patterns with those obtained from the null model 2. The colour indicates the significance of divergence: salmon for significant divergence (P-value<0.05) and peach for non-significance (P-value>0.05).

In brief, our findings indicate that differences in traits are more noticeable when the impact of habitat filtering is considered. This suggests that competition still has an influence, but it is overshadowed by the more significant effects of environmental filtering. Additionally, competitive exclusion was particularly evident for CN and LA, highlighting these traits as key axes of competition at the plot scale.

4.3.2 Variation of influence habitat filtering and competition exclusion across a climatic gradient and land use type

Standard effect size variation. In the analysis shown in Figure 4.7, Spearman's rank correlation was used to assess the relationship between environmental factors, land use type, and the standard effect size (S.ES) of convergence indices. The results indicated a negative correlation between P2 (which captures seasonal variability) and S.ES of root length (R), carbon/nitrogen ratio (CN), plant height, and seed mass (SM), suggesting that habitat filtering has a stronger influence during seasons with high precipitation averages (spring and autumn). Additionally, a moderate negative correlation was found between land use type and S.ES for

specific leaf area (SLA), CN, and plant height, indicating that grazing reduces the influence of habitat filtering for those traits at the local scale (64 x 64 m).

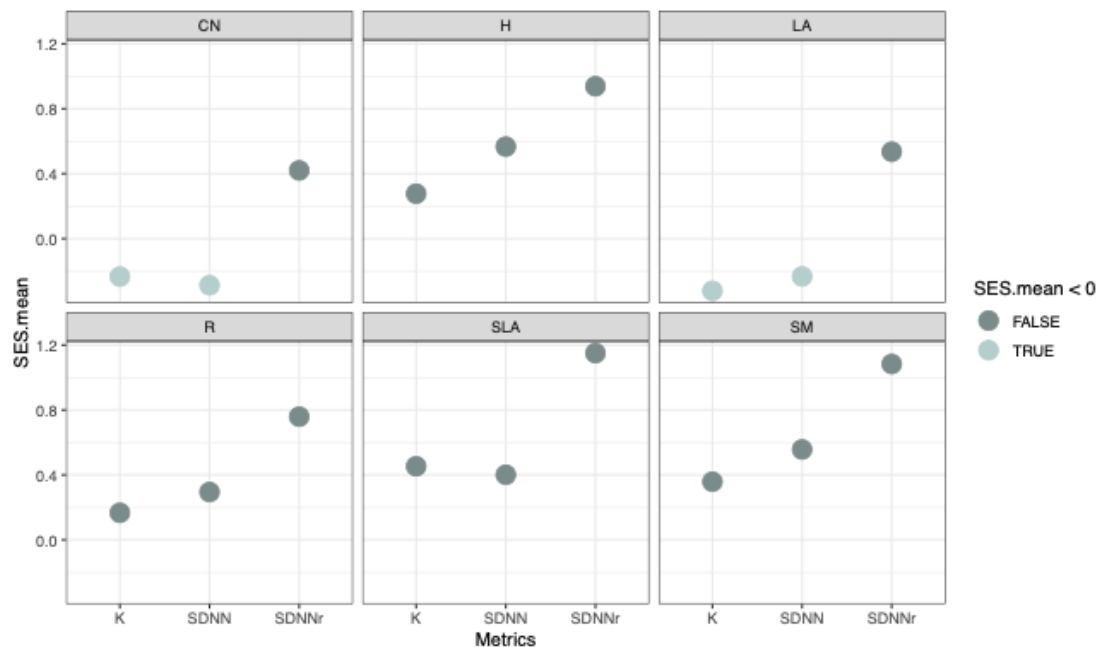


Figure 4.6

Standard effect size test for divergence indices. On the x-axis, indices related to traits divergence (kurtosis (K), the standard deviation of nearest neighbour (SDNN), The range standard deviation of nearest neighbour (SDNNr). On the y-axis, the standard effect size means of traits (SES.mean). The colour indicates the significance of divergence strength: Light cyan for non-significant divergence strength (SES.mean < 0) and cyan for significance (SES.mean > 0).

Furthermore, sand height was negatively correlated with S.ES for plant height and positively correlated with specific leaf area, suggesting that sand encroachment reduces the influence of habitat filtering for specific leaf area and increases it for plant height and root length. These findings highlight that precipitation and sand encroachment are the primary drivers of trait convergence in the El Bayadh steppe. This indicates that plants in this area are selected based on their ability to adapt to water scarcity and the soil's physicochemical changes due to sand encroachment. Spearman's rank correlation analysis (Fig 8) between covariates and the standardized effect size (SES) of divergence indices (Kurtosis (K), SDNN, and SDNNr) revealed no significant correlations for most traits, except for seed mass (SM), which exhibited a positive correlation with T2, while a negative correlation with P2 (associated with temperature extension) and H which show a negative correlation with sand height. These results suggest

that climatic variables and land use types do not drive trait divergence, indicating a limited influence of competitive exclusion at the plot scale.

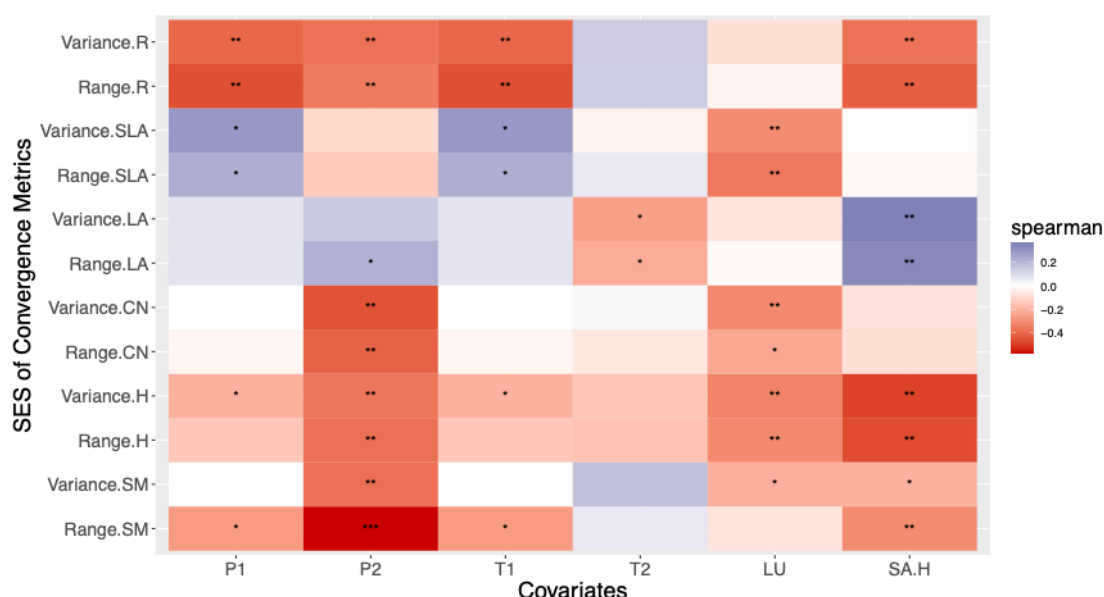


Figure 4.7

Spearman correlation coefficients between standard effect size (SES) of traits convergence metrics and covariates. Coefficients near 1 or -1 indicate a positive or negative correlation. Coefficients close to 0 indicate non-significant correlations. The number of stars in the heatmap reflects the strength of the correlation: * indicates a strong correlation, ** indicates a moderate correlation, and * indicates a weak correlation.**

Spearman's rank correlation analysis (Figure 5.8) between covariates and the standardized effect size (SES) of divergence indices (Kurtosis (K), SDNN, and SDNNr) revealed no significant correlations for most traits, except for seed mass (SM), which exhibited a positive correlation with T2, while a negative correlation with P2 (associated with temperature extension) and H which show a negative correlation with sand height. These results suggest that climatic variables and land use types do not drive trait divergence, indicating a limited influence of competitive exclusion at the plot scale.

4.4 Discussion

4.4.1 Evidence of Habitat Filtering and competition exclusion in El Bayadh steppe community assembly

The first objective of this study was to analyze the roles of habitat filtering and competitive exclusion in community assembly within the El Bayadh steppe at the plot scale. Our results indicate that habitat filtering significantly influences traits such as root length (R), specific leaf area (SLA), leaf area (LA), and plant height (H) (P-value < 0.05).

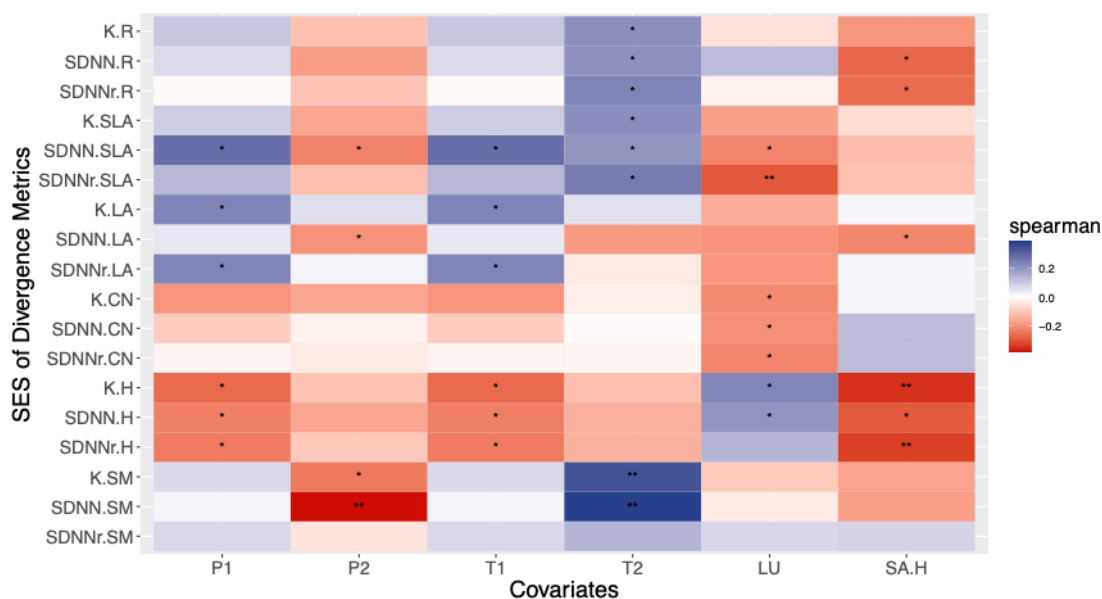


Figure 4.8

Spearman correlation coefficients between the standard effect size (SES) of trait metrics divergence and covariates. Coefficients near 1 or -1 indicate a positive or negative correlation. Coefficients close to 0 indicate non-significant correlations. The number of stars in the heatmap reflects the strength of the correlation: * indicates a strong correlation, ** indicates a moderate correlation, and * indicates a weak correlation.**

However, this influence was strong for root length (R) and plant height (H) ($\text{SES.mean} < 0$). In contrast, the influence of competition exclusion on traits becomes more detectable when the influence of habitat filtering is controlled (for all the traits $P_v\text{-value} < 0.05$ for SDNNr), suggesting that competition plays a role. These results imply that, at the 64 x 64 meters plot scale, habitat filtering and competition exclusion influence community assembly in the El Bayadh steppe. However, habitat filtering has a more significant impact than competition exclusion on the establishment and persistence of plant species. This dominance of habitat filtering is likely due to the semi-arid environmental conditions, which select species based on their ability to cope with water scarcity, extreme temperatures, and poor soil fertility (Hu et al., 2022; Tu et al., 2024; Wang et al., 2021; Zhao et al., 2023). These findings are consistent with Grime's hypothesis, which suggests that habitat filtering plays a predominant role in shaping species distributions in stressed environments such as arid and semi-arid regions (Grime, 1977). Additionally, our results align with studies from other arid and semi-arid ecosystems, such as the Tibetan and Mongolian Plateau steppes, where habitat filtering has also been shown to dominate community assembly, with competition having a more limited influence (Wang et al., 2022).

Furthermore, the influence of habitat filtering was evident ($P\text{-value} < 0$, see Figure 4.3) on functional traits such as root length (R) and plant height (H), as well as specific leaf area (SLA). This indicates that these traits are involved in plant responses to environmental change, with the influence being strongest for root length and plant height (SES mean < 0). These findings align with ecological literature, which suggests that in harsh environmental conditions, plants develop root systems for resource acquisition and reduce plant height and leaf area to limit resource loss (Gupta et al., 2024; Iqbal et al., 2020). However, despite the robustness of our findings, several limitations must be considered. First, our study was conducted at a plot scale of 64 x 64 meters, which may not fully capture the complexity of species interactions. Competition may be more pronounced at finer scales (Kraft and Ackerly, 2010). At these scales, there is less environmental heterogeneity, and species interactions become more important in determining which species can coexist (May et al., 2013). These findings suggest that future research in that region should employ multiscale approaches, incorporating both fine and larger scales, to understand the interplay between habitat filtering and competition fully. Additionally, our study provides only a snapshot of community assembly in the El Bayadh steppe at a given time, with trait and species occurrence data collected over a single year. The relative importance of competition and habitat filtering may fluctuate interannually, particularly in response to environmental variations such as changes in precipitation patterns and temperature (Mendez-Cartin et al., 2024). For instance, during wetter years, increased productivity can heighten competition for water, nutrients, and space, thereby altering competitive dynamics (Bishop et al., 2024). Future research should employ long-term functional traits data and occurrence data to improve the understanding of the relative influence of competition and habitat filtering in the El Bayadh steppes, incorporating both fine and larger

4.4.2 Traits convergence and divergence variation across environmental gradient and land use type.

The second main objective of this study was to evaluate the drivers of trait convergence and divergence in the El Bayadh steppe. Our findings indicate that precipitation related to seasonal variability and sand encroachment were moderately correlated (Spearman coefficient close to 0.5 refer to Figure 5.7) with the SES mean of trait convergence for root length (R), seed mass (SM), plant height, carbon/nitrogen ratio (negative correlation), and leaf area (positive correlation only with sand height). In contrast, land use showed a weak negative correlation (spearman coefficient close to 0 refer to Figure 4.7) with traits such as carbon/nitrogen ratio, specific leaf area (SLA), and plant height.

These results suggest that precipitation and sand encroachment have a greater impact on trait convergence than land use at the plot scale, which is partially consistent with the literature. According to the literature, the main drivers of species composition in the El Bayadh steppes are precipitation and overgrazing (Aidoud, 2018; Dalila and Slimane, 2008). The weak effect of land use on trait convergence indicates that species' adaptive strategies are not primarily focused on coping with overgrazing but rather on survival adaptation to stress, highlighting the increased pressure generated by the intensification of aridification on species in this region. Indeed, research by Oubadi et al., (2024) on the climate of the Algerian steppe has shown an increase in annual aridity, with a transition of 9.20% of the steppe surface from the semi-arid class to the arid class. Simultaneously, the entire subhumid class (1.67%) transitioned to the semi-arid class.

The moderate correlation between sand height and trait convergence aligns with current shifts in El Bayadh's soil characteristics, where the combined effects of vegetation cover regression, wind erosion, and sand deposits from the Sahara have led to the sand encroachment of the region (Alliouche and Kouba, 2023). Furthermore, these findings are consistent with the research of Bouallala et al., (2023), which identifies sand encroachment as a significant factor influencing species composition in arid and semi-arid regions. Additionally, our findings reveal that the effect of habitat filtering on traits such as R, seed SM, H, and C.N was negatively correlated with seasonal changes in water availability and the progression of sand encroachment meaning that in dry seasons with minimal sand encroachment, the impact of habitat filtering decreases, whereas in wet seasons in areas with significant sand encroachment, the influence intensifies. While these results might seem to contradict typical patterns in arid regions—where habitat filtering usually strengthens with increasing stress (Wang et al., 2022)—they can be explained by the effect of sand encroachment which exacerbates environmental stress by degrading the soil's physicochemical properties and reducing its water retention capacity (Bouallala et al., 2022). Consequently, a highly desertified area (with significant sand encroachment) during wet seasons (spring and autumn) may experience greater stress, leading to intensified habitat filtering, compared to a less desertified area during dry seasons (summer and winter). Additionally, the SESmean of leaf area (LA) was positively correlated with sand encroachment (Figure 4.7), indicating that LA convergence is reduced as sand encroachment increases. This may result from the diverse adaptive strategies plants use to cope with sand encroachment (Ekwealor et al., 2019). Sandy environments create heterogeneous microhabitats, allowing different species to occupy varied niches (Bouallala et al., 2023). Some plants may

develop thicker, smaller leaves to conserve water, while others may retain larger leaves but reduce overall leaf numbers. This ecological differentiation leads to reduced convergence in leaf area, as species adapt in different ways rather than converging around a single optimal leaf size. This finding aligns with previous studies, such as those by [Wang et al., \(2021\)](#) which showed that trait convergence of traits like SLA and leaf dry matter decreases in response to sand encroachment.

Furthermore, our results indicate no significant associations (with Spearman coefficients close to 0, as shown in Fig. 8) between the SESmean of divergence indices for most traits and environmental covariates. This suggests that stronger habitat filtering may weaken or overshadow competitive exclusion, which confirms our previous findings. However, the SESmean of divergence indices for SM and H showed significant correlations with precipitation, temperature, and sand height, according to Spearman correlation analysis. Specifically, seed mass was negatively correlated with seasonal precipitation variability and positively correlated with extreme temperatures. In favorable conditions, increased precipitation allows plants to adopt various reproductive strategies, leading to greater divergence in SM. In contrast in harsh conditions, smaller seeds are favored as they require less energy and better withstand extreme environments, resulting in reduced trait divergence ([Gao et al., 2023](#); [Hallett et al., 2011](#)). Regarding plant height (H), the increased trait divergence associated with sand encroachment may be attributed to the adoption of various adaptive strategies in response to the microhabitat variability created by sand encroachment ([Bouallala et al., 2023](#)). However, while these results appear consistent with patterns observed in arid regions, the lack of correlation (Coefficient of spearman close to 0) for certain traits suggests that other factors, such as edaphic properties, topography, erosion or stochastic event may influence community assembly in the El Bayadh steppes. As a result, future studies should account for these factors to see how the influence traits Divergence or divergence in El Bayadh Steppe

4.5 Conclusion

In this study, we explored the influence of habitat filtering and competition exclusion on local community assembly in the El Bayadh steppe. Our findings reveal that the influence of habitat filtering was more significant than competition exclusion in shaping trait patterns at the plot scale. Additionally, we identified seasonal precipitation variability and sand encroachment as the main drivers of trait convergence at the local scale.

These findings align with Grime's hypothesis, which suggests that, under stressful conditions, habitat filtering plays a crucial role in shaping community assembly. Furthermore, the identification of precipitation variability and sand encroachment as key drivers of trait convergence underscores the current state of the El Bayadh steppe, characterized by a pronounced trend of aridification and advancing sand encroachment due to desertification. Recognizing habitat filtering as the primary factor in the assembly of the El Bayadh steppe community highlights the importance of ecosystem management strategies that mitigate environmental stress and safeguard species that have adapted to these harsh conditions created by desertification. However, future research should incorporate multiple spatial scales, multiple time data, and test the influence of additional factors such as edaphic properties, topography, and stochastic events to achieve a systematic understanding of community assembly in the El Bayadh steppe.

5. UTILISATION DES MODÈLES CONJOINTS DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES (JSDM) POUR QUANTIFIER L'INFLUENCE RELATIVE DES FILTRES ÉCOLOGIQUES DANS L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS DE LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE).

APPLYING JOINT SPECIES DISTRIBUTION MODELING TO ASSESS THE RELATIVE INFLUENCE OF ECOLOGICAL FILTERS ON COMMUNITY ASSEMBLY IN THE EL BAYADH STEPPE (ALGERIA)

Patrick-nino OLOUMANE^{1*}, Carlo PREVIL², Wael El ZEREY³, Asma El ZEREY-BELASKRI⁴,

¹Department of Environmental Sciences, Forest Research Institute -University of Quebec Abitibi Témiscamingue, 445 Bd de l'Université, Rouyn-Noranda, QC J9X 5E4, Canada

²Lab. MAPDATA, Geography, UERSE, University of Quebec at Abitibi-Temiscamingue (UQAT), QC, Canada

³Faculty of Earth and Universe Sciences - Departement of geography and Urban planning, University of Oran 2, UCN (WCPA, CEM). Algeria

⁴Laboratoire de Biotechnologie des Rhizobies et Amélioration des Plantes. Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie. Université Oran 1 Ahmed Ben Bella, Algeria

Article publié dans la revue scientifique
Journal of Arid Land (2025)

Abstract

Understanding plant community assembly is crucial for effective ecosystem conservation and restoration. The ecological filter framework describes community assembly as a process shaped by dispersal, environmental, and biotic filters. Additionally, functional traits and phylogenetic relationships are increasingly recognized as important factors influencing species coexistence and community structure. However, both the ecological filter framework and the roles of functional traits and phylogeny in community assembly remain underexplored in the Algerian steppes—particularly in the El Bayadh region, where ongoing vegetation degradation threatens ecosystem stability. This study applied Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC) as an integrative approach to assess how ecological filters influence plant community assembly in the El Bayadh steppe and to evaluate the roles of functional traits and phylogenetic relationships in this process. Environmental data—including soil properties, topography, precipitation, and land use type—were collected across 50 plots in April and October 2023, along with functional traits from 24 species. These traits include root length, leaf area, specific leaf area, clonality, life history, and seed mass. HMSC results revealed that soil properties and precipitation were the primary drivers of community structure, while sand encroachment and elevation had a moderate influence. In contrast, competition and grazing played relatively minor roles. Species responses to environmental covariates were heterogeneous: soil fertility and texture had mixed effects, benefiting some species while limiting others; sand height and precipitation variability generally had negative impacts, whereas grazing exclusion favored many species. A weak phylogenetic signal was recorded, indicating that community assembly was driven more by environmental filtering than by shared evolutionary history. Functional trait responses to environmental variation reflected plant strategies that balanced resource acquisition and conservation. Specifically, seed mass, leaf area, and root length increased under higher soil moisture and nutrient availability but declined in response to salinity, precipitation variability, and sand height. Clonality and perennial life history traits enhanced the survival of plant species under harsh conditions. Overall, this study provides a holistic understanding of community assembly processes in the El Bayadh steppe and offers valuable insights for ecosystem management and restoration in arid and degraded ecosystem environments.

Keywords: community Assembly, Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC), Ecological filter, Functional Traits, Phylogeny, Conservation Strategies, El Bayadh steppe

5.1 Introduction

Understanding the mechanisms and drivers of plant community assembly represents a key challenge in ecology and is crucial for developing effective ecosystem conservation and restoration strategies (Keddy and Laughlin, 2021; Wang et al., 2022; Weiher and Keddy, 2001). Community assembly results from both deterministic and stochastic processes, synthesized in the framework of ecological filters (Elton et Elton, 1927; Grinnell, 1917; Hubbell, 2001; Lortie et al., 2004). Various filters that act on the regional species pool shape the community species pool (Lortie et al., 2004). These filters include dispersal filtering, which selects plants based on their dispersal ability, and abiotic filtering, which selects plants based on their ability to tolerate environmental conditions such as soil parameters, climate, and topography (Wang et al., 2018). Conversely, biotic filtering selects species based on their ability to cope with biotic interactions such as competition, facilitation, or herbivory (Braun et Lortie, 2024; Dong et al., 2019; Schamp et al., 2022). The ecological filter framework offers an integrated approach to understanding community assembly by simultaneously analyzing the various processes that govern species establishment and persistence within an ecosystem (Lortie et al, 2004). This approach facilitates the development of more effective conservation strategies specifically tailored to the ecological characteristics of each ecosystem. However, despite its theoretical advancements, the applications of this framework remain limited, especially in arid and semi-arid ecosystems such as the Algerian steppes, particularly in the El Bayadh region.(Slimani and Aidoud, 2018).

The steppes of the El Bayadh region, located in the northwest of Algeria, are low-productivity environments characterized by low precipitation and high temperatures. In its viable state, this ecosystem delivers essential ecosystem services, including forage provision for livestock, carbon sequestration in soils, climate regulation, and soil stabilization (Bouacha et al., 2018). It also harbors plant biodiversity adapted explicitly to arid conditions (Okkacha et al., 2014). However, for several decades, this ecosystem has experienced degradation of its vegetation cover, soil, and floristic biodiversity due to human activities and increasing aridity (Alliouche and Kouba, 2023). Addressing this degradation requires a thorough understanding of the ecological filters driving community assembly, which is crucial for developing effective ecosystem management and restoration strategies (Slimani and Aidoud, 2018). The analysis of the existing literature on ecological filters in the El Bayadh region reveals several gaps:

First, current studies mainly focus on the influence of precipitation and grazing, which are considered the primary ecological filters driving the assembly of plant communities in the steppe ecosystem of the El Bayadh region (Amghar et al., 2012; Belala et al., 2018; Zouidi et

al., 2023). While these two factors significantly impact arid ecosystem, this focus limits the exploration of other important ecological filters. In addition to precipitation and grazing, factors such as edaphic variables (Adjabi et al., 2019), sand encroachment (Bouallala et al., 2023), topography (Abdelghani et al., 2016), and competition (Stubbs and Wilson, 2004) substantially affect community assembly in arid and semi-arid areas. Edaphic factors play a crucial role in structuring plant communities in arid and semi-arid areas (Kargar-Chigani et al., 2017). The soils of the El Bayadh region are characterized by a high alkaline pH, low fertility, elevated temperatures, and significant limestone content (Belaroui and Megdad, 2014). These harsh soil conditions act as an abiotic filter, allowing only species capable of tolerating such constraints to thrive, thereby limiting overall species diversity. Sand encroachment further exacerbates these edaphic challenges, as the deposition of sand from the Saharan area and ongoing soil degradation favor psammophilous plant species that are well-adapted to sandy environments (Bouallala et al., 2023). Furthermore, topography also serves as an ecological filter by modulating local environmental conditions, particularly microclimates and soil properties (Kumar et al., 2023). By influencing temperature, moisture, and nutrient availability, topography selects species capable of adapting to specific conditions. Variations in elevation and slope create diverse microclimates, where certain areas provide favorable conditions for plant growth, while others impose stricter abiotic constraints (Yang et al., 2020). Finally, competition plays a role in shaping plant communities (Stubbs and Wilson, 2004). While abiotic filtering generally predominates in arid environments (Li et al., 2018; Erdős et al., 2024; Lv et al., 2024), some studies suggest that competition can intensify under increasingly stressful environmental conditions. For instance, Wang et al. (2021) demonstrated that competition intensity increases along a desertification gradient. Given the ongoing aridification of the El Bayadh steppe (El Zerey, al., 2009), it is crucial to assess the role of competition as an ecological filter to better understand the mechanisms driving community assembly.

Secondly, the taxonomic approach remains the most widely used analytical framework in studies conducted in the region (Ghezlaoui et al., 2013; Habib et al., 2014; Kouba et al., 2021). However, the broader literature highlights several limitations of this method. It fails to generalize ecological principles beyond the studied areas, and it does not account for the influence of functional traits and phylogenetic relationships on plant responses to environmental variation (Garnier and Navas, 2012; Laughlin et al., 2015; McGill et al., 2006). Nevertheless, the functional and phylogenetic dimension are crucial for understanding species adaptation strategies and their persistence under changing environmental conditions (Weiher and Keddy, 1995). Third, the most used statistical frameworks are ordination methods,

including canonical correspondence analysis (CCA), non-metric multidimensional scaling (NMDS), and detrended correspondence analysis (DCA) (Ghezlaoui and Benabadji, 2013; Naouel and Sirine, 2020). While useful for visualizing ecological gradients and species distribution patterns, these methods have significant limitations. They do not allow for the quantification of the relative influence of each ecological filter nor do they account for species co-occurrence phenomena (Ovaskainen and Abreco, 2020). These limitations hinder a mechanistic understanding of community assembly processes, thereby restricting the development of ecologically relevant management and restoration strategies.

To address these limitations, recent advances in ecological community modeling propose integrated frameworks capable of simultaneously accounting for the influence of multiple ecological filters while incorporating functional and phylogenetic dimensions (Tikhonov et al., 2020; Zhang et al., 2020). Joint species distribution models (JSDMs), such as the Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC), offer a robust alternative to traditional taxonomic and ordination-based approaches (Ovaskainen and Abreco, 2020). HMSC is a multivariate hierarchical Bayesian model that jointly models species occurrences as a function of environmental covariates, species traits, and spatial structure (Seoane et al., 2023). By integrating fixed and random effects, HMSC captures the influence of environmental filtering, the influence of functional traits and phylogenetics in the response of species to environment change, and species co-occurrence patterns, making it particularly effective in revealing mechanisms such as competition and dispersal limitation (Ovaskainen and Abreco, 2020). Moreover, functional traits and species phylogeny are increasingly used as key variables for improving the accuracy of ecological models (Laughlin et al., 2012; Laughlin and Laughlin, 2013; Shipley et al., 2011). Traits represent a species' morphological, physiological, or phenological characteristics that influence its performance within a habitat (Duan et al., 2017; Seoane et al., 2023). Incorporating these traits into assembly community modelling allows for a more nuanced evaluation of plant responses to environmental covariates and improves the accuracy in determining the influence of ecological filters (Lavorel et al., 2011; Violle et al., 2007). Furthermore, species that are closely related from an evolutionary perspective often share similar physical characteristics and ecological behaviors (Kraft and Ackerly, 2010). By including phylogenetic data in community assembly modelling, we can better capture these similarities and differences, thereby improving prediction accuracy (Xu et al., 2017). This is especially helpful for species that have not been extensively studied empirically (Emerson and Gillespie, 2008; Peterson and Parent, 2021).

This study assessed the influence of each ecological filter on community assembly, including precipitation, grazing, edaphic variables, topographic variables, sand encroachment, and competition, by using the Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC). Specifically, we aim to answer the following questions: (1) What is the contribution of each ecological filter to community assembly in the El Bayadh steppe? and (2) How do functional traits and phylogeny affect species responses to environmental changes?

5.2 Materials and Methods

5.2.1 Study area

The study area (Figure 5.1) is in the north of El Bayadh region, Alegria (33° 30'–34°28'N, 00° 10'W–01° 06'E). It represents a transition zone between the Atlas Tell and the Sahara (El Zerey et al., 2009). The altitudes vary between 900 m and 1400 m (Hamlat et al., 2024a). The climate is semi-arid, characterized by cold winters and hot and dry summers (El Zerey et al., 2009). The precipitation is low, with an annual average of 230 mm between 1990 to 2020. The mean annual temperature is 18 °C (-0.9°C in winter and 36.7°C in summer) (Bouregaa, 2023; Slimani et Aidoud, 2018). The soil is alkaline with a high calcium carbonate. It has low organic matter and humidity, and its texture varies from sandy to sandy-loamy and loamy. The vegetation is sparse and well-suited to survive in arid conditions. In the 1980s, the dominant species were *Stipa tenacissima* and *Artemisia herba-alba*, however since the 1990s, desertification has significantly changed the plant composition. Currently, the plant community is mostly psammophilous species such as *Thymelaea microphylla*, *Lygeum spartum*, *Stipagrostis pungens*, and *Atractylis serratuloides* (Slimani et al., 2010; Slimani et Aidoud, 2018). El Bayadh steppe provides diverse essential ecosystem services for humans and the environment, including grazing, agriculture, medicinal plants, and carbon storage (Benslimane et al., 2009; Hadeid, 2008; Nasrallah et al., 2020).

5.2.2 Vegetation sampling

The sampling process was organized based on the aridity gradient at the overall scale of the study area. Furthermore, at the community level, sampling was refined by considering vegetation cover density, management type (grazed or non-grazed), and topographical characteristics. 19 plots have been established in ungrazed areas, including Kef Lahmar (8), Tousmouline (2), Rogassa (6), Bougtob (1), and El Kreither (2). 31 plots have been designed in the grazed areas Kef Lahmar (8), Tousmouline (9), Rogassa (3), Bougtob (6), and El Kreither

(5). Data collection on vegetation occurrence in the sampling plots was conducted in April and October 2023, corresponding to the optimal periods for plant growth in the Algerian steppe (El Zerey et al., 2009).

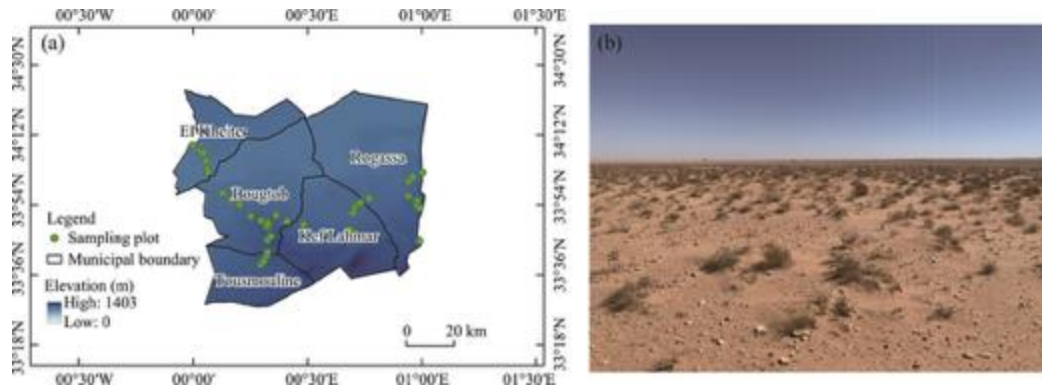


Figure 5.1

Geographic distribution of vegetation sampling plots across the study area (a) and example of a degraded steppe ecosystem in Kef Lahmar municipality, El Bayadh Province, Algeria (b)

In each plot, species abundance was estimated using the point intercept method, which involves systematically placing a small-diameter sampling pole or pins along diagonal transects within the plot and recording the plant species that come into direct contact with the sampling points (Bonham, 1989). This method has been adopted over the quadrat method due to the low vegetation density in steppe regions (Dussault, 2013).

5.2.3 Functional traits sampling and phylogenetic data

We selected six functional traits from a core list relevant to understanding plant responses to ecological filters (see Table 5.1). Leaf area (LA) and specific leaf area (SLA) were chosen to assess plant responses to abiotic factors. Root length (R), clonality (CL), and life history (LS) were selected to assess plant responses to biotic filters. Seed mass (SM) was the only trait related to dispersal (Weiher et al., 1999). Trait values were measured in the field at the plot level on species representing at least 80% of the vegetation cover of each plot (Lavorel et al., 2011; Pakeman and Quested, 2007). Randomly selected individuals from each species were used for measuring traits, and the average was used to represent the mean trait and its variability for each species. A tape measure was utilized to measure root length (R). Plant was carefully

removing from the soil to accurately measure root length (R) and minimize measurement errors. The sampling and the treatment of leaves used for measuring specific leaf area (SLA) and leaf area (LA) were carried out according to the protocol described by [Garnier et al., \(2001\)](#). The leaves were harvested from 25 individuals per species, and placed in bottles filled with deionized water before being carried to the laboratory in a cooler ([Garnier et al., 2001](#)). The leaf surface (LA) was obtained by analyzing pictures of fresh leaves with ImageJ software version 1.8 ([National Institute of Health, USA](#)). Then, the leaves were dried at 60°C to constant weight and specific leaf areas (SLA) were calculated ([Yu et al., 2023](#)). Seed mass (SM) data was obtained from the work of [Kouider and Maifi \(2018\)](#) and [Dussault \(2013\)](#). Clonality (CL) and life history (LS) were collected by observation in the field. A phylogeny tree was obtained by transforming the taxonomy data in R using the feature *phylo* of package *ape* ([Paradis and Schliep, 2019](#)).

Tableau 5.1
Functionals traits and their ecological function

Functional trait	Ecological function	Ecological filter
Specific leaf area	Acquisition, retention, and growth	Abiotic
Leaf area	Acquisition and retention	Abiotic
Seed mass	Dispersion and germination	Dispersal
Life story	Persistence	Biotic
Clonality	Space acquisition	Biotic
Root length	Resource acquisition	Biotic

5.2.4 Explanatory variables

Climate data, soil characteristics, topography, and land use types (LU) were collected for the 50 plots. We selected twelve climatic variables from 1990 to 2020 from TerraClimate. TerraClimate is a dataset providing monthly climate and climatic water balance data for terrestrial surfaces worldwide ([Abatzoglou et al., 2018](#)). These variables include annual and seasonal precipitation (winter, autumn, summer, and spring), potential evapotranspiration, the Palmer Drought Severity Index, the average annual temperatures, and maximum and minimum temperatures. To mitigate the risks of multicollinearity and model overfitting, we conducted a principal component analysis (PCA) to reduce the number of climatic variables ([Seoane et al., 2023](#)). The precipitation-related variables were reduced to two principal components, P1 and P2, explaining 90% of the total variance in precipitation within the study area. Component P1

(70%) represents a north-south humidity gradient, while Component P2 (20%) captures seasonal variability. Additionally, temperature variables were synthesized into a single principal component, T1 (60%), which reflects a general temperature gradient. Furthermore, a Spearman correlation test was conducted between species occurrence and the climatic principal components (P1, P2 and T1) to select the most explanatory variable (Pratt et al., 2022). P1 and P2 were found significantly correlated with species' occurrence, while T1 was not significantly correlated. Based on this analysis, P1 and P2 were used as the climatic data in the Species Distribution Models (SDM).

Additionally, we analyzed eight soil characteristics. The chemical variables include pH, soil moisture, carbon-to-nitrogen ratio, salinity, conductivity, and calcium carbonate (CaCO_3). The physical variables are granulometry and sand height. We reduced the chemical variables to two principal components. The first component (S1) captures a gradient related to salinity and conductivity, while the second component (S2) represents a gradient of fertility and moisture. The soil samples used to analyze the physico-chemical properties of the soil were collected from designated plots used for vegetation sampling. pH, salinity and conductivity were measured using an Oakton WD-35634-35 pH meter. Soil moisture content was determined by calculating the difference between the fresh and dry masses of the soil (Barbagelata, 2006). The soil's carbon and nitrogen content were determined by the CHN analyzer (Telek et Marshall, 1974). CHN (Flash 2000, Thermo Fisher Scientific, Waltham, United States of America) analyzers combust the soil sample at high temperatures, converting the carbon and nitrogen into gases which are then quantified (Telek et Marshall, 1974). The proportion of soil CaCO_3 was determined by the soil's reaction to hydrochloric acid (HCl). The intensity and duration of effervescence give qualitative insights into the amount of CaCO_3 in the soil (Paltseva, 2024). To determine soil texture, we use the sedimentation method, which relies on the principle that larger, heavier particles settle more rapidly in water compared to smaller, lighter particles (Yudina et al., 2020). Sand height was measured in the field using a tape measure (Wang et al., 2021). We measured the height of the sand from the level of the firm ground as a reference, up to the maximum height of the sand present in the plot. Elevation was the most relevant topography variable after a Spearman correlation with slope and species occurrence. It was measured in the field using the Trimble Geo 7X GPS.

5.2.4 Structure of Hierarchical Model Species Community (HMSC) and linking with ecological filters

HMSC is a joint species distribution model featuring a hierarchical structure (Figure 5.2) that enables us to evaluate how environmental and biotic filters influence community assembly (Ovaskainen and Abreco, 2020). HMSC also accounts for the study design and the geographical coordinates of the study area to quantify stochastic processes at the local level (plots). HMSC is a multivariate hierarchical generalized linear mixed model fitted with Bayesian inference (Ovaskainen et al., 2017; Ovaskainen and Abreco, 2020). Thus, for plot i , the distribution of species j (Y_{ij}) can be expressed as: $Y_{ij} \sim D(L_{ij}, \sigma_j^2)$, where D is a statistical distribution (Probit, normal, or Poisson) suitable for the type of data used in Y_{ij} ; L_{ij} is the linear predictor; and σ_j^2 is a variance term for the distribution of species j . The linear predictor L_{ij} is modelled from a fixed part L_F , and a random part L_R . L_F represents the distribution of species j that is explained by the environmental covariates. It can be expressed as a linear regression: $L_{ij} = \sum (x_{ik} \beta_{jk})$, where x_{ik} represents the value of covariate k in the plot i and β_{jk} represents the response of species j to covariate k . β_{jk} depends on the value of the functional traits and phylogeny and is modelled as follows: $\beta_{jk} \sim \text{Normal}(u_j, V \otimes [\rho C + (1-\rho)I])$, where u_j represents the expected fundamental niche of species j ; V is the variation around this expectation; $\otimes$ represents the Kronecker product; ρ measures the strength of the phylogenetic signal; and C and I represent the phylogenetic relationship matrix and the identity matrix, respectively. u_j accounts for the trait's effect on plant response to covariate k and can be modelled as: $u_j = \sum (t_{jl} \gamma_{lk})$, where t_{jl} represents the value of trait l for species j and γ_{lk} represents the effect of trait l on the species response to covariate k . ρ ranges from 0 to 1; when $\rho=0$, the residual variance is independent among species, indicating that closely related species do not have more similar environmental niches than distantly related ones (Ovaskainen and Abreco, 2020). As ρ approaches 1, the species' environmental niches are fully structured by their phylogeny, with closely related species exhibiting greater niche similarity than expected by chance, reflecting niche conservatism (Ovaskainen and Abreco, 2020). The random term L_R enables modelling the variations in species occurrence and cooccurrence that cannot be attributed to species responses to the environmental covariates. L_R can be expressed as follows: $L_R = \varepsilon_{ij}^S$, where ε refers to a random effect that operates at the level of the sampling unit S . These random effects will be modelled as: $\varepsilon_{ij}^S \sim \text{Normal}(0, \Omega^S)$, where Ω^S is a species-by-species residual variance-covariance matrix.

HMSC can be conceptually linked to the assembly rules framework (Ovaskainen et al., 2017). The fixed effects component (L_F) of HMSC models environmental filtering—that is, how the

interplay between species' niches and environmental heterogeneity influences species occurrence and abundance. The random effects (L_R) part of HMSC models biotic filtering, namely how the ecological interactions among species influence their occurrences, particularly their cooccurrences. A key parameter of this part of the model is the species-to-species association matrix Ω , which describes those species pairs that are found together either more or less often than expected by chance (Ovaskainen et al., 2017; Ovaskainen and Abreco, 2020). Dispersal limitation also causes variations in species occurrence that environmental filtering cannot explain, resulting, for example, in a species being absent from an area where the environmental conditions are suitable. Therefore, the influences of dispersal limitation will also be reflected in the random effects part of the HMSC model (Ovaskainen and Abreco, 2020).

5.2.5 Species distribution modelling (SDM) for El Bayahd steppe by HMSC

Two models were created to assess whether incorporating traits and phylogeny enhances model accuracy and performance (Ovaskainen et al., 2020). The full model (PA) encompassed all input data, including species occurrence (presence/absence) (Y), environmental covariates (X), functional traits data (T), the phylogenetic tree (P), and the study design (S), while the environmental model (PA.Env) excluded T and P. We built a probit regression model (with species presence/absence as the response variable) for the occurrences of 24 species, including the 8 environmental covariates described above (P1, P2, S1, S2, GR, SAH, ELE, and LU (grazing and ungrazing) as fixed effects. The model also incorporated random effects for spatial variation among the sampling units (50 plots of 64m x 64m. Additionally, we included the 7 species traits described in Table 1. To assess whether a phylogenetic signal was present in our data, we incorporated a phylogenetic tree obtained by transforming the taxonomy data in R using the 'phylo' feature of the 'ape' package (Paradis and Schliep, 2019). We fitted the two models using the R package Hmsc, employing the default prior distributions (Duan et al., 2017; Ovaskainen et al., 2020). The posterior distribution was sampled using two Markov Chain Monte Carlo (MCMC), each run for 600,000 iterations. MCMC convergence was assessed based on the potential scale reduction factors (PSRFs) (Gelman and Rubin, 1992). Additionally, we performed two-fold cross-validation on models thinned by a factor of 200. We use both coefficients Tjri R^2 and Area Under the Curve (AUC) as the index of model performance. Tjri's R^2 is asymptotically equivalent to the coefficient of determination R^2 and AUC summarizes model accuracy (Zhang et al., 2020).

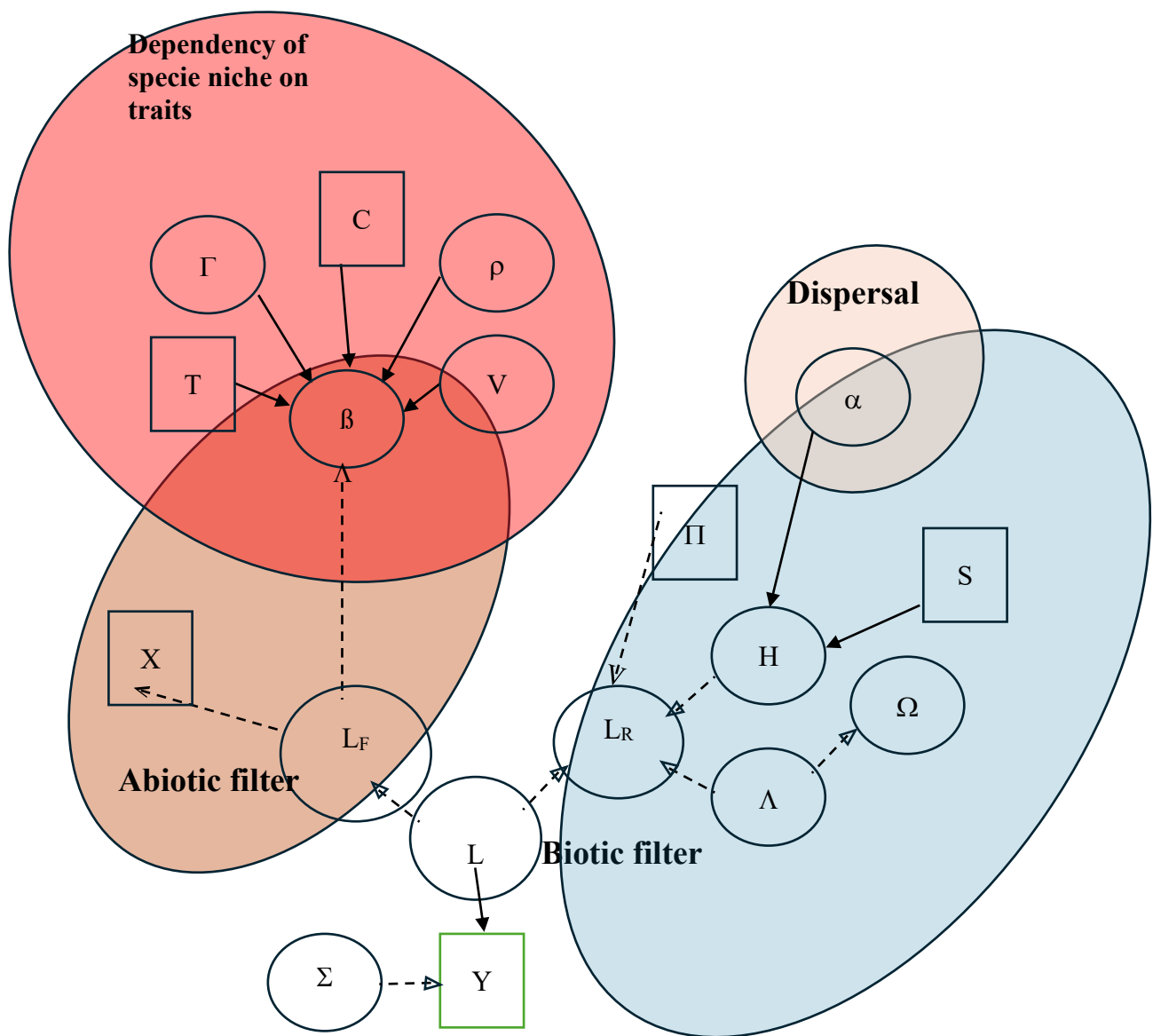


Figure 5.2

HMSC structure. The squares represent input data. circles represented estimated parameters. The continuous arrows depict stochastic links modelled using statistical relationships, and the dashed arrows depict deterministic links. The box illustrates a repeated structure, so multiple random effects can be in the same model.

Source : (Ovaskainen et Abreco, 2020).

The units of AUC and Tjur R^2 are different; a model that behaves ‘as well as by chance’ will yield an AUC of 0.5 and a Tjur R^2 of 0, whereas a model that perfectly discriminates empty and occupied sampling units will have an AUC of 1 and a Tjur R^2 of 1 (Duan et al., 2017; Ovaskainen and Abreco, 2020).

5.3 Results

5.3.1 Model performance

The fitted model PA (which incorporates all the input data) demonstrated strong explanatory power (AUC = 0.95 and Tjur R^2 = 0.51) and moderate predictive power (AUC = 0.63 and Tjur R^2 = 0.16). Similarly, PA.ENV (omitted traits and phylogeny) exhibited good explanatory power (AUC = 0.93 and Tjur R^2 = 0.30) but lower predictive power (AUC = 0.59 and Tjur R^2 = 0.073). These findings suggest that PA outperforms PA.ENV, indicating that incorporating functional traits and phylogeny in the model enhances its overall performance. We will show the results related to PA.

5.3.2 The relative influence of each abiotic filter: Variance partition

Our results show that (Figure 5. 3) the two soil properties S1(salinity and conductivity) and S2 (Fertility and moisture) contributed the most to explain the variance (28%), followed by the two precipitation PCs, P1 and P2 (22 %), Elevation (15.9%), Sand height (11%), texture (10%) and land use type (7%). The community-level random effect explains 7% of the variance proportions.

5.3.3 Species environmental response

Regarding soil variables (Figure 4 and Table 2), statistical support (with at least 75% posterior probability) indicated a positive response to S1 in 21% of species (*Atriplex halimus* and *Salsola kali*) and a negative response in 46%, including *Atractylis serratuloides* and *Artemisia herba-alba*. For S2, 29% of species exhibited exclusively negative responses, such as *Thymelaea microphylla*. Similarly, soil texture played a significant role in species responses, with 21% showing a positive response to sandy texture (*Lygeum spartum*), while 25% exhibited a negative response. For sandy-loamy texture, 12% of species responded positively, whereas 8%, including *Artemisia herba-alba*, showed a negative response. Sand height negatively affected 46% of species (*Peganum harmala*, *Thymelaea microphylla*, *Hammada scoparia*, *Atractylis carduus*, *Salsola gemmascens*, and *Atractylis serratuloides*), with only 8% showing a positive response. Exclosure had a positive effect on 50% of species (*Peganum harmala*, *Atriplex halimus*, *Artemisia herba-alba*, *Atractylis carduus*, and *Atractylis serratuloides*), while only 8% exhibited a negative response (Figure 4 and Table 2).

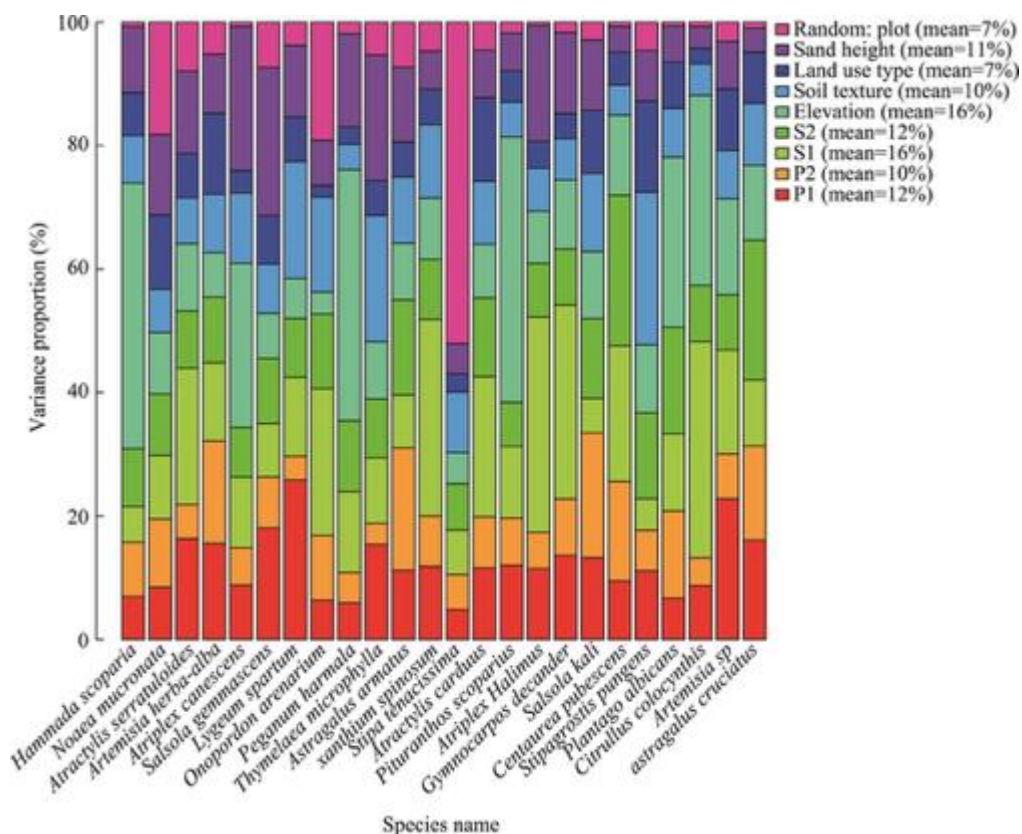


Figure 5.3

Variance Partitioning. The values in the legend summarize the mean variance proportion of covariates over the species. Random: plot (random effect at the plot level); P1, precipitation principal component related to north-south humidity gradient; P2, precipitation principal component related to seasonal variability; S1, soil principal component reflecting the gradient of salinity and conductivity; S2, soil principal component reflecting fertility and moisture.

For precipitation-related principal components (Figure 4 and Table 2), 33% of species (*Noaea mucronata*, *Salsola kali*, and *Lygeum spartum*) responded positively to P2, while 8% showed a negative response. In contrast, P1 elicited positive responses in 8% of species and negative responses in 17%. Elevation positively affected 46% of species, while 12% responded negatively.

5.3.3 Traits and phylogeny environmental response

Related to phylogeny, we found a weak signal ($E(\rho) = 0.19$). This means that closely related species do not exhibit similar patterns of responses to environmental factors (refer to Figure 5.4). Our analysis shows that all functional traits respond to multiple explanatory variables simultaneously (See Figure 5.5).

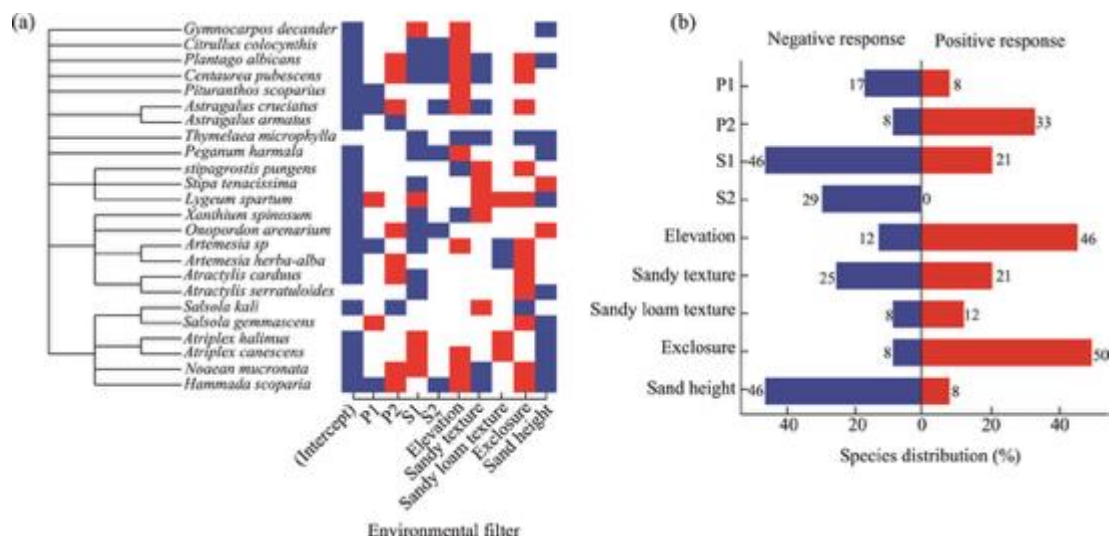


Figure 5.4

Species responses to environmental filters. (a), directional trends; (b), response distributions for each environmental filter. The species are ordered according to their phylogeny as illustrated by the phylogenetic tree. A red colour indicates a positive response of species with at least a 75% posterior probability, while blue indicates a negative response of species with at least a 75% posterior probability. A weak statistical relevance is shown by the colour white.

For instance, seed mass increases with precipitation (P1), soil moisture and fertility (S2), as well as both sandy and sandy loam textures. However, seed mass decreases with salinity, precipitation seasonal variability, and protection from disturbance (exclosure). Additionally, leaf area responds positively to precipitation and sand variables but decreases with salinity. Specific leaf area increases with precipitation seasonal variability but decreases with factors such as soil moisture and fertility, elevation, and sandy loam texture. Root length increases with salinity and both sandy and sandy loam textures but decreases with protection from disturbance and sand encroachment. Finally, clonality decreases with increasing precipitation and elevation, while it responds positively to salinity, sandy texture, and protection from disturbance. Perennial plants respond positively to precipitation and elevation but negatively to salinity and sand encroachment.

5.3.4 Species-to-species association matrix

The species correlation matrix (Figure 6) provides insight into the interspecific relationships within the plant community by illustrating the strength and direction of pairwise correlations between species, using a color gradient from blue (negative correlations) to red (positive correlations).

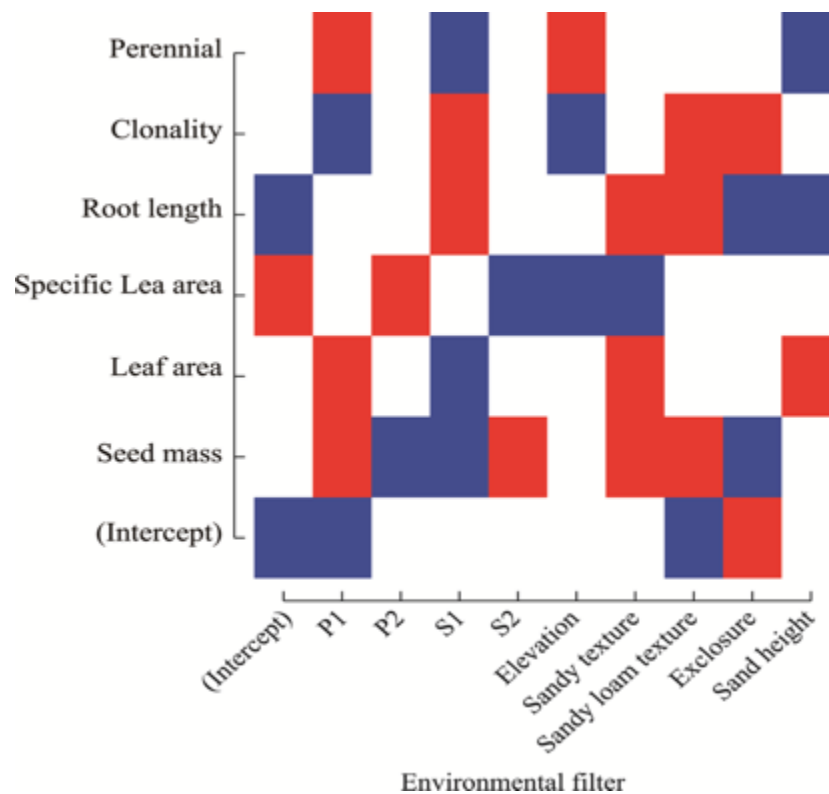


Figure 5.5
Responses of functional traits to environmental variables.

The intercept represents the expected value of the trait when the environmental variable equals zero. Although the value zero may not always be ecologically meaningful, the intercept is included in the regression model for mathematical completeness and accurate estimation of the relationship.

Most correlations are relatively weak or close to zero (Mean correlation = -0,0026 and Variance correlation = 0.0056), suggesting that strong interspecific interactions such as competition or facilitation are limited. However, some species pairs, such as *Onopordon arenarium* and *Atractylis serratuloides*, display moderate positive correlations, which could reflect coexistence through niche complementarity. In contrast, several species pairs, such as *Atractylis serratuloides* with *Astragalus armatus* and *Noaea mucronata* with *Stipa tenacissima* exhibit moderate negative correlations, potentially indicating competition for resources.

5.4 Discussion

5.4.1 Drivers of community assembly in the El Bayadh steppe

In this study, our primary objective was to identify the ecological filters driving community assembly at the local scale in the steppes of the El Bayadh region.

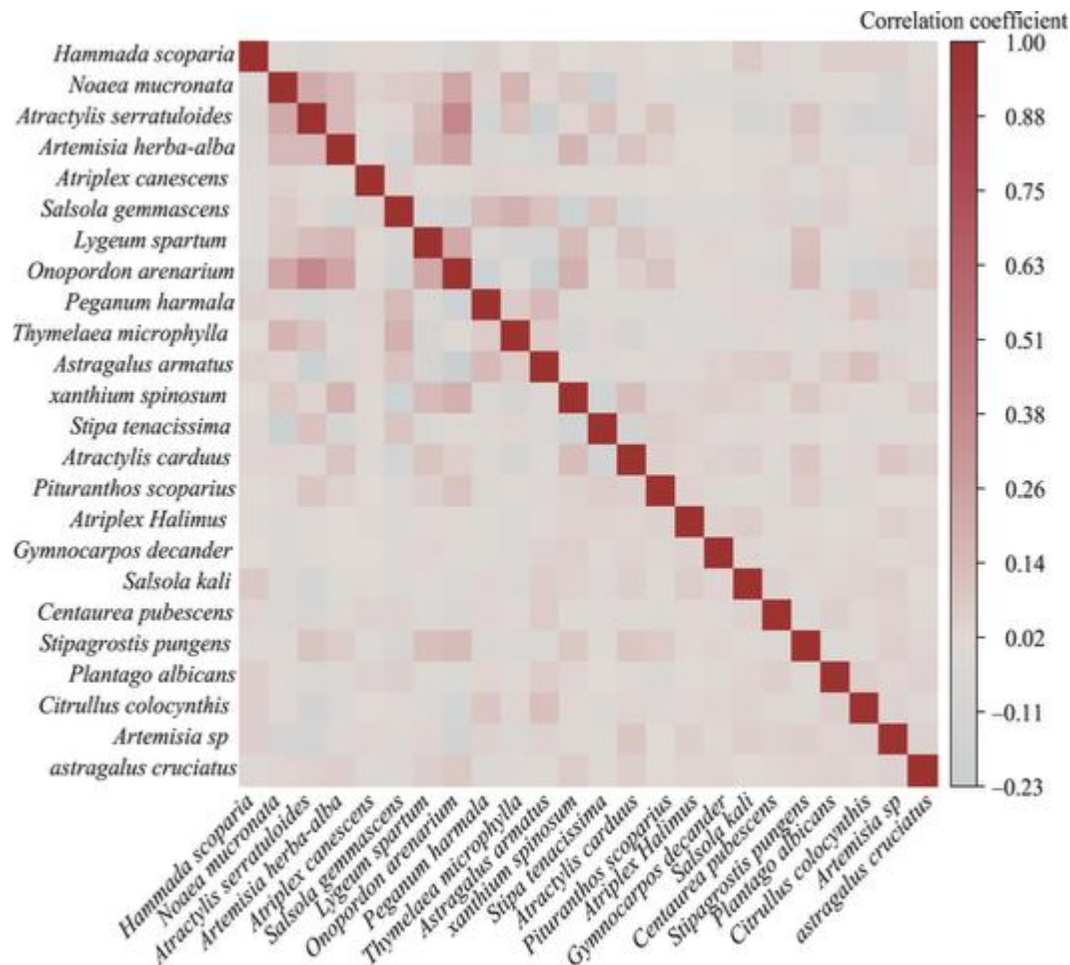


Figure 5.6
Species-to-species association matrix.

Our results indicate that soil properties were the most influential factor, explaining 37.8% of the variance, followed by precipitation (21.7%), elevation (15.9%), sand height (10.9%), and exclosure (7%). In contrast, species co-occurrence patterns reveal that most species are not significantly associated with one another, suggesting that competition plays a minimal role in species distribution in El Bayadh steppe.

The dominance of soil properties as the primary drivers of species distribution in the El Bayadh steppe indicates that most species at the local scale are selected based on their ability to tolerate the region's edaphic constraints. These results are consistent with those found by [Yang et al. \(2021\)](#), who reported that soil physicochemical properties are the most important factors modulating plant diversity in arid ecosystems in China. In El Bayahd steppe, as in most of the arid ecosystem, plants face multiple soil-related challenges, including high salinity, particularly in the northern part of our study area—low fertility, limited moisture, and a sandy-limestone texture ([Kargar-Chigani et al., 2017](#); [Alliouche and Kouba, 2023](#)). High salinity imposes stress on plants by reducing water uptake and causing ion toxicity, limiting the number of species that

can be established in these areas (Bidalia et al., 2019; Koull and Chehma, 2016). This phenomenon is reflected in the negative response of 46% of species to S1 observed in our study (see Figure 4 (a)). However, some species, such as *Atriplex halimus*, responded positively to S1, demonstrating their adaptation to these harsh conditions. Furthermore, the region's low soil fertility presents another challenge, as only plants capable of efficiently acquiring and utilizing nutrients can survive and reproduce (Hag Husein et al., 2021). Interestingly, 29% of species showed a negative response to S2 (see Figure 4(a)), contrary to our expectation of a positive response. This suggests that a moderate increase in fertility may act as a stress factor. This can be attributed to the fact that, in areas with high salinity—corresponding to regions with greater nutrient content—the moderate increase in soil fertility does not benefit plant establishment, as salinity remains the primary limiting factor. Additionally, the soil texture in El Bayadh, as most of the soil of the Alegria steppe, is predominantly sandy and sandy limestone, which affects water retention capacity and further restricts plant growth (Alliouche and Kouba, 2023). However, certain species, such as *Lygeum spartum* responded positively to these soil textures (Figure 4(a)). These results are consistent with previous studies in the El Bayadh steppe, which observed the replacement of dominant species like *Stipa tenacissima* by psammophilous species such as *Lygeum spartum*, *Thymelaea microphylla*, and *Stipagrostis pungens* (Aidoud and Rozé, 2010; Slimani and Aidoud, 2018).

Although soil properties were identified as the most important drivers, precipitation significantly influences species distributions in the El Bayadh steppe (27,8% of variance explained). This finding is consistent with Halima et al. (2010, 2018), who demonstrated a significant correlation between temporal variations in species composition and long-term annual precipitation (1976 to 2016) in the El Bayadh steppe. Their work suggests that seasonal and spatial rainfall variability are critical drivers of species distribution in the El Bayadh Steppe. Furthermore, our result reveals that elevation and sand height were less influential, explaining 15.9% and 10.9% of the variance in species distribution in the El Bayadh steppe. The limited influence of elevation can be attributed to the low topographical variability within this study area (Hamlat et al., 2024). Potential threshold effects can explain the weak influence of sand height. There may be specific threshold levels of sand height that are critical for influencing species distribution; if most measurements fall below this threshold, the overall impact of sand encroachment may appear minimal (Bouallala et al., 2022, 2023). Future studies could focus on this aspect to better understand the influence of sand encroachment. However, 46% of species respond negatively to sand height, while only 12% respond positively. This indicates that sand encroachment poses a significant issue for the El Bayadh steppe, and conservation

efforts should consider this factor. These results align with those of [Bouallala et al. \(2023\)](#), who found that sand encroachment induced significant changes in plant community variables, including reductions in plant density, species rarity, species composition, morphological types, and adaptations to aridity.

The lack of significant correlation (negative or positive) among species (Figure 6) suggests that competition (negative correlation) is not an important driver of community assembly in this environment. In highly stressful conditions, like those in the El Bayadh steppe, environmental filtering tends to overshadow biotic interactions such as competition ([Hu et al., 2022](#); [Tu et al., 2024](#); [Wang et al., 2021](#); [Zhao et al., 2023](#)). Additionally, exclosure, recognized as an important driver of species distribution in El Bayadh, was found to have the weakest effect (7 % of variance), indicating no significant difference between grazed and ungrazed areas in term of species composition. These results prompt reflection on the role of exclosure on plant diversity. Exclosure refers to the removal of livestock grazing pressure to promote vegetation regeneration ([Wang et al., 2019](#)). However, in this study, grazing exclusion did not lead to a significant change in species composition, suggesting that the expected vegetation recovery may not have occurred. This implies that, beyond grazing exclusion, other ecological or environmental factors—such as improving soil quality or moisture availability—should be considered to achieve effective rehabilitation of Algerian steppe ecosystems.

5.4.2 Phylogenetic and trait effects on plant response to environment covariate

The phylogenetic signal was not significant (ρ (rho) = 0.19)), indicating that trait responses to environmental change differed among closely related species. This suggests that traits associated with specific ecological strategies, such as stress tolerance or ruderal characteristics, are not consistently shared among closely related species. Each species appears to evolve its traits in response to ecological pressures from environmental filters. These results align with those of [Dong et al. \(2019\)](#), who found a weak environmental effect on community phylogeny. This phenomenon occurs particularly when environmental change happens rapidly ([Dong et al., 2019](#)). From a conservation perspective, this suggests that predicting a species' trait response solely based on its phylogenetic relatedness may generate species occurrence patterns that do not reflect field reality, which can affect the effectiveness of established conservation strategies. Our analysis also shows that all functional traits simultaneously respond to multiple explanatory variables. Seed mass increases under favorable conditions, as shown by its positive relationship

with P1, S2 (see Figure 5) and decreases in response to harsher environmental conditions such as salinity (S1) and seasonal precipitation variability (P2). This is consistent with the well-established relationship between seed size and stress (Gao et al., 2023; Hallett et al., 2011). In more stressful environments, plants tend to produce smaller seeds, likely due to the reduced availability of resources, which limits investment in each offspring. Conversely, in areas with higher water and nutrient availability, plants can invest in larger seeds, which provide greater energy reserves and enhance offspring survival, particularly in competitive environments (Qi et al., 2015). Furthermore, the increase in leaf traits, such as LA and SLA, with P1 is consistent with plant adaptation to water availability (De Micco and Aronne, 2012). In favorable conditions, plants develop larger and thinner leaves to optimize resource acquisition. Conversely, under stress, such as water scarcity, plants typically have smaller leaves to minimize water loss through transpiration (Iqbal et al., 2020; Marasco et al., 2022). This explains the negative correlation between leaf traits and salinity, as saline environments often induce water stress (Bidalia et al., 2019; Koull and Chehma, 2016). However, the decrease in SLA with S2 and elevation (see Figure 5) appears to contradict the ecological theory that plants should increase SLA in response to greater resource availability (De Micco and Aronne, 2012). This could be explained by the possibility that plants in these environments may adopt a more conservative strategy. In this case, plants might limit resource loss to ensure long-term survival even when resources like water and nutrients are more abundant. This strategy may help plants maintain resilience in environments where conditions are prone to fluctuations or where the long-term stability of resources is uncertain (Fan et al., 2024). Further research should explore this phenomenon in greater detail to improve our understanding of plant strategies adaptation in the El Bayadh steppe and other semi-arid ecosystems. The positive correlation between root length and S2 and sandy textures aligns with the expectation that plants with deeper or more extensive root systems thrive in areas with limited water availability in the soil (Iqbal et al., 2020). This adaptation helps them reach deeper water reserves. Additionally, the negative correlation between root length and enclosure can be explained by the increased water in enclosure areas, as livestock typically reduce water availability through soil compaction (Abdalla et al., 2018). However, the negative correlation between root length and sand height raises important questions about how plants respond to sand encroachment. According to the literature, plants typically develop deeper root systems in stressful environments to enhance water acquisition (Iqbal et al., 2020). Sand encroachment generally reduces the soil's water retention capacity, which should, in theory, prompt plants to deeper roots (Bouallala et al., 2023). These findings highlight the complexity of plant responses to sand encroachment,

suggesting that the relationship between sand and root systems might not be straightforward. Additionally, our results reveal a negative correlation of clonality with P1 and elevation. This finding is consistent with plant strategy adaptation to harsh conditions where clonality helps plants to cope with the challenges posed by arid conditions (Zhang and Wu, 2014). By reproducing vegetatively through methods like rhizomes and stolons, clonal plants can effectively exploit localized resources, thereby increasing their chances of survival (Liu et al., 2007). Additionally, this strategy allows for resilience, as clonal populations can recover from stressors such as drought, even if parts of the plant die (O'Brien and Ayre, 2014). Finally, the positive correlation of perennial plants to P1 and elevation, but the negative response to salinity and sand encroachment is consistent with the general ecological understanding that perennials thrive in more stable environments with consistent water availability

5.4.3 Models' performance

The fitted model PA (which incorporates all the input data) demonstrated stronger explanatory power (AUC = 0.95 and Tjur R^2 = 0.51) than PA.ENV (omitted traits and phylogeny) (AUC = 0.93 and Tjur R^2 = 0.30). These results suggest that PA outperforms PA.ENV, indicating that incorporating functional traits and phylogeny allows the model to better capture the underlying ecological processes shaping community assembly. This aligns with ecological literature emphasizing the importance of functional traits and phylogeny in species establishment and persistence within a community (Keddy et Laughlin, 2021; Ovaskainen et Abreco, 2020). However, we observed moderate predictive power for both models (PA and PA.ENV), suggesting that, while functional traits and phylogeny enhance our understanding of community structure, additional factors influencing species distribution may not be fully captured by the current model. These factors could include unmeasured environmental variables, species interactions, or stochastic events. Furthermore, the predictive power could potentially be improved by increasing the sample size, which would provide more robust data for the model to detect finer-scale patterns (Montesinos López et al., 2022). Future research should consider identifying and integrating these additional variables to enhance the model's predictive power and better inform conservation strategies in the El Bayadh steppe.

5.5 Conclusion

This study aimed to identify the ecological factors influencing community assembly in the El Bayadh steppe. The use of Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC) as an integrated approach proved to be a powerful tool for assessing how ecological filters shape

community assembly, providing valuable insights into species-environment relationships and trait-based responses. Our results reveal that soil properties and precipitation are the primary drivers of species distribution, while sand height and elevation exert a moderate influence. In contrast, competition and exclosure play only minor roles. Species responses to environmental covariates varied, with sand Height and P2 having predominantly negative effects, whereas exclosure and elevation demonstrated positive influences. Our results also indicate that trait clustering is driven more by ecological filtering than by evolutionary selection. Additionally, the functional traits dynamics of plants in the El Bayadh steppe reflect a balance between resource acquisition and resource conservation. However, the weak influence of exclosure raises questions about the effectiveness of natural plant regeneration in this region. Furthermore, the model's limited predictive power suggests that future research should incorporate additional variables and a larger sample size to enhance species distribution modeling in the El Bayadh steppe. From a conservation perspective, our findings highlight the need to integrate soil properties and precipitation variability into management and restoration strategies. Finally, sand encroachment should be recognized as a major ecological threat, requiring targeted interventions to mitigate its impact on plant communities and ensure the long-term stability of the El Bayadh steppe ecosystem.

6. MODÉLISATION DE LA DISTRIBUTION SPATIALE D'*ATRACTYLIS SERRATULOIDES* DANS LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE) SOUS DIFFÉRENTS SCENARIOS DE CHANGEMENT CLIMATIQUE.

MODELLING THE SPATIAL DISTRIBUTION OF *ATRACTYLIS SERRATULOIDES* IN THE EL BAYADH STEPPE (ALGÉRIA) UNDER CLIMATE CHANGE SCENARIOS

Patrick-Nino OLOUMANE^{1*}, Carlo PREVIL², Wael El ZEREY³, Asma El ZEREY-BELASKRI⁴,

¹Department of Environmental Sciences, Forest Research Institute -University of Quebec Abitibi Témiscamingue, 445 Bd de l'Université, Rouyn-Noranda, QC J9X 5E4, Canada

²Lab. MAPDATA, Geography, UERSE, University of Quebec at Abitibi-Temiscamingue (UQAT), QC, Canada

³Faculty of Earth and Universe Sciences - Departement of geography and Urban planning, University of Oran 2, UCN (WCPA, CEM). Algeria

4 Laboratoire de Biotechnologie des Rhyzobia et Amélioration des Palntes. Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie. Université Oran 1 Ahmed Ben Bella, Algeria

Article en préparation en vue d'une soumission à
Plant diversity (2026)

Abstract

Understanding how plant species will respond to future climate change scenarios is crucial for guiding conservation strategies in the Algerian steppe. *Atractylis serratuloides*, a native plant in the El Bayadh steppe, well adapted to arid conditions, stands out as a promising candidate for conservation efforts in the region, particularly in the face of contemporary climate challenges. Modelling its response to different climate change scenarios could yield valuable insights into its potential resilience and capacity to expand under extreme conditions. In this study, we employ the Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC) framework, which integrates abiotic and biotic factors as well as stochastic processes, to predict the spatial distribution of *Atractylis serratuloides* in the El Bayadh steppe under two climate change scenarios: SSP1.2.6 (low emissions) and SSP5.8.5 (high emissions) for two timeframes, 2041–2060 (2050s) and 2081–2100 (2090s).

Our results reveal that topography was the most influential factor, accounting for 46% of the distribution variance, followed by soil characteristics (24.5%) and bioclimatic variables (23.1%). The analysis of current habitat suitability for *Atractylis serratuloides* indicated that 29.1% of the recorded points are in highly suitable areas, 53.2% are moderately suitable, and 17.5% are low suitability. Additionally, we found that under the SSP1.2.6 scenario, *Atractylis serratuloides* distribution is expected to decline, with 20.5% of high-suitability locations shifting to low-suitability, 29.7% of moderately suitable locations becoming less suitable by 2050, and 40.5% of moderately suitable locations also decreasing to low suitable by the 2090s. In contrast, under the SSP5.8.5 scenario, the distribution of *Atractylis serratuloides* is anticipated to expand by the 2090s, with a 16.5% shift from low to moderate suitability and an 8.4% increase in high suitability areas. These results highlight the potential of *Atractylis serratuloides* to thrive under extreme climate change scenarios, reinforcing its value in conservation initiatives aimed at protecting and restoring the El Bayadh steppe ecosystem.

Keywords: Species distribution modelling (SDM), HMSC, Climate change scenarios, *Atractylis serratuloides*, conservation strategy, El Bayadh steppe.

6.1 Introduction

The steppe ecosystem spans approximately 200,000 km² in Algeria, representing 8.4% of the country's surface area and supporting 25% of the Algerian population, or roughly 11 million people (Neffar et al., 2018). Over the decades, significant environmental changes have been observed in this ecosystem, particularly the increase in aridity, with climate change playing a key role in this shift (Alliouche and Kouba, 2023a; Oubadi et al., 2024; Slimani and Aidoud, 2018). According to Oubadi et al.,(2024), from 1951 to 2022, the Algerian steppe experienced increased aridity, with 9.20% of its surface shifting from semi-arid to arid and 81% showing a significant trend toward drought. These changes are currently having a profound impact on the distribution of plant species and may lead to biodiversity loss (Aidoud et al., 2011; Slimani et al., 2010; Slimani and Aidoud, 2018). Understanding how plant species will respond to future climate change scenarios is crucial for guiding conservation strategies in the region. According to Slimani and Aidoud, (2018), the plant composition of the Algerian steppe is transitioning away from key species such as *Stipa tenacissima* and *Artemisia herba-alba* to more drought-resistant varieties. Among those new species, *Atractylis serratuloides* stands out due to its significant vegetative cover and various adaptations, including a deep root system, tough, spiny leaves, and a basal rosette growth form, which enable it to thrive in arid, sandy conditions (Boukhris et al., 2022). The drought-resistant and resilient characteristics of *Atractylis serratuloides* render it a promising candidate for Algerian steppe conservation efforts amid contemporary climatic challenges (Aidoud et al., 2011d). Therefore, modelling its response to more contrast climate change scenarios could provide further insights into its potential to endure and expand under extreme conditions.

Species distribution modelling (SDM), especially the Maxent (Maximum Entropy) model, is widely used in ecological research to predict species distributions under climate change scenarios (Abolmaali et al., 2018; Chen et al., 2022; Hosseini et al., 2024; Imani wa Rusaati and Kang, 2024; Li et al., 2024). Although the predictions made by MaxEnt have demonstrated their effectiveness, they could benefit from improved accuracy if the influence of all the ecological factors involved in the distribution of a species were considered (Lissovsky and Dudov, 2021; Shipley, 2009). Maxent focuses solely on species-environment relationships to predict their distribution (Laughlin and Laughlin, 2013; Shipley et al., 2006). However, according to the theory of community assembly rules, species distribution is shaped by abiotic and biotic interactions, as well as stochastic processes (e.g., competition, facilitation, herbivory) (Lortie et al., 2004; Ovaskainen and Abreco, 2020). This suggests that omitting the influence

of biotic interactions and stochastic processes, as done in MaxEnt, can reduce the precision of the predictions. To overcome this limitation, this study uses the HMSC (Hierarchical Modeling of Species Communities) model, which integrates both abiotic and biotic factors, as well as the role of stochastic processes in modelling species distributions (Duan et al., 2017; Ovaskainen et al., 2020). Developed by Ovaskainen et al. (2017), HMSC employs a hierarchical, multivariate generalized linear mixed model with Bayesian inference, allowing for a more comprehensive integration of the ecological processes that influence species distributions in the model. Previous studies, such as Zhang et al., (2020a, 2020b) have demonstrated the predictive accuracy of HMSC and recommended it as a powerful tool for community ecology research.

In this study, we focus on the spatial distribution of *Atractylis serratuloides* in the El Bayadh steppe, an area located in the northwest of Algeria that has experienced gradual degradation and desertification over the past few decades, leading to significant changes in floristic composition (El Zerey, et al., 2009; Slimani and Aidoud, 2018). We selected two climate change scenarios: SSP1.2.6, representing a low-emission pathway, and SSP5.8.5, corresponding to a high-emission pathway, to assess the potential of *Atractylis serratuloides* to persist under climate change (Li et al., 2024). These scenarios are evaluated over two periods: 2041–2060 (representing the 2050s) and 2081–2100 (representing the 2090s). This approach allows us to assess both the short-term and long-term impacts of each scenario. Our objectives are threefold: (1) to identify the key environmental variables driving the distribution of *Atractylis serratuloides* in the El Bayadh steppe, (2) to map the current and future spatial distribution patterns of *Atractylis serratuloides*, and (3) to assess the dynamics of *Atractylis serratuloides* under climate change scenarios.

6.2 Materials and Methods

6.2.1 Study area

The study area (Figure 6.1) is in the north of El Bayadh region, Alegria (Latitude: 33°12'–34°48'N; Longitude: 0°24'–1°12' E). It represents a transition zone between the Atlas Tell and the Sahara (Dalila and Slimane, 2008a; Nedjraoui et al., 2016). The altitudes vary between 900 m and 1400 m (Hamlat et al., 2024). The climate is semi-arid characterized by cold winters and hot and dry summers (El Zerey, et al., 2009). The precipitation is low, with an annual average of 230 mm between 1990 to 2020 (Madi et al., 2023). The mean annual temperature is 18°C (-0.9°C in winter and 36.7°C in summer) (El Zerey, et al., 2009). The soil is alkaline with a high

calcium carbonate. It has low organic matter and humidity, and its texture varies from sandy to sandy-loamy and loamy (Belaroui et al., 2014a).

6.2.2 Vegetation sampling

The sampling process was organized based on the aridity gradient at the overall scale of the study area. 50 plots of 64 m × 64 m were selected for model calibration. Furthermore, at the commune level, sampling was refined by considering vegetation cover density and topographical characteristics. Data collection on vegetation occurrence in the samplings was carried out in April and October 2023, corresponding to the peak of vegetation in Algeria (Slimani and Aidoud, 2018). In each plot, species abundance was estimated using the point contact method (El Zerey et al., 2009).

6.2.3 Environnement data for SDM calibration and present spatial prediction

Three categories of environmental variables—bioclimatic variables, soil characteristics, and topography— were used in species distribution models (SDMs). From 2003 to 2020, we obtained fifteen bioclimatic variables from TerraClimate, a dataset that provides monthly climate data and climatic water balance for terrestrial surfaces globally (Abatzoglou et al., 2018). The selected bioclimatic variables comprise annual mean temperature (BIO1), mean diurnal range (BIO2), isothermality (BIO3), temperature seasonality (BIO4), maximum temperature of the warmest month (BIO5), minimum temperature of the coldest month (BIO6), temperature annual range (BIO7), annual precipitation (BIO12), precipitation of the wettest month (BIO13), precipitation of the driest month (BIO14), precipitation seasonality (BIO15), precipitation of the wettest quarter (BIO16), precipitation of the driest quarter (BIO17), precipitation of the warmest quarter (BIO18), and precipitation of the coldest quarter (BIO19). We sourced thirteen soil parameters from Innovative Solutions for Decision Agriculture Ltd (ISDA) (www.isda-africa.com), which include cation exchange capacity (CEC), extractable potassium (20-50 cm), extractable phosphorus (20-50 cm), organic carbon content (20-50 cm), total nitrogen (20-50 cm), soil pH (20-50 cm), sand content, soil texture at depths of 0-30 cm and 30-60 cm, bulk density, and soil moisture levels (0-10 cm, 10-30 cm, and 30-100 cm). The United States Geological Survey (USGS; www.usgs.gov) provided topographic variables encompassing aspect, slope, and elevation. To mitigate the risks of multicollinearity and model overfitting, we conducted a principal component analysis (PCA) to reduce the number of bioclimatic and soil variables (Seoane et al., 2023).

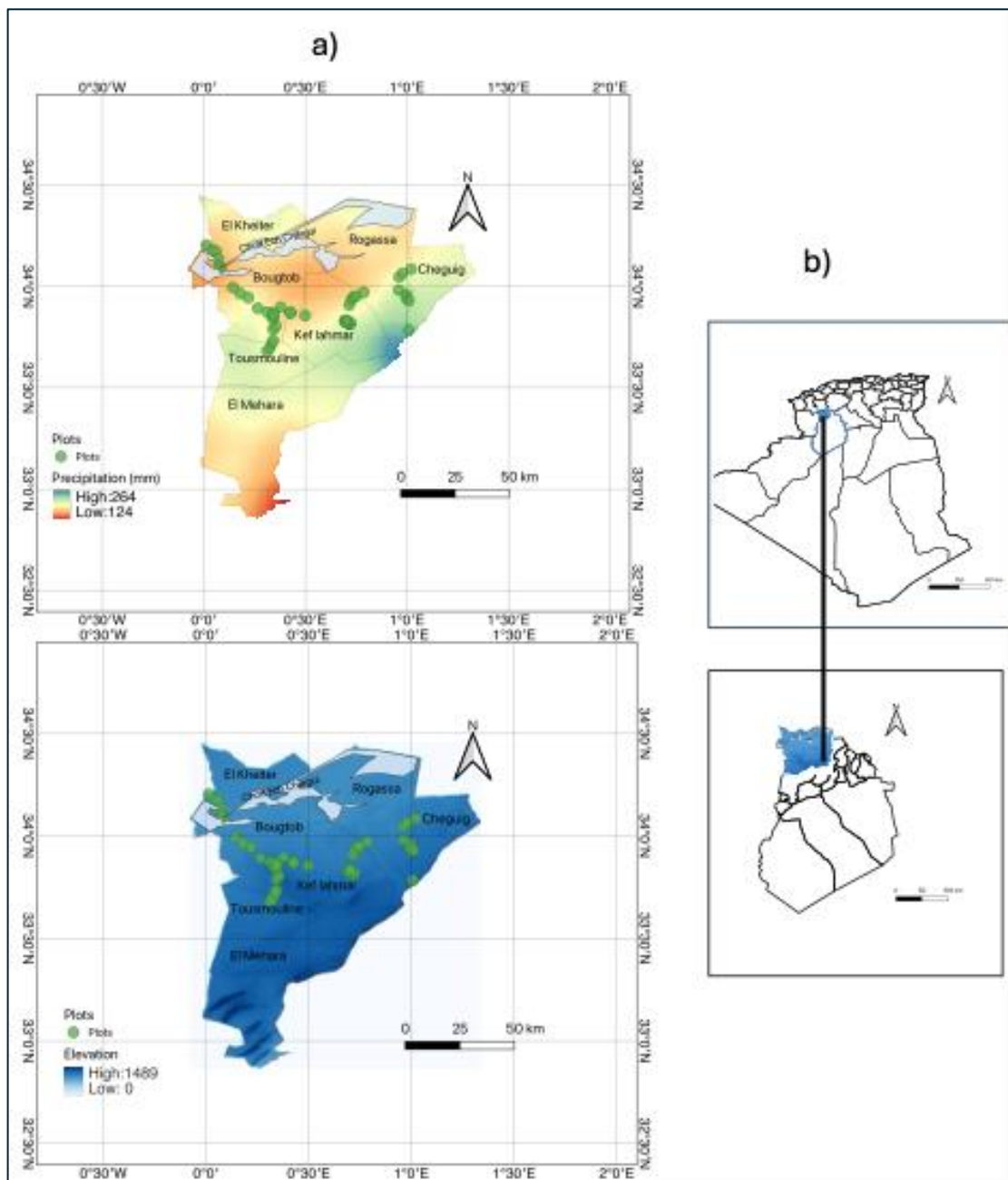


Figure 6.1

Maps of the study area and the spatial distribution of the 50 plots. Panel a) shows the annual mean precipitation (2000 to 2020) and elevation. Panel b) represents the map of Algeria and the entire region of El Bayadh.

This analysis yielded five climatic components—Clim1, Clim2, Clim3, Clim4, and Clim5—accounting for 98% of the variability observed in our dataset (Tab1). Additionally, we derived five soil components—Sol1, Sol2, Sol3, Sol4, and Sol5—explaining 80,5% of the variability in soil parameters (Tab1).

Tableau 6. 1
Ecological definition of PCA components

PCA Components	ecological definition
Clim 1	Temperature related variation
Clim 2	Temperature range and seasonality
Clim 3	Precipitation annual and seasonality of wet and dry periods
Clim 4	Temperature in the context of moisture-availability seasons
Clim 5	Precipitation seasonality and seasonal extremes.
Sol 1	Organic and nutrient-rich soils.
Sol 2	Soil moisture availability across depths
Sol 3	Bulk density and mineral content
Sol 4	Soil texture variability
Sol 5	Surface level soil texture

6.2.4 Environnement data for future spatial prediction

We acquired a global climate model, the Beijing Climate Center Climate System Model (BCC-CSM2-MR), from the Coupled Model Intercomparison Project, Phase 6 (CMIP6) for future environmental projections. Numerous studies have indicated that the BCC-CSM2-MR is particularly well-suited for arid and semi-arid regions compared to other climate models (Li et al., 2024). In this study, we selected bioclimatic variables (BIO1 to BIO19) for two climate change scenarios: SSP1.2.6, which reflects the lowest projected greenhouse gas emissions, and SSP5.8.5, representing the highest emissions trajectory. We did not include RCP 4.5, which represents an intermediate scenario (Imani wa Rusaati et al., 2024), as our objective was to assess the ecophysiological limits of the species under highly contrasting conditions. Its inclusion would certainly have allowed for a more gradual evaluation, but it would not have provided decisive elements to address our specific research objective. Moreover, current climate trends in the Algerian steppes already suggest an advanced aridification dynamic, characterized by rising temperatures and decreasing precipitation. These observations make the analysis of the RCP8.5 scenario particularly relevant for anticipating the future evolution of these ecosystems and guiding conservation strategies.

Furthermore, we delineated two temporal periods for simulating the spatial distribution of key species: 2041 to 2060 (2050s) and 2081 to 2100 (20290s). Analyzing these two periods will facilitate our understanding of ecological shifts over both the short and long term.

Additionally, machine learning, specifically the `randomForest` package in R, was used, to estimate future soil moisture based on relationships with annual precipitation and temperature (Adab et al., 2020). Other environmental factors were held constant during the future climate niche modelling to isolate the effects of the projected climate changes (Li et al., 2024).

Furthermore, future bioclimatic data was transformed using the same PCA model derived from the current data to ensure consistency. This approach minimizes prediction bias by maintaining the same criteria for variable reduction across current and future datasets.

6.2.5 General method

First, the Hierarchical Modeling of Species Communities (HMSC) was used to fit the species distribution model (SDM) for the El Bayadh steppe community. Subsequently, the fitted SDM was employed to predict the spatial distribution of species under present and future climate change scenarios across 2,000 locations within the study area. Habitat suitability for species, which refers to the extent to which a particular environment or habitat can support a specific species or community of organisms, was determined based on the occurrence probability predictions, categorized as follows: Highly suitable (0.6–1), moderately suitable (0.4–0.6), low suitability (0.2–0.4), and not suitable (0–0.2) (Hosseini et al., 2024; Li et al., 2024; Muhammed et al., 2022). Finally, the change in spatial prediction between the current and future scenarios was estimated for each habitat suitability level across the 2,000 locations for each species.

Model Calibration. We developed a probit regression model across 50 locations, using species presence/absence as the response variable and focusing on the occurrences of 24 species. Model fitting was conducted using the package `Hmsc` in R utilizing the default prior distributions outlined by Ovaskainen and Abrego, (2020). The posterior distribution was sampled using two Markov Chain Monte Carlo (MCMC) chains, each running for 750,000 iterations. convergence of the MCMC chains was evaluated through potential scale reduction factors (PSRFs) (Ovaskainen and Abreco, 2020). Furthermore, we performed two-fold cross-validation on models that were thinned by a factor of 250 to ensure robustness.

Present and Future Spatial Prediction. We employed the SDM, implemented in HMSC, to predict actual and future spatial distribution of habitat suitability. We utilized the `prepareGradient` function from the `Hmsc` package in R to create a spatial gradient based on current and projected environmental data derived from 2,000 locations, where we aimed to predict community composition (Seoane et al., 2023). Subsequently, we computed the posterior

predictive distribution, generating 4,000 predictions, and extracted the posterior mean predictions (Ovaskainen and Abreco, 2020).

6.3 Results

6.3.1 Model performance and critical environmental variables

Model performance was evaluated using the Area Under the Curve (AUC). The mean AUC of the fitted model for *Atractylis serratuloides* was 0,86. This result suggests that the predictive power of the models was good for *Atractylis serratuloides* (Li et al., 2024; Ovaskainen and Abreco, 2020; Seoane et al., 2023).

The analysis further indicated that topography was the most influential factor, accounting for 46% of the variance. This included contributions from elevation (40%), aspect (2%), and slope (4%). Soil factors contributed 24.5% to the variance, with Sol1 at 6.9%, Sol2 and Sol3 each at 6%, and Sol4 and Sol5 at 2% and 4%, respectively. Bioclimatic variables accounted for 23.1% of the variance, with Clim1 contributing 9%, Clim2 2%, Clim3 4%, Clim4 1%, and Clim5 5%.

6.3.2 Current spatial prediction of *Atractylis serratuloides*

Analyses of current habitat suitability (Figure 6.2) for *Atractylis serratuloides* indicated that 29.1% of the recorded points were highly suitable areas, predominantly concentrated in areas with higher salinity (Northwest of the study area), elevation and low soil moisture. Additionally, 53.2% of the points were moderately suitable areas, while 17,50% of the locations were classified as low suitable. These results suggest that *Atractylis serratuloides* is quite widespread in the steppes of the El Bayadh region, indicating its adaptability and resilience in these environmental conditions.

6.3.3 Future spatial prediction of *Atractylis serratuloides*

The projected habitat suitability for *Atractylis serratuloides* across 2050 and 2090, under climate scenarios SSP1.2.6 (low emissions) and SSP5.8.5 (high emissions), reveals complex responses to changing environmental conditions (Figure 6.3). In the 2050s under the SSP1.2.6 scenario, just 1% of locations are highly suitable, 9.2% moderately suitable, while a significant portion is listed as low suitability (61.4%) or unsuitable (28.5%). By 2090, the SSP1.2.6 scenario indicates a slight reduction in suitability, with only 0.9% rated as highly suitable and

8.5% as moderately suitable. Meanwhile, low suitability and unsuitable areas remain high at 59.2% and 31.5%, respectively.

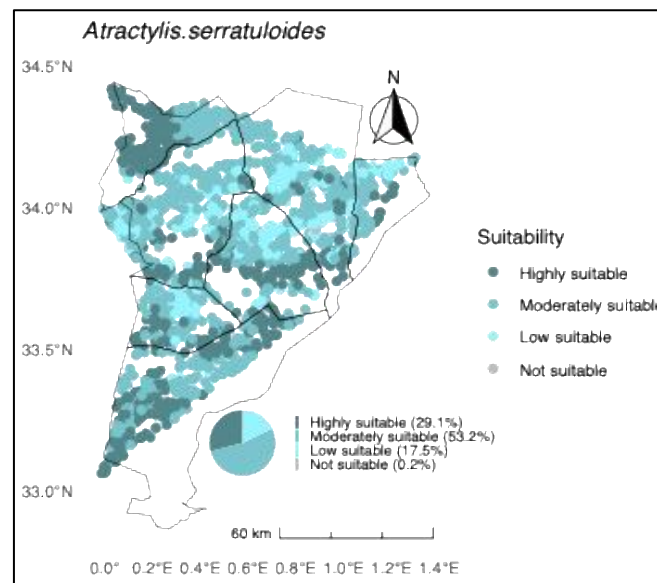


Figure 6. 2
Current spatial prediction of habitat Suitability for *Atractylis serratuloides*

These findings indicate that under a low-emission scenario, *Atractylis serratuloides* will be minimally present in the El Bayadh steppe, reflecting a negative response to climate improvement. In contrast, under the SSP5.8.5 scenario by 2050, *Atractylis serratuloides* show (Figure 6.3) notable shifts, with 22.5% of locations having moderate suitability and 73.9% classified as low suitability. By 2090, an increase in habitat suitability is projected, with 17.5% of the area highly suitable and 82.1% moderately suitable the findings indicate that by the year 2090, *Atractylis serratuloides* is projected to ameliorate the loss of habitat experienced by 2050, thereby underscoring the species' resilience in the face of environmental change.

6.3.4 Spatial dynamics of *Atractylis serratuloides* under climate change scenario (SSP1.2.6 and SSP8.5)

Under the SSP2.6 scenario for 2050, *Atractylis serratuloides* show a significant reduction in high-suitability areas: 20.5% of high-suitability locations decrease to low suitability, 4.7% decrease to moderate suitability, and 3% drop to unsuitability. A notable 29.7% of moderately suitable locations decreased to low suitability, and 19.1% shifted from moderate to not suitable. However, 0.2% of low-suitability areas improve to moderate suitability, and 0.1% of previously

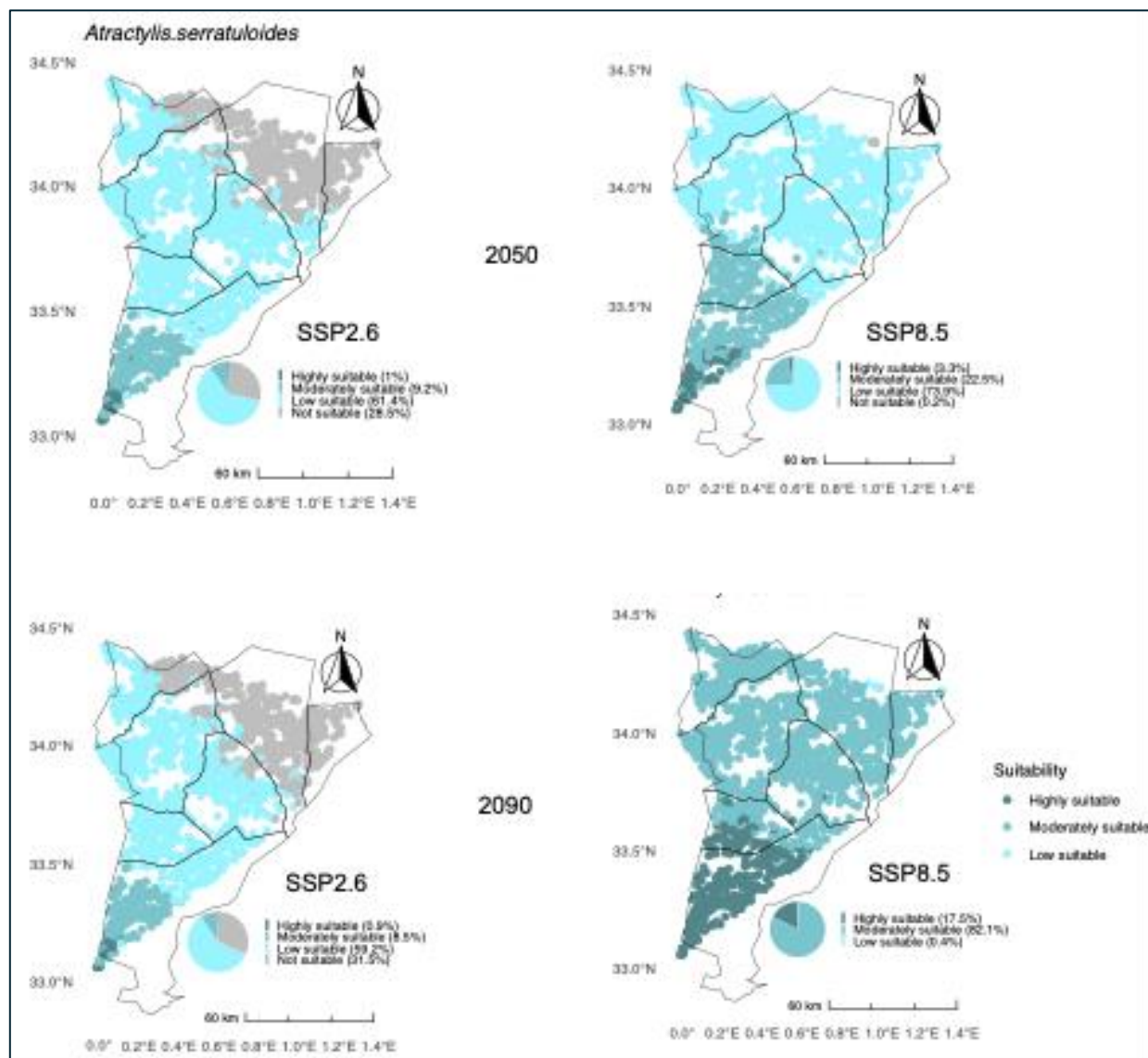


Figure 6.3
Spatial Prediction of Future Habitat Suitability for *Atractylis serratuloides* under Climate Scenarios (SSP1.2.6 and SSP5.8.5) for two periods (2050 and 2090).

unsuitable areas transition to low suitability, while 14.5% of locations experience no change (Figure 6.3). By 2090, under the SSP1.2.6 scenario, *Atractylis serratuloides* continue to experience declines, with 18% of high-suitability areas shifting to low suitability and 8.3% transitioning to moderate suitability. A significant 40.5% of moderately suitable locations also decrease to low suitability. However, some improvements are noted: 0.1% of low-suitability areas have improved to high suitability, 1.9% have progressed to moderate suitability, and 0.2% of areas previously deemed unsuitable have increased to low suitability. Additionally, 30.3% of locations remain unchanged (Figure7.3).

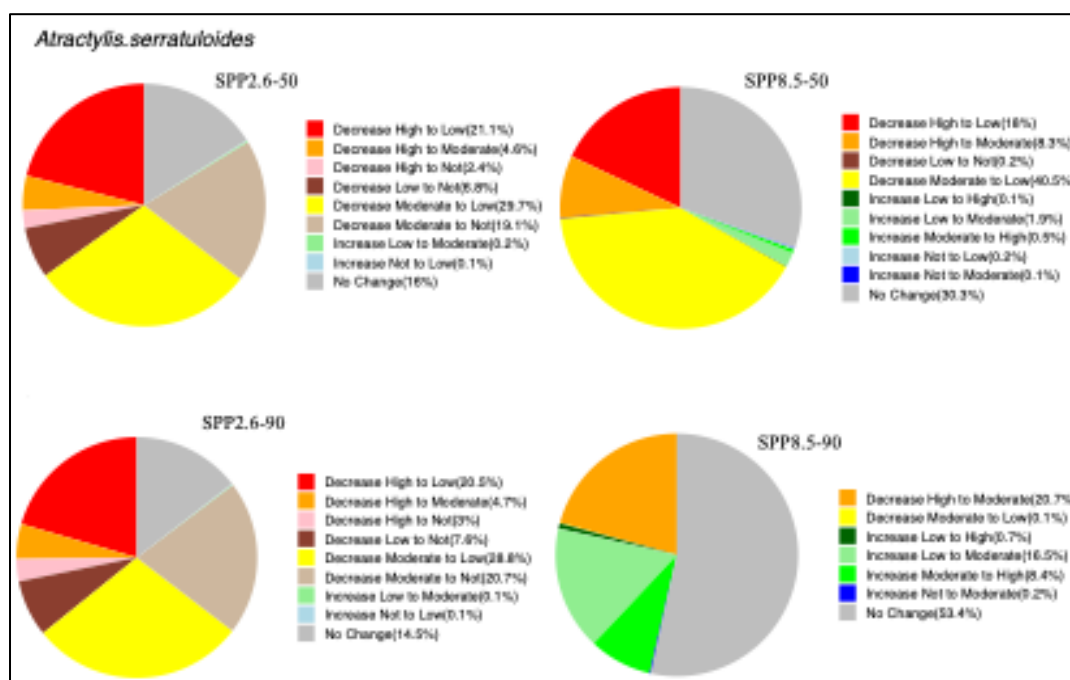


Figure 6.4

Habitat suitability dynamics for *Atractylis serratuloides* under climate change scenario (SSP2.6 and SSP8.5) for 2050 and 2090.

These results indicate that *Atractylis serratuloides* may face limited optimal habitats under low-emission forecasts in the near and distant future, particularly within regions deemed highly and moderately suitable for its growth. These results highlight the negative response of this species to climate improvement suggesting the influence of factors beyond abiotic conditions in species selection in El Bayadh, such as competition where increased resources can lead to the decrease of low competitor species. Under the SSP5.8.5 scenario, the 2050s were marked by a decrease of 40.5% in moderately suitable areas to low suitability. In contrast, 2090 saw an increase of 16.5% in points moving from low to moderately suitable, an increase of 8.4% from moderately suitable to high suitability, and a decrease of 20.7% of high-suitability locations to moderate suitability. Meanwhile, 53.4% of locations remained stable for the 2090 period, while 30.3% remained stable for 2050 (Figure 6.4). The findings indicate that by the year 2090, *Atractylis serratuloides* is projected to ameliorate the loss of habitat experienced by 2050, thereby underscoring the species' resilience in the face of environmental change.

6.4 Discussion

6.4.1 Model performance and critical environmental variables

Due to its strengths in accounting for species-specific environmental dependencies and community interactions, HMSC was used as the statistical framework for implementing SDM in this study (Duan et al., 2017). In our analysis, individual species models exhibited a good fit, with AUC values of 0.86. While some studies report higher model performance (Imani wa Rusaati and Kang, 2024; Li et al., 2024; Qin et al., 2017; Seoane et al., 2023), this result does not imply inferior predictive accuracy for our models (0.8 - 0.9: Good, 0.9-1: Excellent according to AUC Classification (Li et al., 2024)). Instead, it reflects the nuanced handling of local environmental drivers, allowing for a better representation of actual distribution patterns and critical ecological factors within the El Bayadh steppe. Additionally, our results highlight the significant contributions of each environmental variable for *Atractylis serratuloides* pattern distribution. Topographic variables were the most influential factor, accounting for 40% of the explained variance, followed by soil characteristics (24%) and bioclimatic variables (23.1%). These findings underscore the complex interplay of environmental factors that influence community assembly in arid regions. These results are consistent with other studies that emphasize the critical roles of topography, climate, and soil in species distribution in arid environments such as the El Bayadh steppe (Kargar-Chigani et al., 2017; Slimani and Aidoud, 2018; Zheng et al., 2022). This alignment with existing research further supports the importance of considering multiple environmental factors in ecological modelling, especially in harsh environments (Ovaskainen and Abreco, 2020a).

6.4.2 Current spatial distributions of *Atractylis serratuloides*.

The second aim of this study was to predict the current spatial distribution of *Atractylis serratuloides*. Analyses of current habitat suitability for *Atractylis serratuloides* indicated that 29.1% of the recorded points were in highly suitable areas, 53.2% were in moderately suitable areas, and 17.5% of the locations were classified as low suitability (Figure 6.2). These results suggest that *Atractylis serratuloides* is well-adapted to harsh environments, such as arid regions. This finding aligns with the actual species pattern, as demonstrated by Slimani and Aidoud, (2018) who studied the plant biodiversity of the El Bayadh steppe and found that *Atractylis serratuloides* are among those with the highest vegetation cover.

6.4.3 Future spatial distributions of *Atractylis serratuloides* and dynamique under climatic scenarios

The third objective of this study was to project the spatial distribution of *Atractylis serratuloides* under climate scenarios SSP1.2.6 and SSP5.8.5 and assess changes relative to current conditions for the years 2050 and 2090. Our study reveals that under a low-emission scenario (SSP1.2.6), the habitat suitability pattern for *Atractylis serratuloides* is expected to decrease notably compared to the current distribution, particularly within regions deemed highly and moderately suitable for its growth (By 2050, 20.5% from high-suitability locations to low-suitability, a reduction of 29.7% from moderately suitable locations to low-suitability, and a transition of 19.1% from moderate to unsuitable. By 2090, 59.2% of locations are projected to fall into low-suitability areas, with 31.5% classified as unsuitable). These shifts can be attributed to a change in the main factor influencing community assembly from habitat filtering to competition. Previous research suggests that habitat filtering governs community assembly in low-productivity areas, such as arid regions, requiring species to adapt to harsh conditions and limited resources (Hu et al., 2022; Tu et al., 2024; Wang et al., 2021b; Zhao et al., 2023). Conversely, competition emerges as the key driver of species coexistence (Grime, 1977) in more productive environments. In this study's context, the anticipated increase in precipitation under a low-emission scenario may improve resource availability, thereby heightening competition. These competitive dynamics may explain the decline of *Atractylis serratuloides*, which is more stress-tolerant, but less competitive compared to clonal plants like *Stipa tenacissima* or *Lygeum spartum*. This observation aligns with the findings of Zhao et al., (2020), who noted that competition intensifies with resource availability. Their research suggests that where resources are readily available, less competitive species tend to experience significant declines in abundance over time, suggesting that competition plays a role in shaping species distribution patterns (Zhao et al., 2020).

In contrast, the SSP5.8.5 scenario for both periods (2050 and 2090) show two distinct trends. By 2050, there is a significant decrease in habitat suitability compared to the current, with 40.5% of moderately suitable areas projected to shift to low suitability. However, by 2090, an increase in habitat suitability is anticipated, with 17.5% of the area expected to be highly suitable and 82.1% moderately suitable. Compared to current conditions, this increase is marked by a 16.5% shift from low to moderately suitable locations and an 8.4% rise from moderate to high suitability. These trends underscore the species' resilience over time, suggesting that although reductions in precipitation and rising temperatures, driven by high

emission scenarios, will initially affect its spatial distribution, *Atractylis serratuloides* will likely adapt to the evolving environment and gradually reclaim its habitat. The species' response to climate change is consistent with its morphological adaptations, which enable it to thrive in challenging conditions. Its structural characteristics—including a deep taproot system, compact growth form, early reproductive strategies, and thin, spiny leaves—enhance its drought tolerance by optimizing water retention and minimizing water loss (Boukhris et al., 2022).

In general, the expected distribution of *Atractylis serratuloides* under both high and limited emissions differs from patterns observed in other studies of species in arid regions. Typically, in those studies, limited emissions increase species distribution, whereas higher emissions tend to lead to a decrease in spatial distribution (Abolmaali et al., 2018; Hosseini et al., 2024; Li et al., 2024). However, the patterns identified in this study are consistent with the ecological behaviour of the plant and the rules of community assembly (Lortie et al., 2004). This suggests that incorporating the effects of biotic factors into predictions may enhance their accuracy.

6.5 Conclusion and recommendations

For several decades, the steppe of El Bayadh, has experienced significant degradation (over 50%), leading to desertification (Alliouche et Kouba, 2023). In response to this crisis, current conservation efforts focus on restoring vegetation cover (Dalila et Slimane, 2008). These initiatives sometimes involve introducing exotic species like *Atriplex canescens*, which have demonstrated some success (Amrani and Chehma, 2020). However, scaling these interventions to the vast expanse of the steppe poses challenges, including increased costs and concerns about sustainability. Given these challenges, exploring more sustainable and cost-effective restoration strategies becomes crucial. This study underscores the potential of *Atractylis serratuloides*, a native species that has demonstrated exceptional resilience to arid conditions. Notably, *Atractylis serratuloides* has shown the capacity to sustain its presence even under severe emission scenarios, highlighting its value in restoration projects and efforts to combat desertification. Its proven adaptability makes it a promising candidate for passive restoration strategies, where natural regeneration is promoted. To implement this strategy, it is recommended that local environmental authorities and stakeholders consider pilot projects focused on *Atractylis serratuloides*, evaluate its field performance, and promote its use in large-scale restoration plans. Strengthening policy frameworks to support native species as a central component of regeneration efforts will help safeguard the future of the El Bayadh steppe, ensuring that restoration efforts foster a resilient and balanced ecosystem.

7. DISCUSSION GÉNÉRALE

Dans cette thèse, la question de recherche principale visait à identifier les facteurs écologiques régissant l'installation et la survie de plantes dans le contexte écologique actuel des steppes algériennes. Cette interrogation découle de deux observations majeures : d'une part, la régénération peu performante des plantes indigènes malgré l'exclusion du pâturage, et d'autre part, la dégradation des peuplements d'*Atriplex canescens*, une plante exogène utilisée dans les programmes de végétalisation des steppes en Algérie, en dépit de sa tolérance au stress hydrique. Pour répondre à cette question, l'objectif général de cette thèse était d'étudier les mécanismes d'assemblage des communautés végétales dans les steppes algériennes à travers une approche intégrative combinant des dimensions fonctionnelles, phylogénétiques et environnementales. Dans cette discussion générale, nous évaluons comment les différents objectifs spécifiques, définis sur la base des lacunes identifiées dans la littérature existante, permettent de répondre à notre question de recherche. À cet effet, trois axes d'analyse seront explorés : (1) l'identification des filtres écologiques structurant les communautés végétales dans les steppes algériennes, (2) l'évaluation du rôle des traits fonctionnels et de la phylogénie dans l'assemblage des espèces, et (3) l'influence des dynamiques environnementales sur la persistance des communautés végétales dans un contexte de changement global.

7.1 Identification des filtres écologiques structurant les communautés végétales dans les steppes Algérienne.

La première lacune mise en évidence par l'analyse critique de la littérature sur l'assemblage des communautés des steppes algériennes était l'absence de connaissances sur l'influence de l'exclusion compétitive sur la structuration des communautés végétales. Pour pallier cette lacune, le premier objectif spécifique de cette thèse était d'évaluer si, dans les steppes algériennes, la sélection des plantes résultait principalement du filtrage environnemental ou de l'exclusion compétitive. Les résultats obtenus (Chapitre 4, Section 4.4) montrent que, dans ces steppes, l'influence du filtrage environnemental prédomine dans la structuration des communautés, tandis que celle de l'exclusion compétitive reste marginale, masquée par l'effet du filtrage environnemental. Sur le plan scientifique, ces résultats suggèrent que, la disponibilité limitée des ressources dans ces milieux exerce une pression sélective particulièrement forte. Celle-ci dépasse l'influence des interactions biotiques, ne permettant que l'installation et la persistance que des espèces capables de s'adapter aux contraintes abiotiques locales. Ces résultats corroborent ainsi l'hypothèse de [Grime \(1977\)](#) selon laquelle l'assemblage des

communautés végétales dans les milieux arides et semi-arides est principalement influencé par les filtres abiotiques. De plus, ces résultats s'alignent sur des travaux antérieurs réalisés dans des environnements arides comparables à notre zone d'étude, notamment les recherches de [Zheng et al., \(2024\)](#) sur le plateau de Loess en Chine. Ces travaux avaient montré que l'assemblage des communautés sur le plateau de Loess était principalement dominé par le filtrage environnemental, aussi bien à l'échelle des parcelles (5 m x 5 m) qu'à des échelles plus fines (1 m x 1 m).

Une fois la prédominance du filtrage environnemental identifiée, le second objectif spécifique de cette thèse visait à évaluer plus précisément le rôle de chaque filtre abiotique, en considérant les variables climatiques, édaphiques, topographiques ainsi que l'ensablement. Les résultats (Chapitre 5, Section 5.4) obtenus révèlent que les caractéristiques édaphiques et les précipitations jouent un rôle prépondérant, tandis que l'influence de l'élévation et de l'ensablement reste modérée. Ces observations soulignent ainsi l'importance d'une approche intégrative pour comprendre les mécanismes d'assemblage des communautés végétales et remettent en question l'aridité en tant que principal filtre abiotique dans les steppes algériennes. Sur le plan scientifique, ces résultats suggèrent que l'assemblage des communautés dans ces écosystèmes résulte de l'interaction complexe de plusieurs contraintes écologiques agissant à des degrés variables. A cet effet, l'absence de prise en compte de cette synergie dans les stratégies de réhabilitation pourrait expliquer l'échec des programmes de mise en défense et la dégradation de l'*Atriplex canescens*, malgré sa tolérance au stress hydrique. Cela souligne la nécessité d'adopter une approche plus nuancée dans la gestion et la conservation des steppes arides. Ces résultats s'alignent avec ceux de [Kargar-Chigani et al., \(2017\)](#), dont l'étude visait à analyser la composition floristique et à identifier les principaux facteurs influençant la répartition des espèces et des groupes végétaux dans les parcours du nord de la province d'Ispahan (Iran). Leurs résultats avaient montré que la répartition des espèces dans cette zone était sous l'influence simultanée de plusieurs contraintes abiotiques, comme c'est le cas dans notre étude, notamment la topographie et les caractéristiques du sol, telles que la couverture de litière, la texture, la matière organique, l'azote total, la teneur en carbonate de calcium (CaCO_3) et l'ensablement.

De plus, l'évaluation des proportions d'influence de ces différentes contraintes écologiques (Chapitre 5, Section 5.4.2, Figure 5.3) a révélé que les caractéristiques édaphiques sont les facteurs les plus prépondérants dans la structuration des steppes algériennes. Ces résultats suggèrent qu'en plus du stress hydrique, la salinité, la texture du sol et la disponibilité des

nutriments jouent un rôle clé dans l'installation et la persistance des plantes dans ces milieux arides. Ces résultats sont en accord avec ceux de [Touarfia et al., \(2021\)](#) , [Zouidi et al., \(2023\)](#), et [Okkacha et al., \(2014\)](#), qui considèrent les facteurs édaphiques comme les éléments prédominants dans la structuration des communautés végétales des steppes algériennes. À ces caractéristiques du sol, il est important d'ajouter le rôle de l'ensablement. Bien que les résultats aient montré que son influence sur la structuration des communautés était modérée, les réponses des espèces à l'ensablement étaient globalement négatives, suggérant que la progression de ce phénomène pourrait entraîner des conséquences majeures sur la structuration des communautés végétales des steppes. C'est ce qui a été mis en évidence par [Mezrag, \(2018\)](#), dont l'étude avait identifié l'ensablement comme un facteur de dégradation de *Atriplex canescens* dans la région de Djelfa.

Par ailleurs, nos résultats (Chapitre 5, Section 5.4.2, Figure 5.3) ont révélé un rôle marginal de la mise en défense. Nos résultats corroborent les conclusions de l'étude de [Slimani et al., \(2010\)](#), qui avait montré que l'influence de la mise en défense sur le recouvrement végétal n'était pas significative. Il est important de noter que ce n'est pas l'influence du pâturage qui est remise en question, mais plutôt l'efficacité de la technique de mise en défense, telle qu'elle est pratiquée actuellement en Algérie. Dans notre étude, nous avons uniquement comparé des parcelles pâturées et non pâturées, ce qui permet seulement de remettre en question l'idée que l'exclusion du pâturage serait le seul facteur limitant la régénération végétale. Une évaluation plus précise du rôle du pâturage nécessiterait de subdiviser la zone d'étude selon différentes intensités de pression pastorale afin d'en cerner plus finement les effets sur la structure des communautés végétales.

Sur le plan méthodologique, ces résultats soulignent la pertinence de l'utilisation du HMSC comme cadre intégratif pour l'étude des filtres écologiques, comme le suggèrent [Ovaskainen et Abrego \(2020\)](#). En intégrant simultanément plusieurs niveaux de hiérarchie écologique et en tenant compte des dépendances entre espèces, le HMSC permet une modélisation plus nuancée des mécanismes d'assemblage dans les écosystèmes. La comparaison des estimations de l'influence relative des filtres obtenues via le modèle HMSC avec celles issues de l'analyse de redondance (RDA) ([Legendre et Anderson, 1999](#)), une approche de régression dédiée aux données multivariées, montre une forte cohérence entre les résultats des deux méthodes (Tableau 7.1). Cette concordance, qui confirme la prédominance des variables édaphiques et des précipitations comme principaux facteurs expliquant la structuration des communautés

végétales dans les steppes de la région d'El Bayadh, témoigne également de la fiabilité de nos résultats et de la capacité de transférabilité du HMSC pour les études en milieu aride, comme le souligne [Zhang et al., \(2020a, 2020b\)](#).

Tableau 7. 1

Comparaison des variances expliqué par les filtres abiotique entre RDA et HMSC

Filtres abiotiques	Valeurs RDA (%)	Valeurs HMSC (%)
Sols	37.54	37.8
Précipitation	28.59	21.7
Élévation	8.55	15.9
Type de gestion	12.12	7.0
SA.H	6.19	10.9

Par ailleurs, la question de l'influence de l'échelle spatiale d'étude sur l'assemblage des communautés est mise en évidence dans cette thèse par la différence des résultats concernant le rôle relatif des filtres écologiques entre le Chapitre 5 (Section 5.4) et le Chapitre 6 (Section 6.4). En effet, à l'échelle locale (analyse par placettes, Chapitre 5), les facteurs prédominants sont les variables édaphiques et les précipitations. En revanche, à l'échelle régionale (analyse sur l'ensemble du gradient environnemental, Chapitre 6), le facteur prédominant est l'altitude, suivie des variables édaphiques et des précipitations. Ces résultats suggèrent qu'à une échelle fine, ce sont principalement les variables édaphiques qui structurent les communautés végétales dans les steppes, tandis qu'à une échelle plus large, la topographie, notamment l'altitude, joue un rôle majeur dans leur organisation. Ces observations corroborent le principe souligné par [Chase \(2014\)](#), selon lequel l'échelle spatiale influence la perception des processus d'assemblage des communautés, en modifiant l'importance relative des filtres écologiques selon le niveau d'analyse considéré.

En réponse à la question des filtres écologiques régissant l'installation et la survie des plantes dans les steppes algériennes, les résultats de cette étude mettent en évidence la difficulté de formuler une réponse unique, soulignant l'influence conjointe de plusieurs facteurs écologiques (Figure 7.1). Le filtrage environnemental apparaît comme le processus dominant, avec un rôle prépondérant des caractéristiques édaphiques et des précipitations. En revanche, l'altitude et l'ensablement exercent une influence plus modérée. Par ailleurs, la compétition joue un rôle marginal dans ces milieux contraints, confirmant l'hypothèse selon laquelle, dans les environnements arides, les contraintes abiotiques surpassent les interactions biotiques. Ces résultats apportent des éléments clés pour la compréhension des mécanismes d'assemblage

communautés végétales et offrent des perspectives pour l'amélioration des stratégies de gestion et de conservation des steppes algériennes

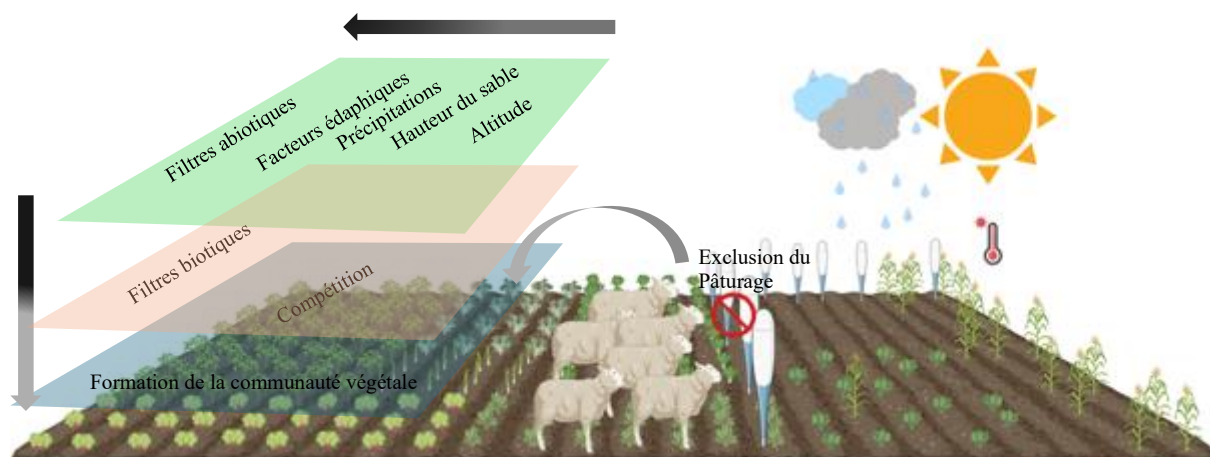


Figure 7.1 Représentation des filtres écologiques agissant dans les steppes algériennes. La flèche illustre l'intensité relative de chaque filtre sur l'assemblage des communautés végétal

7.2 Évaluation du rôle des traits fonctionnels et de la phylogénie dans l'assemblage des communautés : stratégie d'adaptation des plantes dans les steppes de la région d'El Bayadh

La seconde lacune identifiée dans la littérature sur les mécanismes d'assemblage des communautés végétales dans les steppes algériennes était l'absence de connaissances sur l'influence des traits fonctionnels et de la phylogénie, en raison de l'utilisation dominante de l'approche taxonomique comme cadre analytique dans la recherche. Pour pallier cette lacune, cette thèse a adopté l'approche fonctionnelle, non seulement pour évaluer la structure fonctionnelle des communautés et son lien avec les filtres écologiques, mais aussi pour identifier les stratégies d'adaptation des plantes face aux contraintes environnementales. L'approche phylogénétique, quant à elle, a été principalement utilisée pour évaluer son influence sur l'assemblage des communautés. Les résultats (Chapitre 5, Section 5.4.4) ont montré que l'influence de la phylogénie sur l'assemblage des communautés des steppes algériennes était très faible. Cela suggère que la convergence des traits observée dans ce milieu résulte exclusivement du filtrage environnemental et non d'une sélection évolutive directe. Ces résultats sont en accord avec ceux de [Wang et al., \(2021\)](#), qui avaient constaté que, dans les écosystèmes steppiques du nord de la Chine, la diversité phylogénétique ne présentait pas de similitude avec la diversité fonctionnelle. Ces résultats confirment que l'installation et la survie

des plantes dans les milieux arides sont principalement régies par des filtres environnementaux plutôt que par des contraintes phylogénétiques. En d'autres termes, la structuration des communautés végétales dans ces milieux répond davantage aux conditions abiotiques qu'à une histoire évolutive commune entre les espèces.

Dans le cas des traits fonctionnels, l'analyse de leur structuration (Chapitre 4, Section 4.4 et Chapitre 5, Section 5.4.3) a montré que les communautés végétales sont marquées, d'une part, par une convergence des traits fonctionnels et, d'autre part, par une réponse variable des traits étudiés aux différentes variables environnementales. Ces résultats soulignent ainsi le rôle fondamental des traits fonctionnels dans l'assemblage des communautés, comme décrit par [McGill et al., \(2006\)](#) en mettant en évidence que les traits permettent d'expliquer les mécanismes sous-jacents aux patrons de distribution des espèces. Les implications écologiques de ces résultats peuvent être analysées sous deux aspects : l'homogénéisation des communautés et les stratégies d'adaptation et la plasticité écologique des plantes face aux contraintes environnementales.

Homogénéité fonctionnelle et stratégie d'adaptation. La convergence des traits fonctionnels observée au sein des communautés végétales des steppes de la région d'El Bayadh, mise en évidence par la différence significative entre les patrons empiriques et les modèles nuls (Chapitre 4, Section 4.4), suggère que la pression environnementale exerce une sélection des espèces présentant des similarités fonctionnelles. Ainsi, le filtrage environnemental favorise une homogénéisation fonctionnelle des communautés végétales dans les écosystèmes steppiques arides, traduisant une convergence adaptative des traits. Ces résultats s'inscrivent en cohérence avec les travaux de [Macheroum et al., \(2021\)](#), qui avaient mis en évidence une homogénéisation des communautés végétales dans les steppes semi-arides de Tébessa (Nord de l'Algérie), caractérisées par des espèces partageant des stratégies fonctionnelles similaires, notamment en termes de cycle de vie et de tolérance au stress. Dans le cadre de cette thèse, cette tendance à l'homogénéisation fonctionnelle des espèces végétales est particulièrement bien illustrée par leur distribution dans l'espace fonctionnel, construit à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP). Cette approche permet de synthétiser l'information contenue dans les différents traits fonctionnels des espèces étudiées (Figure 7.1). Les résultats de cette analyse révèlent une convergence marquée de la majorité des espèces vers un espace fonctionnel dominé principalement par la similarité des traits tels que la profondeur des racines, la hauteur des plantes et la surface foliaire (Figure 7.1 (a) et (b)). Ces observations soulignent le rôle fondamental de longueur des racines, la hauteur de la plante et de la surface foliaire dans les stratégies d'adaptation des plantes aux contraintes environnementales dans les steppes de la

région d'El Bayadh. En examinant les valeurs moyennes de ces trois traits chez les plantes des communautés végétales des steppes de la région d'El Bayadh, il apparaît que ces plantes sont caractérisées par des racines profondes atteignant en moyenne 30 cm, une hauteur modérée comprise entre 15 et 30 cm, ainsi que des feuilles particulièrement petites (0,8 cm en moyenne) et épaisses. Ces caractéristiques suggèrent que les plantes adoptent trois principales stratégies d'adaptation :

1. Acquisition optimisée des ressources hydriques et minérales : le développement de racines profondes permet aux plantes d'exploiter les réserves d'eau situées en profondeur, assurant ainsi leur survie dans un environnement marqué par une disponibilité hydrique limitée.
2. Conservation des ressources : la réduction de la surface foliaire constitue une stratégie efficace pour limiter les pertes hydriques par évapotranspiration, ce qui est essentiel dans des conditions arides.
3. Minimisation des coûts énergétiques : la faible hauteur des plantes représente une adaptation permettant de réduire les coûts énergétiques et nutritionnels liés à la croissance et à l'entretien des tissus aériens. Cette stratégie favorise une allocation préférentielle des ressources vers les structures souterraines, telles que les racines, pour une meilleure acquisition des ressources hydriques et minérales.

Ces résultats s'alignent avec ceux de [Yang et al., \(2021\)](#) qui se sont intéressés aux stratégies d'adaptation des plantes en milieu aride, notamment dans les steppes du plateau de Loess en Chine. Ces travaux avaient révélé que, dans cet environnement, les plantes adoptent quatre types de stratégies : l'équilibre énergétique, l'acquisition des ressources, la limitation des pertes de ressources et l'utilisation efficace de l'eau. De plus, ces stratégies d'adaptation s'inscrivent dans le cadre du modèle CSR de [Grime \(1977\)](#), qui distingue trois grandes stratégies fonctionnelles des plantes en réponse aux contraintes environnementales. Dans les steppes arides d'El Bayadh, la végétation est principalement dominée par des espèces stress-tolérantes (S), caractérisées par un enracinement profond, une croissance lente et une longévité élevée, leur permettant de résister aux conditions extrêmes. À l'inverse, certaines espèces suivent une stratégie rudérale (R), adoptant des cycles de vie courts, une croissance rapide et une reproduction opportuniste, ce qui favorise leur établissement dans des milieux perturbés (ex. pâturage, ensablement). Cependant, bien que nos résultats révèlent une homogénéisation

fonctionnelle des communautés due au filtrage environnemental, l'analyse des indices fonctionnels complémentaires met en évidence une diversité fonctionnelle structurée.

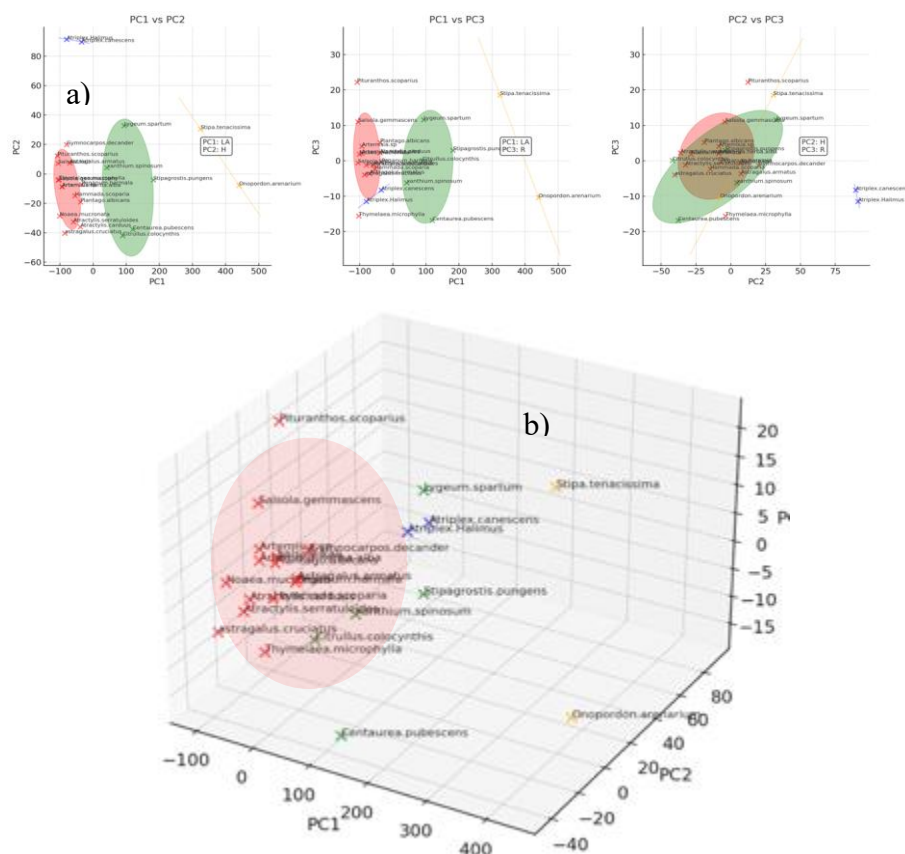


Figure 7.2

Distribution des espèces collectées dans l'espace fonctionnel. (a) visualisation en 3D et (b) visualisation en 2D. Les ellipses représentent les espèces occupant des niches écologiques similaires. Les croix représentent les espèces étudiées.

En effet, l'évaluation de l'équitabilité fonctionnelle (FEve), de la divergence fonctionnelle (FDiv) et de la dispersion des traits fonctionnels (FDis) révèle des valeurs élevées (0,77, 0,88 et 2,12, respectivement). Ces résultats suggèrent que, malgré une convergence fonctionnelle des communautés, cet écosystème maintient une diversité de stratégies fonctionnelles. Ce constat s'inscrit dans la lignée des travaux de [Gross et al., \(2024\)](#), qui avaient analysé la distribution de 20 traits fonctionnels, chimiques et morphologiques à travers les zones arides de six continents (Afrique, Amérique du Nord et du Sud, Europe, Asie et Océanie). Leurs résultats ont mis en évidence une diversité fonctionnelle significative dans ces milieux, un phénomène qui, bien que paradoxal, peut s'expliquer par la plasticité écologique des plantes.

Plasticité écologique des plantes. L'analyse des relations entre les traits fonctionnels et les variables environnementales (Chapitre 5, Section 5.4, Figure 7.2) révèle des réponses distinctes, suggérant que, face à chaque contrainte écologique, les plantes ajustent leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques. Ce phénomène témoigne d'une forte plasticité écologique, un mécanisme clé favorisant la survie et le maintien des espèces dans un environnement contraignant (Chaturvedi et al., 2024). Cette plasticité fonctionnelle permet aux plantes d'adopter différentes stratégies d'adaptation face à une même contrainte écologique, contribuant ainsi à la diversité fonctionnelle observée au sein des communautés végétales des steppes d'El Bayadh.

En résumé, l'intégration des approches fonctionnelle et phylogénétique dans cette thèse a permis d'explorer un axe essentiel de la question de recherche, à savoir quelle est l'influence des traits fonctionnels et de la phylogénie dans l'assemblage des communautés végétales. Les résultats mettent en évidence une contribution marginale de la phylogénie à la structuration des communautés, suggérant que l'histoire évolutive des espèces joue un rôle secondaire dans ces milieux contraints. En revanche, les traits fonctionnels jouent un rôle central dans la sélection des espèces végétales dans ces milieux en constituant les principaux vecteurs d'adaptation aux dynamiques environnementales. Cette capacité d'adaptation, reflet de la plasticité des plantes, permet d'expliquer la diversité observée malgré l'homogénéisation prédominante induite par le filtrage environnemental. La troisième lacune identifiée dans la littérature concerne l'absence d'études explorant la réponse des plantes actuellement colonisatrices des steppes de la région d'El Bayadh face aux scénarios de changement climatique, afin d'évaluer leur résistance aux conditions extrêmes et leur potentiel rôle dans la réhabilitation des steppes. Pour y remédier, une étude de cas a été menée sur *Atriplex serratuloides*, en modélisant son occurrence sous deux scénarios climatiques contrastés : SSP8-5 (fortes émissions) et SSP2-6 (faibles émissions).

7.3 Dynamiques environnementales et structuration des communautés végétales en steppes algériennes.

Les résultats des projections spatiales des probabilités d'occurrence de cette espèce sous différents scénarios mettent en évidence l'influence du climat dans sa distribution, comme le révèle la variation des probabilités d'occurrence entre les différents scénarios (Chapitre 6, Section 6.4). Si l'on renforce cette analyse au niveau communautaire, cette différence se maintient, comme l'illustre l'analyse des distributions des probabilités de l'ensemble des espèces étudiées (Figure 8.1). Cette observation confirme que les filtres écologiques

déterminant l'installation et la survie des plantes dans les steppes algériennes sont principalement liés aux conditions environnementales. Cette tendance suggère que, dans des conditions plus clémentes, la compétition interspécifique pourrait devenir un facteur structurant plus important, réduisant ainsi la présence des espèces tolérantes au stress.

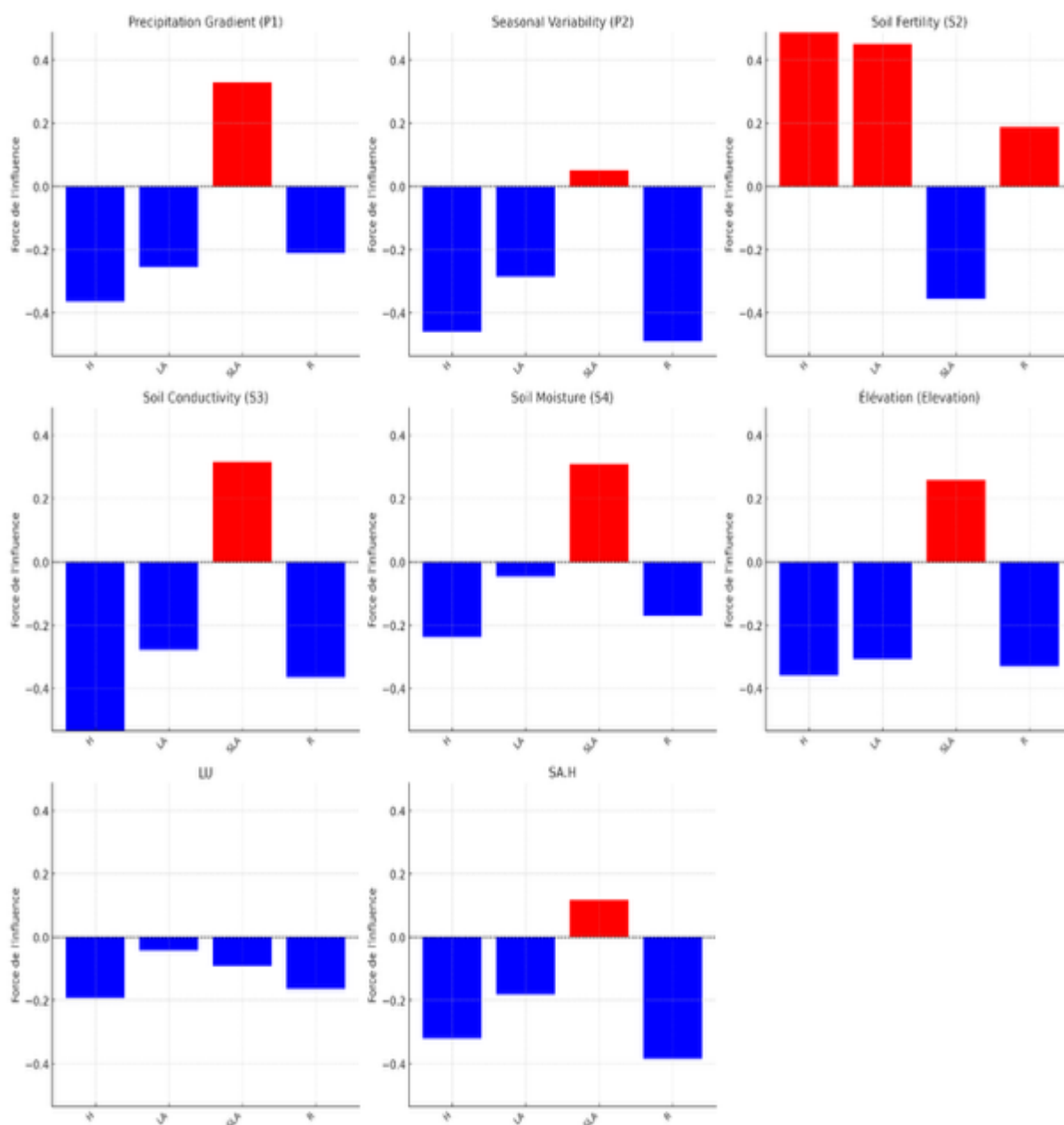


Figure 7.3
Réponse des traits fonctionnels aux contraintes environnementales

À l'inverse, sous des conditions climatiques plus arides, les contraintes abiotiques domineraient et favoriseraient les espèces possédant des traits fonctionnels adaptés à ces environnements extrêmes. (Figure 8.10). Cependant, les tendances de variation des probabilités d'occurrence entre les différents scénarios méritent une attention particulière. En effet, les résultats montrent qu'à l'échelle communautaire, les probabilités d'occurrence des espèces, notamment celle d'*Atractylis serratuloides*, diminuent sous des scénarios climatiques favorables et augmentent sous des scénarios défavorables. Ces résultats mettent en lumière un phénomène écologique clé, suggérant que dans des conditions plus favorables, la compétition interspécifique devient un facteur structurant majeur, entraînant une réduction de l'occurrence des espèces stress-tolérantes. À l'inverse, sous des conditions plus arides, ces espèces semblent mieux s'établir, témoignant de leur capacité d'adaptation aux milieux contraignants. Cette observation souligne l'influence déterminante de la dynamique environnementale sur l'assemblage des communautés végétales, confirmant que les filtres écologiques régissant l'installation et la survie des plantes dans les steppes algériennes ne sont pas statiques mais dépendent des variations climatiques et des interactions biotiques. Ces résultats permettent également d'expliquer pourquoi, dans le passé, l'exclusion du pâturage était une mesure efficace pour favoriser la régénération des plantes. En effet, dans un contexte où les conditions climatiques étaient relativement stables, la réduction de la pression herbivore suffisait à permettre le rétablissement des communautés végétales. Cependant, dans le contexte actuel de changements climatiques et d'une variabilité environnementale accrue, le pâturage ne constitue plus le seul facteur déterminant dans la régénération des plantes. Cela implique une nécessité constante d'actualisation des connaissances écologiques et de réévaluation des stratégies de gestion et de conservation, afin d'adapter les pratiques aux dynamiques environnementales en évolution. De plus, la réponse positive d'*Atractylis serratuloides* aux conditions environnementales extrêmes met en évidence le potentiel d'une telle espèce dans les processus de réhabilitation des steppes algériennes. Ces résultats ouvrent des perspectives sur le profil écologique des espèces à considérer dans les programmes de revégétalisation, en intégrant, au-delà de la tolérance au stress hydrique, leur capacité d'adaptation aux conditions édaphiques spécifiques de la région ainsi qu'à l'ensablement, comme c'est le cas pour *Atractylis serratuloides*.

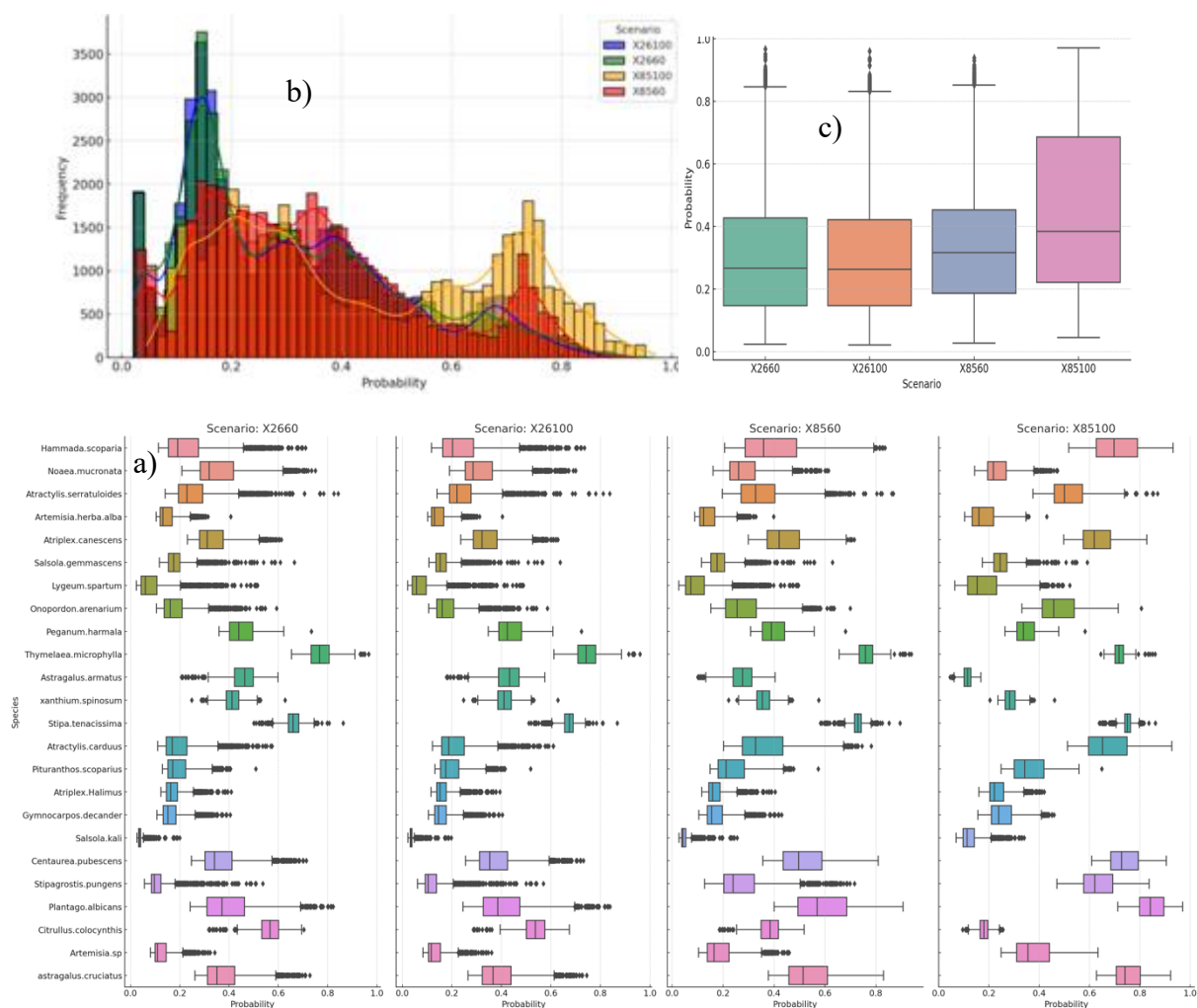


Figure 7.4

Analyse comparative des probabilités d'occurrences des espèces sous différents scenario des changements climatiques. (a) Probabilité d'occurrence, (b) Histogramme des probabilités (c) boxplot des probabilités.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans un contexte global marqué par l'intensification des changements climatiques et des pressions anthropiques, la compréhension des mécanismes d'assemblage est essentielle pour élaborer des stratégies de conservation adaptées aux réalités écologiques des écosystèmes. Cette nécessité est particulièrement préoccupante dans les steppes algériennes, où les stratégies de conservation en place montrent certaines limites et où les connaissances scientifiques sur ces mécanismes restent lacunaires. En réponse à ces enjeux, cette thèse a eu pour objectif d'approfondir la compréhension des processus d'assemblage des communautés végétales de ces milieux à travers une approche intégrative, afin d'identifier les facteurs écologiques régissant l'installation et la survie des espèces dans le contexte écologique actuel de la région d'El Bayadh (Algérie).

Les résultats ont montré que l'influence du filtrage environnemental est prédominante dans l'assemblage des communautés végétales des steppes algériennes, tandis que l'influence de la compétition reste faible. De plus, parmi les filtres abiotiques étudiés, les caractéristiques édaphiques et les précipitations constituent les principaux moteurs de la structuration des communautés, tandis que l'ensablement et l'altitude exercent des effets modérés. En revanche l'exclusion du pâturage joue un rôle marginal. Par ailleurs, ces résultats ont révélé que la phylogénie exerce une faible influence sur la structuration des communautés, à l'inverse des traits fonctionnels, qui jouent un rôle fondamental, comme en témoigne leur réponse significative aux gradients environnementaux. Enfin, la modélisation de la distribution d'*Atractylis serratuloides* sous différents scénarios de changement climatique a mis en évidence des dynamiques contrastées, mais écologiquement pertinentes, soulignant ainsi son potentiel pour la réhabilitation des steppes algériennes dans le cadre de la végétalisation. L'ensemble de ces résultats constitue une base scientifique solide pour orienter les stratégies d'aménagement durable des steppes et pour renforcer les actions de lutte contre la désertification dans cette région d'Afrique du Nord.

Recommandations pour l'aménagement durable des steppes : Une approche intégrée à trois niveaux. La conciliation entre la conservation des steppes algériennes et l'utilisation durable des ressources steppiques nécessite une collaboration participative de la plupart des parties prenantes, incluant les scientifiques, les gestionnaires, les communautés locales et les décideurs politiques. Dans cette optique, les recommandations formulées dans cette thèse pour l'aménagement durable des steppes sont structurées selon trois niveaux d'intervention

complémentaires : (i) le niveau technique (micro), correspondant aux actions opérationnelles directes sur le terrain ; (ii) le niveau des systèmes de production locale (méso), intégrant l'amélioration des pratiques des acteurs, tels que les éleveurs et les agriculteurs ; et (iii) le niveau institutionnel (macro), incluant notamment les actions portées par le Haut-Commissariat au développement de la steppe et à la lutte contre la désertification.

Niveau technique : interventions directes pour la réhabilitation écologique. Le niveau technique regroupe l'ensemble des actions opérationnelles mises en œuvre directement sur le terrain, visant à restaurer la fonctionnalité écologique et à renforcer la résilience des steppes algériennes. À la lumière des résultats de cette recherche, plusieurs axes prioritaires d'intervention ont été identifiés. Ceux-ci concernent principalement : (i) l'amélioration de la qualité des sols dégradés (ii) la gestion active de l'ensablement dans les zones exposées à la mobilité éolienne, (iii) l'introduction d'espèces végétales présentant des traits fonctionnels adaptés aux conditions édaphiques locales.

L'amélioration de la qualité des sols. Les résultats de cette thèse ont révélé que les propriétés édaphiques constituaient le filtre abiotique le plus déterminant dans la structuration des communautés végétales des steppes algériennes. Ces sols, typiques des milieux steppiques arides, se caractérisent généralement par une faible teneur en humidité et une pauvreté en nutriments. Dès lors, la réhabilitation écologique de ces milieux repose en grande partie sur l'amélioration de la qualité des sols, en particulier de leur capacité de rétention en eau et de leur fertilité. L'amélioration du taux d'humidité des sols peut être envisagée à travers l'application de techniques de conservation des eaux et des sols (CES), telles que proposées par [Azeddine et al., \(2018\)](#) dans le cadre de la réhabilitation des steppes marocaines. Ces techniques, largement utilisées dans les zones arides, reposent sur des aménagements destinés à limiter l'érosion, réduire le ruissellement et accroître l'infiltration des eaux pluviales. Par exemple, la mise en place de sillons antiérosifs ([Roose, 2002](#)) permet de capter les eaux de ruissellement, de les ralentir et de favoriser leur infiltration dans le sol ([Ogilvie et al., 2016](#)). En parallèle, dans les environnements arides, la fertilité des sols est compromise par l'interaction de deux processus majeurs : la faible biodisponibilité des nutriments et la capacité limitée des plantes à les absorber efficacement ([Diatta, 2023](#)). Ainsi, toute stratégie de restauration des steppes doit viser à la fois l'enrichissement en éléments nutritifs et l'optimisation de leur assimilation par la végétation. À cet égard, la symbiose mycorhizienne constitue une piste particulièrement prometteuse. Développée notamment par [Duponnois et al., \(2015\)](#), cette approche, consiste à

inoculer les sols avec des champignons mycorhiziens arbusculaires, capables d'améliorer la disponibilité et l'absorption du phosphore, de l'azote et du zinc par les plantes (Madouh et Quoreshi, 2023). Des essais menés dans les zones arides du Sahel ont démontré que cette technique améliore significativement la croissance des espèces végétales, tout en augmentant leur tolérance au stress hydrique (Diatta, 2023).

La gestion active de l'ensablement. Bien que l'influence globale de l'ensablement sur la structuration des communautés végétales steppiques se soit révélée moins marquée que celle d'autres facteurs abiotiques tels que les propriétés édaphiques ou les précipitations, plusieurs espèces ont néanmoins montré une réponse négative significative à ce facteur. Cela suggère que l'ensablement constitue un obstacle écologique non négligeable à l'établissement et à la persistance de certaines espèces dans les milieux arides. Dès lors, la mise en place de mesures préventives s'avère nécessaire pour limiter la progression de l'ensablement dans les zones steppiques algériennes. Ces mesures pourraient inclure l'implantation de barrières physiques, notamment l'installation de grilles de paille autour des zones à réhabiliter. C'est l'une des méthodes les plus efficaces pour constituer une barrière contre le sable, et elle est utilisée depuis les années 1950 dans les régions désertiques arides du monde (Li et al., 2000). Son efficacité a été démontrée notamment dans la région désertique de Shapotou, en Chine, où elle a permis de capter les dépôts de poussière, favorisant ainsi l'accumulation de matière organique, la pédogenèse, et la transformation des textures grossières en sols plus fins, propices à l'installation de la végétation herbacée (Li et al., 2006). En complément, l'introduction ciblée d'espèces psammophiles autochtones peut constituer une approche biologique efficace pour stabiliser les dunes et restaurer durablement les communautés végétales. À titre d'exemple, les travaux de Zhong (2024) ont montré que *Psammochloa villosa*, une graminée native des déserts du nord-ouest de la Chine, présente des traits morpho-anatomiques adaptés à la fois aux vents violents et à l'ensevelissement sableux. Cette espèce contribue à la stabilisation des dunes et à l'arrêt de leur expansion. Bien que cette espèce ne soit pas indigène aux steppes algériennes, ce type de résultat souligne le potentiel des espèces fonctionnellement similaires présentes localement, dont les traits adaptatifs aux milieux sableux pourraient être valorisés dans les stratégies de végétalisation.

Utilisation stratégique de traits fonctionnels pour l'adaptation aux conditions édaphiques. Les résultats de cette thèse ont mis en évidence l'implication de certains traits fonctionnels dans les stratégies d'adaptation des plantes aux conditions contraignantes des steppes algériennes. Parmi ces traits, la longueur des racines, la hauteur des plantes et la surface foliaire se sont révélées

particulièrement déterminantes. Par conséquent, les projets de végétalisation dans ces milieux devraient intégrer ces dimensions fonctionnelles dans les critères de sélection des espèces à utiliser pour la réhabilitation écologique des steppes algériennes. L'accent doit être porté sur les espèces présentant une efficacité élevée en matière d'acquisition et de conservation des ressources, correspondant aux deux principales stratégies adaptatives identifiées dans ces écosystèmes arides. Par exemple, dans le Great Basin sagebrush steppe — une prairie semi-aride de l'ouest nord-américain —, les gestionnaires d'écosystèmes ont mis en œuvre des programmes de restauration basés sur la sélection méthodique de graminées adaptées aux contraintes abiotiques, notamment dans des zones dégradées par l'invasion d'espèces annuelles exotiques. En choisissant des espèces présentant des traits fonctionnels spécifiques (rapidité d'établissement, enracinement profond, tolérance à la sécheresse), l'objectif était de surpasser les espèces envahissantes et de rétablir un couvert végétal pérenne (Merchant et al., 2022). Les résultats ont montré qu'une telle stratégie fondée sur des combinaisons de traits prédéfinis favorisait non seulement une meilleure résilience du couvert végétal, mais aussi une réduction significative de la dominance des espèces invasives. Cette logique, appliquée au contexte des steppes algériennes, permettrait d'optimiser l'adéquation entre les espèces sélectionnées et les conditions édaphiques, et d'améliorer l'efficacité des programmes de lutte contre la désertification.

Niveau des systèmes de production : Adaptation des pratiques de pâturage au contexte socio-écologiques des steppes algériennes. Le niveau des systèmes de production locale fait référence aux pratiques d'exploitation et de gestion des ressources naturelles mises en œuvre par les acteurs locaux dans les steppes algériennes. À cet égard, les résultats issus de cette thèse permettent de formuler des recommandations qui s'articulent autour d'une gestion intégrée et participative des parcours steppiques. Cette approche vise à concilier les enjeux écologiques et socio-économiques et peut être déclinée en deux axes principaux : d'une part, la mise en œuvre d'une gestion raisonnée du pâturage fondée sur la régulation des charges pastorales et des rotations, et d'autre part, la cogestion des parcours, impliquant la création des comités locaux de suivi écologique et la valorisation des savoirs traditionnels.

Gestion raisonnée du pâturage. La mise en défense (exclusion totale du pâturage) constitue actuellement la stratégie de réhabilitation des steppes la plus couramment employée en Algérie, en raison de sa simplicité de mise en œuvre et de ses faibles coûts. Toutefois, les résultats de cette thèse ont révélé que cette pratique n'a pas d'effet significatif sur la structuration des

communautés végétales. Cette observation, en accord avec les conclusions d'Aidoud et al., (2010), remet en question l'efficacité écologique de l'exclusion totale du pâturage dans les programmes de restauration des formations steppiques. Dans cette perspective, il apparaît nécessaire de reconsidérer le modèle actuel de gestion des steppes au profit d'une gestion raisonnée du pâturage. Cette approche implique la régulation de la charge pastorale, la limitation de la fréquence d'utilisation des parcours, ainsi que la mise en place de rotations spatio-temporelles. De telles mesures permettraient de réduire la pression exercée sur les communautés végétales et offrirait à l'écosystème des périodes de régénération, indispensables à la restauration de la biodiversité et des fonctions écologiques. Par ailleurs, le maintien contrôlé du bétail, y compris dans les zones dégradées, pourrait contribuer à l'amélioration de la fertilité des sols. En ce sens, l'approche développée par Savory (2003) propose une vision intégrée de la gestion pastorale, selon laquelle un pâturage bien encadré ne constitue pas une menace, mais bien un levier de restauration. En favorisant l'apport de matière organique par les déjections animales, cette gestion participerait à la formation d'humus et à l'enrichissement du sol en éléments nutritifs, renforçant ainsi sa capacité de rétention hydrique et sa productivité. Sur le plan socio-économique, la gestion raisonnée du pâturage s'avère d'autant plus pertinente qu'elle permet aux éleveurs de maintenir durablement leurs activités. À l'inverse, l'approche fondée sur l'exclusion totale du pâturage prive ces derniers d'accès aux ressources fourragères, les contraignant, en l'absence d'alternatives viables, à abandonner leurs moyens de subsistance. Cette dynamique peut engendrer une série de conséquences socio-économiques néfastes, telles que l'augmentation du chômage, l'aggravation de la pauvreté, l'insécurité alimentaire, ainsi que l'accentuation des phénomènes d'exode rural et de migration forcée.

Comités locaux de suivi écologique et valorisation des savoirs traditionnels. L'un des défis majeurs rencontrés dans le cadre de cette thèse réside dans l'acquisition et la disponibilité des données écologiques relatives aux steppes algériennes. Ce constat s'explique principalement par la superficie de cet écosystème, dont l'étendue nécessite des ressources humaines et matérielles considérables pour assurer une collecte de données exhaustive et représentative. Face à cette contrainte logistique, une alternative prometteuse réside dans l'implication directe des populations locales — en particulier les éleveurs et les agriculteurs — dans les processus de collecte, de suivi et d'interprétation des données écologiques. Cette approche collaborative présente plusieurs avantages. Elle permettrait de pallier le déficit en main-d'œuvre spécialisée, tout en favorisant une meilleure sensibilisation des communautés rurales aux enjeux

écologiques associés à la dégradation des steppes. Parallèlement, elle contribuerait à renforcer l'implication et la responsabilisation des acteurs locaux dans la mise en œuvre d'actions concrètes et adaptées, en faveur d'une gestion durable et résiliente des parcours steppiques. Au-delà de la contribution logistique, cette démarche ouvre la voie à l'intégration des savoirs écologiques traditionnels (SET) dans les dispositifs de gouvernance environnementale. Les SET représentent un corpus empirique, transmis de génération en génération, portant sur les dynamiques écologiques, la fertilité des sols, la distribution de la végétation, ainsi que sur les pratiques pastorales et agricoles adaptées aux contraintes locales (Peter et al., 2024). Leur mobilisation dans la gestion des steppes constitue une source précieuse d'adaptation, notamment dans un contexte de forte variabilité environnementale et de mutation sociale. Plusieurs études soulignent la pertinence de cette intégration. À titre d'exemple, Peter et al. (2024), dans le contexte mongol, recommandent de faciliter l'accès aux savoirs écologiques traditionnels et de renforcer les mécanismes d'échange intergénérationnels afin d'accroître la résilience des communautés pastorales face aux incertitudes croissantes liées aux transformations socio-environnementales. De même, les travaux de Liao et al. (2016) menés en Éthiopie ont démontré que les adaptations des stratégies d'élevage, basées sur les connaissances écologiques locales — telles que la reconfiguration des troupeaux pour privilégier des espèces plus résilientes à la prolifération d'arbustes ligneux — ont permis de limiter les effets négatifs des changements de composition végétale sur la productivité pastorale. Dans cette optique, la valorisation des savoirs écologiques traditionnels en Algérie pourrait constituer un levier essentiel pour améliorer l'efficacité des politiques de gestion des steppes. Elle permettrait non seulement une meilleure appropriation du suivi des dynamiques de la steppe par les populations locales, mais aussi une articulation plus fine entre connaissances scientifiques et pratiques endogènes, essentielle à toute stratégie de restauration durable dans les zones arides.

Niveau institutionnel : Actions du Haut-Commissariat au Développement de la Steppe et à la Lutte contre la Désertification (HDSLD). Le niveau institutionnel regroupe les recommandations à l'intention des instances décisionnelles impliquées dans la gestion des steppes algériennes, au premier rang desquelles figure le Haut-Commissariat au développement de la steppe et à la lutte contre la désertification (HDSLD). Ces recommandations s'articulent autour deux axes stratégiques complémentaires : La promotion de modèles d'aménagement basés sur la fonctionnalité écologique, l'investissement dans la recherche appliquée et la formation professionnelle, en vue de renforcer les capacités institutionnelles et techniques nécessaires à une gestion durable et adaptative des espaces steppiques.

La promotion de modèles d'aménagement basés sur la fonctionnalité écologique. L'un des principaux défis de la lutte contre la désertification en Algérie réside dans une conceptualisation réductrice de la problématique à résoudre. En effet, les politiques actuelles de restauration tendent à se focaliser sur la reconstitution du couvert végétal des formations dominées par des espèces dites « clés de voûte » des écosystèmes steppiques, telles que *Stipa tenacissima*. Si la reconstitution de la végétation constitue un objectif final légitime, elle ne saurait toutefois être envisagée de manière isolée, indépendamment des conditions écologiques préalables qui en déterminent la faisabilité. Le succès de toute stratégie de végétalisation repose en amont sur la restauration des fonctions écologiques fondamentales, à commencer par la qualité des sols (structure, fertilité, capacité de rétention hydrique, etc.). À cet égard, il apparaît impératif de réorienter les politiques de lutte contre la désertification vers des modèles d'aménagement fondés sur la restauration fonctionnelle des écosystèmes, et non uniquement sur la reconstitution de formations végétales spécifiques. La pertinence de cette approche fonctionnelle a été démontrée par les travaux de [Dor-Haim et al. \(2023\)](#) dans le cadre de la restauration du désert du Néguev, en Israël. Cette étude a mis en évidence que la disponibilité en eau du sol constituait le processus écologique central à restaurer pour permettre l'établissement d'une végétation pérenne. En s'appuyant sur la réhabilitation des réseaux source-puits comme levier fonctionnel, les auteurs ont montré qu'il était possible d'inverser les dynamiques de désertification dans ces milieux arides. De manière analogue, nos résultats ont révélé que les caractéristiques édaphiques figurent parmi les principaux moteurs de structuration des communautés végétales des steppes algériennes. Par conséquent, la réhabilitation de la qualité des sols doit figurer parmi les priorités stratégiques. Par ailleurs, l'analyse fonctionnelle menée dans le cadre de cette thèse a mis en lumière le rôle déterminant des traits fonctionnels dans la réponse des espèces végétales aux gradients environnementaux. De ce fait, les efforts de restauration devraient accorder la priorité aux espèces pionnières dotées de traits leur conférant une tolérance aux contraintes édaphiques et à l'ensablement, plutôt qu'à des espèces emblématiques sélectionnées sur des critères d'intérêt économique ou patrimoniales. Ce changement de paradigme favoriserait l'installation progressive d'un couvert végétal résilient, capable d'assurer des fonctions écosystémiques essentielles telles que la stabilisation des sols, l'amélioration de leur fertilité, la régulation microclimatique et la rétention des éléments nutritifs. À plus long terme, un tel environnement écologiquement restauré constituerait un habitat favorable à la recolonisation naturelle ou assistée des espèces

dites « clés de voûte », assurant ainsi une restauration durable et intégrée des écosystèmes steppiques.

L'investissement dans la recherche appliquée. L'investissement dans la recherche appliquée constitue un levier stratégique majeur pour renforcer la résilience écologique et accompagner efficacement la réhabilitation des steppes algériennes. L'un des principaux défis rencontrés au cours de cette thèse a été la rareté des études scientifiques spécifiquement consacrées à la restauration écologique de ces milieux. En effet, la majorité des travaux existants se concentrent principalement sur le diagnostic de la désertification, sans pour autant s'attacher à l'évaluation scientifique des différentes approches de réhabilitation. Cette lacune freine considérablement la mise en œuvre de stratégies efficaces de restauration fondées sur des données empiriques robustes. À cet égard, une réorientation des priorités institutionnelles s'impose, en faveur d'une recherche appliquée, axée sur la production de connaissances opérationnelles, directement transposables à l'action. Sur la base des résultats de cette thèse, plusieurs axes de recherche prioritaires peuvent être identifiés :

- La définition et la validation d'indicateurs écologiques fonctionnels permettant de suivre, dans le temps, l'évolution des écosystèmes restaurés et d'évaluer l'efficacité comparative des différentes stratégies de réhabilitation ;
- L'identification d'espèces végétales pionnières à haute valeur fonctionnelle, capables de tolérer les contraintes édaphiques locales (aridité, salinité, faible fertilité) et les processus de dégradation spécifiques (ensablement, érosion, et surpâturage);
- Le développement de modèles prédictifs permettant d'anticiper la réponse des communautés végétales aux futurs scénarios climatiques, afin d'orienter les choix d'espèces et les modalités d'intervention ;
- L'expérimentation en conditions contrôlées (ex. : en serre ou en jardin expérimental) visant à évaluer les seuils de tolérance écophysologique des espèces natives aux facteurs abiotiques contraignants ;
- La mise en œuvre de projets pilotes de terrain, destinés à tester de manière comparative les différents modes de gestion pastorale (pâturage tournant, pâturage différé, mise en défense partielle), l'efficacité des approches participatives, ainsi que le succès des techniques de végétalisation selon divers contextes édaphiques et climatiques.

Contribution de la thèse. La méta-analyse réalisée dans le cadre de cette thèse a permis d'identifier les lacunes dans l'état des connaissances sur les mécanismes d'assemblage des steppes algériennes. Face à ces lacunes, cette thèse a proposé de nouvelles approches analytiques et méthodologiques permettant une compréhension holistique des processus d'assemblage dans ces milieux. Les contributions scientifiques de cette recherche s'articulent autour de trois axes principaux :

Validation empirique du rôle de la compétition dans les milieux arides. Bien que l'effet non significatif de la compétition dans la structuration des communautés végétales ait été montré par plusieurs études menées dans des écosystèmes similaires aux steppes algériennes (Hu et al., 2022; Tu et al., 2024; Wang et al., 2021; Zhao et al., 2023), très peu d'études, voire aucune, n'ont jusqu'à présent abordé cette question dans le contexte spécifique des steppes algériennes afin de valider ces résultats. Les résultats de cette thèse constituent une validation empirique et un support scientifique permettant de confirmer que l'influence de la compétition est non significative dans la structuration des communautés végétales des steppes algériennes.

Compréhension intégrative de l'assemblage des communautés végétales. Les approches analytiques et statistiques utilisées dans les études précédentes sur les steppes algériennes présentaient des limites entravant une compréhension approfondie des mécanismes d'assemblage des communautés végétales. Ces approches, souvent basées sur des analyses purement taxonomiques ou sur des méthodes statistiques traditionnelles, telles que les méthodes d'ordination pour la plupart, ne permettaient pas d'intégrer simultanément l'ensemble des processus écologiques impliqués dans l'assemblage des communautés au sein d'un même cadre d'étude. De plus, elles ne permettaient pas d'étudier l'influence des traits fonctionnels sur la réponse des espèces aux changements environnementaux. Dans le cadre de cette thèse, l'approche fonctionnelle, couplée à la modélisation hiérarchique des communautés d'espèces (HMSC), a permis de dépasser ces limitations en offrant une vision intégrative des processus d'assemblage. L'approche fonctionnelle a contribué à relier les traits des espèces aux processus écologiques sous-jacents, à identifier les stratégies d'adaptation des plantes. Par ailleurs, l'utilisation du HMSC a permis d'explorer simultanément les effets environnementaux, spatiaux et biotiques, tout en tenant compte des effets de la phylogénie. Ainsi, cette thèse constitue une contribution significative à l'étude des filtres écologiques dans les milieux arides, en mettant en avant l'importance de l'approche fonctionnelle et des cadres statistiques intégratifs.

Sélection des espèces pour la végétalisation des steppes. Les résultats de cette thèse ont mis en évidence les remarquables capacités d'adaptation d'*Atractylis serratuloides*, qui a démontré une résilience accrue face aux conditions arides et aux stress climatiques extrêmes. Cette robustesse repose sur ses traits écologiques spécifiques, notamment sa tolérance à l'aridité et sa capacité à persister dans des environnements soumis à des perturbations intenses, telles que l'ensablement et le pâturage. Cette thèse constitue ainsi un support décisionnel pour réorienter les approches de restauration écologique vers des solutions basées sur la sélection d'espèces natives présentant des traits fonctionnels adaptés aux conditions actuelles des steppes algériennes.

Défis dans la réalisation de la thèse. Dans le cadre de cette recherche sur les mécanismes d'assemblage des communautés végétales au sein des steppes de la région d'El Bayadh, plusieurs défis majeurs ont été rencontrés. Les plus importants étaient liés à l'acquisition des données et à l'absence de travaux de recherche antérieurs ayant adopté une approche fonctionnelle dans cette zone d'étude. L'acquisition des données, qu'il s'agisse des occurrences de la végétation ou des traits fonctionnels, s'est avérée particulièrement complexe. Ces difficultés étaient principalement dues à l'accessibilité limitée des zones de collecte, marquées par des terrains accidentés, des conditions climatiques extrêmes, et une infrastructure routière insuffisante. Malgré ces contraintes, des stratégies ont été mises en place pour surmonter ces obstacles, notamment grâce aux travaux de laboratoire *ante situ* s'appuyant sur les systèmes d'information géographique (SIG), la télédétection et l'analyse spatiale. De plus, en condition *in situ*, l'utilisation de moyens de transport adaptés et la collaboration avec des acteurs locaux connaissant bien le terrain ont permis de dépasser ou compenser plusieurs de ces défis. Ces efforts ont permis de limiter les biais liés à l'échantillonnage et d'obtenir des données fiables pour les analyses subséquentes. Ce travail illustre ainsi l'importance de développer des méthodologies adaptées aux environnements semi-arides.

Un autre défi majeur a résidé dans l'absence de travaux antérieurs sur le sujet dans cette région. Cette lacune scientifique a compliqué l'établissement de bases comparatives pour interpréter les résultats, ainsi que le choix des méthodologies les plus adaptées pour appréhender les spécificités locales. En l'absence de données de référence, une approche exploratoire a été privilégiée, s'appuyant sur des connaissances issues de contextes similaires dans d'autres régions semi-arides, tout en tenant compte des particularités écologiques et biogéographiques propres à la steppe d'El Bayadh. Cependant, cette absence de recherches antérieures a également offert une opportunité unique. Elle a permis d'explorer une zone encore peu étudiée,

contribuant à combler une lacune importante dans la littérature scientifique sur les écosystèmes steppiques algériennes.

Limites scientifiques de la recherche et axe de recherche pour le futur. Bien que cette thèse de doctorat ait contribué à l'avancement des connaissances sur les filtres écologiques dans les steppes algériennes, elle présente néanmoins deux principales limitations :

- a) **Limitation temporelle:** L'étude a été menée sur une seule échelle temporelle, ce qui ne permet pas d'acquérir une perspective à long terme sur la dynamique des mécanismes d'assemblage dans les steppes algériennes. Afin de pallier cette limitation, les recherches futures devraient intégrer des données sur l'occurrence de la végétation et les traits fonctionnels sur plusieurs périodes temporelles. Une telle approche permettrait d'évaluer avec précision les variations spatio-temporelles des mécanismes d'assemblage et d'identifier les principaux facteurs sous-jacents. Cette démarche contribuerait à approfondir la compréhension holistique fournie par la présente étude.
- b) **Limitation fonctionnelle :** L'approche fonctionnelle utilisée dans cette étude était exclusivement orientée vers l'analyse de la réponse des traits aux changements environnementaux. Un axe complémentaire consisterait à évaluer l'influence des traits fonctionnels sur le fonctionnement des écosystèmes, notamment sur les cycles biogéochimiques des éléments nutritifs du sol et, par extension, sur les services écosystémiques. Une telle approche permettrait d'affiner la compréhension des interactions sol-plante-eau en identifiant les espèces capables d'améliorer la fertilité des sols et la rétention en eau, ce qui pourrait optimiser la sélection des espèces pour la végétalisation.

ANNEXE A : RÉSULTATS COMPLÉMENTAIRES

Tableau 4. a.1

The P-value of the Wilcoxon rank-sum test between the observed and the random pattern for divergence indices for each functional trait. Indices Abbreviation: kurtosis (K), the standard deviation of nearest neighbour distances (SDNN) and the range-standardized version of SDNN (SDNNr). Traits Abbreviation: Traits abbreviations: Carbon nitrogen ratio (CN), plant height (H), leaf area (LA), root length (R), specific leaf area (SLA), and Seed mass (SM)

Traits	Indices	P-value	Statistic significance	Divergence evidence
SM	K	0.319657498992003	ns.>0.05	No Divergence
SM	SDNN	0.146904957009451	ns>0.05	No Divergence
SM	SDNNr	6.95087794505552e-10	ns>0.05	No Divergence
H	K	0.718989758611179	ns>0.05	No Divergence
H	SDNN	0.0659244895026439	ns>0.05	No Divergence
H	SDNNr	2.48654542951493e-05	s <0.05	Divergence
CN	K	0.168679033945972	ns>0.05	No Divergence
CN	SDNN	0.0348192897470409	s<0.05	Divergence
CN	SDNNr	0.130438409956962	ns>0.05	No Divergence
LA	K	0.0529823227829998	ns>0.05	No Divergence
LA	SDNN	0.00887220926687483	s<0.05	Divergence
LA	SDNNr	0.0307163050616892	s<0.05	Divergence
SLA	K	0.268887690977695	ns>0.05	No Divergence
SLA	SDNN	0.793328089130803	ns >0.05	No Divergence
SLA	SDNNr	8.50972821768934e-07	s<0.05	Divergence
R	K	0.917514785529495	ns>0.05	No Divergence
R	SDNN	0.674116275009214	ns>0.05	No Divergence
R	SDDNr	0.00245256008343863	s<0.05	Divergence

Tableau 4. a.2

The P-value of the Wilcoxon rank-sum test between the observed and the random pattern for convergence indices for each functional trait. Indices abbreviation: Variance (Var). Traits Abbreviation: Traits abbreviations: Carbon nitrogen ratio (CN), plant height (H), leaf area (LA), root length (R), specific leaf area (SLA), and Seed mass (SM)

Traits	Indice	P-value	Statistic signifiante	Convergence evidence
SM	Range	0.10929>0.05	ns	No convergence
SM	Var	0.09925>0.05	ns	No convergence
H	Range	0.80954>0.05	ns	No convergence
H	Var	0.03247<0.05	s	Convergence
CN	Range	0.34711>0.05	ns	No convergence
CN	Var	0.40547>0.05	ns	No convergence
LA	Range	0.01212<0.05	s	Convergence
LA	Var	0.01048<0.05	s	Convergence
SLA	Range	0.04637<0.05	s	Convergence
SLA	Var	0.01113<0.05	s	Convergence
R	Range	0.00004<0.05	s	Convergence
R	Var	0.00005<0.05	s	Convergence

Variation of CWMT across environmental variables. Using the Spearman correlation coefficient, we constructed a network to examine the relationship between community weight mean of traits (CWMT) and covariates (Climatic data and land use). We found a negative correlation (based on Spearman correlation referred to Figure 4.a) between climatic data (P1, P2, T1 and T2) for plant height (H), specific leaf area (SLA) and root length. These results suggest that the plant strengthens mechanisms that minimize water resource loss when favourable conditions arise in El Bayadh steppe communities. Additionally, we found out that P 2 (precipitation component related to seasonal variability) was the covariate with the most link to the trait (SM, H, LA, R), meaning that plant adaptation strategies revolve around variations in water availability.

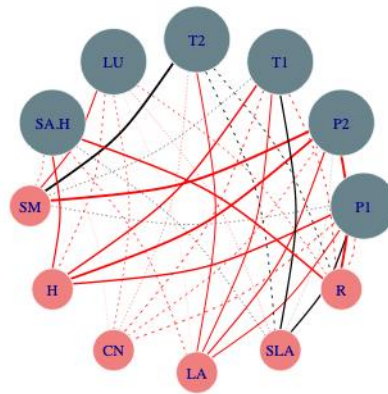


Figure 4. a.1

CMWT link with covariates. Light blue circles represent explanatory variables, while light coral circles represent traits. red lines indicate negative correlations, and black lines indicate positive correlations. Solid lines denote strong correlations, whereas dashed lines indicate weaker correlations.

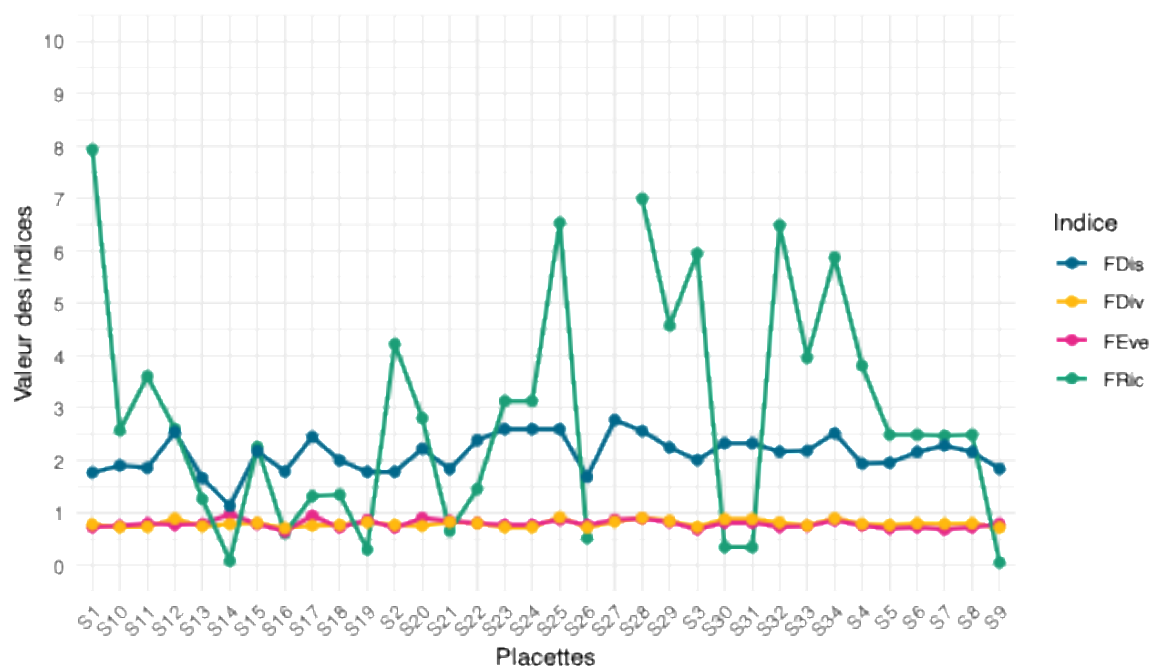


Figure 4. a.2

Variation des indices fonctionnels le long des placettes dans notre zone d'étude. L'axe des abscisses représente les placettes, tandis que l'axe des ordonnées représente la variation des indices. ^[SEP] Abréviations : FRic : Richesse fonctionnelle, FDiv : Divergence fonctionnelle, FEve : Équitabilité fonctionnelle, FDis : Dispersion fonctionnelle.

Redondance écologique et stabilité écologique. La redondance écologique est définie comme la situation dans laquelle plusieurs espèces au sein d'un écosystème remplissent des rôles fonctionnels similaires (Eisenhauer et al., 2023). Autrement dit, ces espèces partagent des traits fonctionnels et des niches écologiques proches, contribuant ainsi de manière interchangeable au fonctionnement de l'écosystème. En approfondissant l'analyse de l'espace fonctionnel par son partitionnement selon différents traits — incluant **le** type biologique, **le** cycle de vie, **la** structure des tiges, **et la** saison de floraison —, nous observons plusieurs chevauchements entre les différentes catégories de ces traits (Figure 4.2.a) traduisant ainsi la redondance écologique. Cela implique que, dans les steppes, la disparition d'une espèce donnée n'affecterait pas de manière significative le fonctionnement global de l'écosystème, en raison de la présence d'espèces fonctionnellement redondantes capables de compenser cette perte.

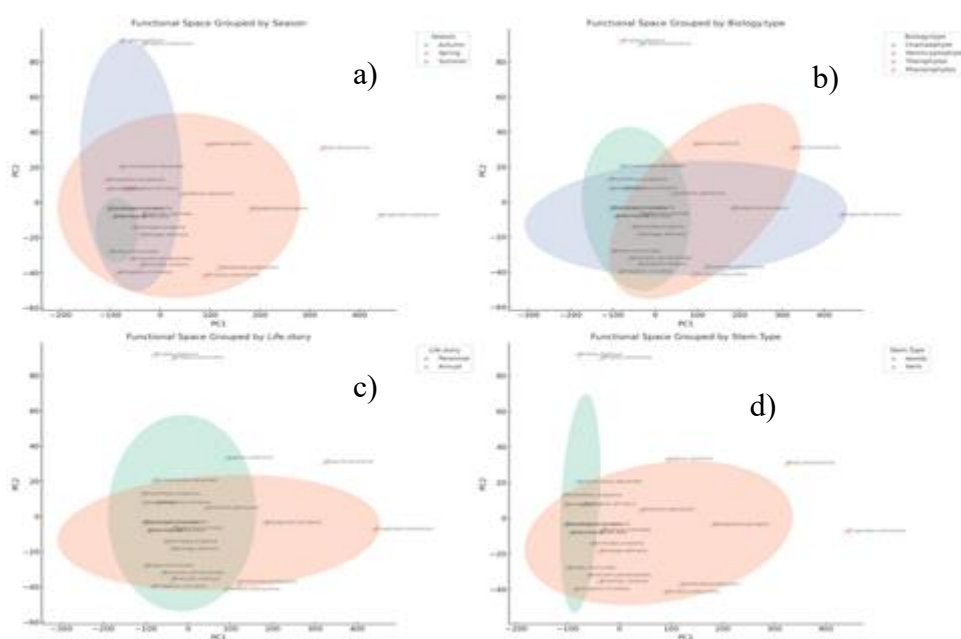


Figure 4. a.3
Chevauchement des niches dans l'espace fonctionnel.

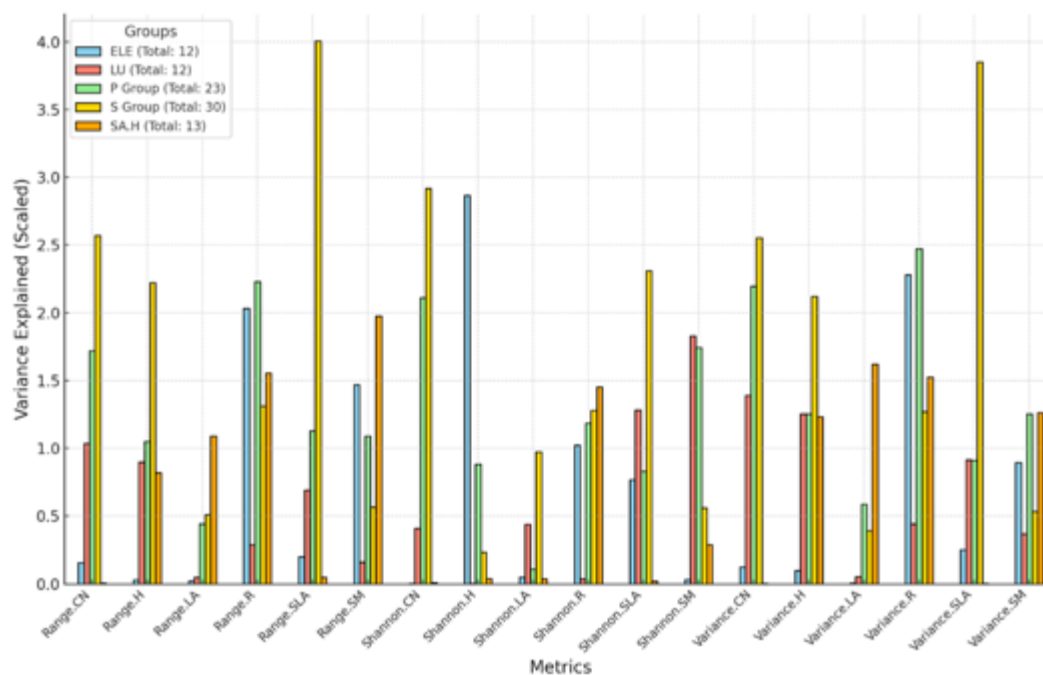


Figure 4. a.4

Partitionnement de la variance expliquée du SES par les variables environnementales.

Si l'on effectue une analyse de partitionnement de la variance du SES (*Standardized Effect Size*) pour chaque indice de convergence (variance et étendue), en utilisant une régression linéaire simple et le coefficient de détermination (R^2), mais cette fois en incluant toutes les variables, nous constatons que les variables édaphiques demeurent les plus explicatives, suivies des précipitations. L'ensablement, le type de gestion des terres et l'élévation se classent en troisième position.

Traits selection. Spearman correlation test between traits and species occurrences was used to select the traits employed in implementing the species distribution model within the El Bayadh steppe

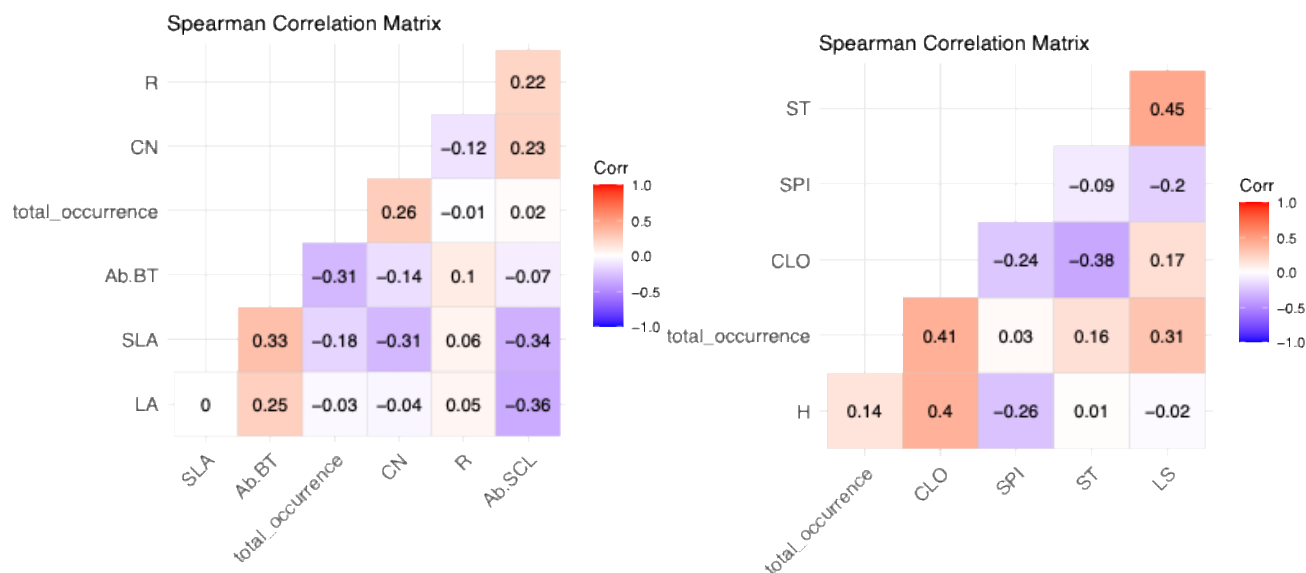


Figure 5. a.1

Spearman correlation matrix between traits and species occurrences (close to 0 no correlation and close to 1 strong correlation).

Covariables selection. A Spearman correlation test between Environmental variables and species occurrences was used to select the covariables in implementing the species distribution model within the El Bayadh steppe

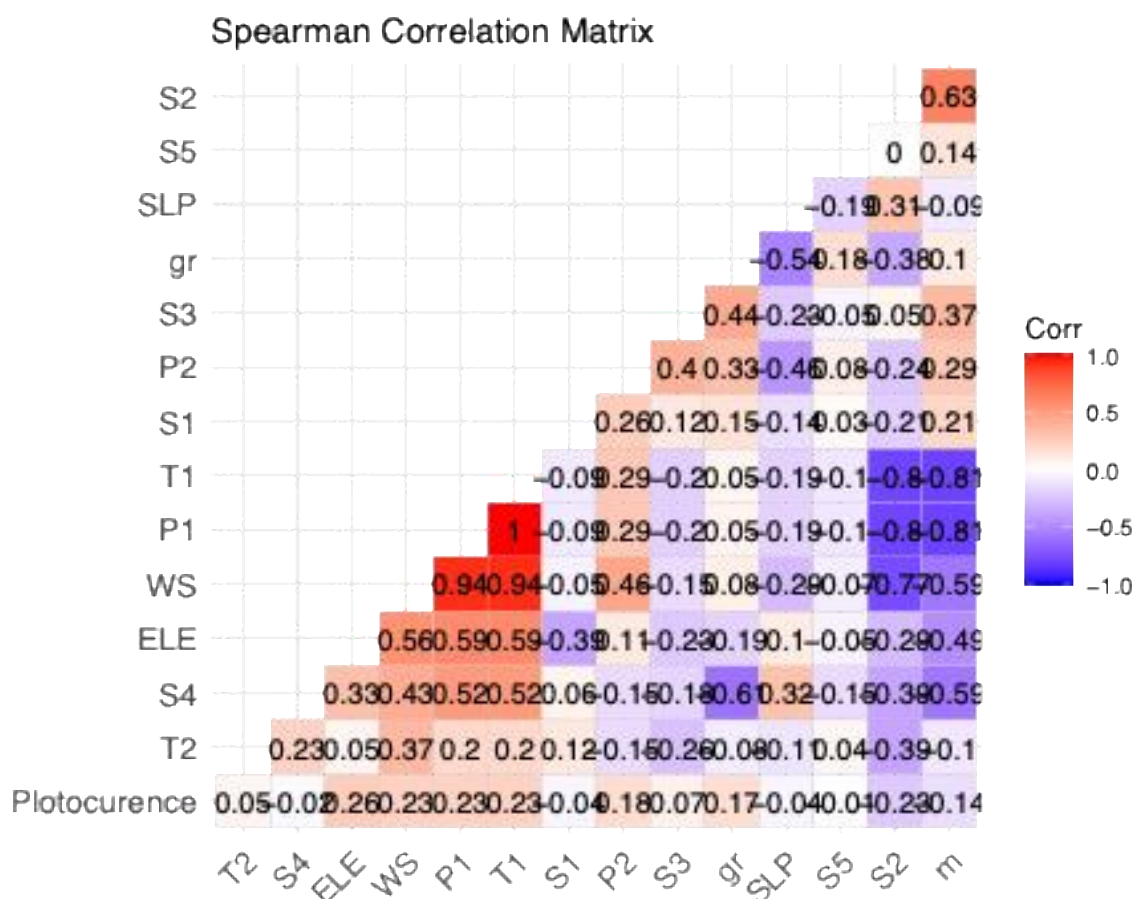


Figure 5. a.2

A Spearman correlation matrix between Environmental variables and species occurrences (Close to 0 no correlation and close to 1 strong correlation).

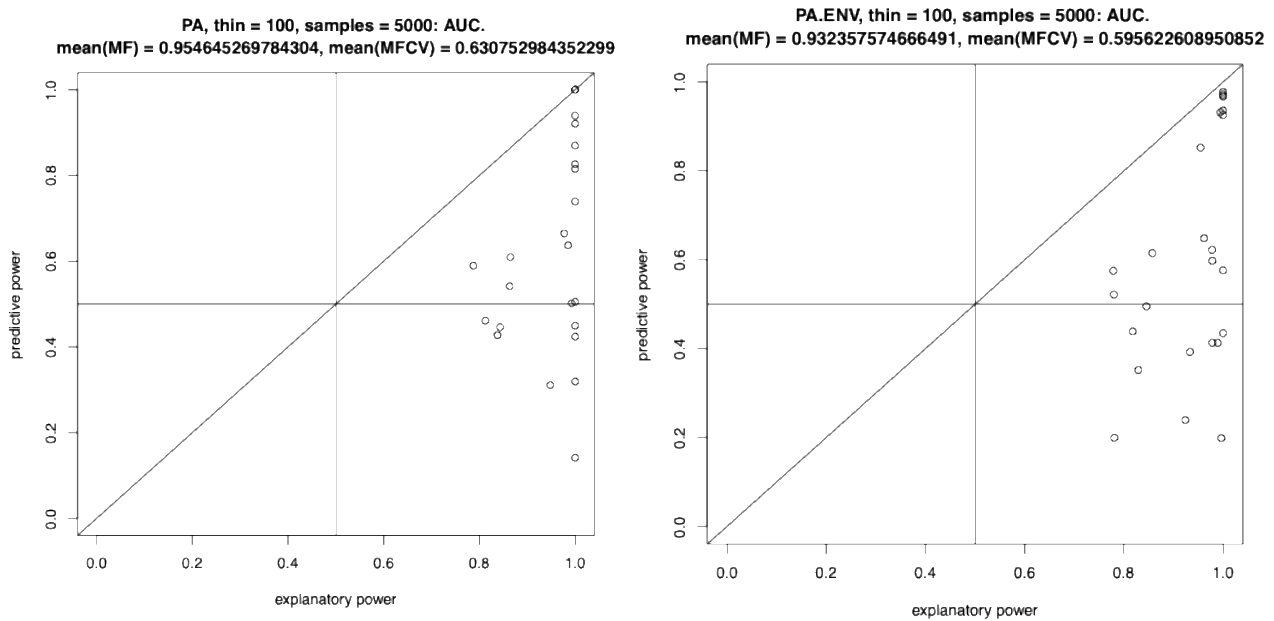


Figure 5. a.3

Exploratory and predictive powers of PA and PA.ENV models in species distribution analysis measured by AUC. The x-axis represents explanatory powers, while the y-axis represents predictive power. Abbreviations: MF - Model Fitted, MFCV - Model Fitted by Cross-Validation.

The convergence of Markov Chain Monte Carlo (MCMC) simulations. PSRF stands for Potential Scale Reduction Factor. It is a diagnostic metric used in Bayesian analyses to assess the convergence of Markov Chain Monte Carlo (MCMC) simulations.

PSRF quantifies how well the different MCMC chains converge to a stationary distribution.

- PSRF = 1: Indicates perfect convergence; all chains are sampling from the same posterior distribution.
- PSRF > 1.1: Suggests poor convergence, meaning additional iterations or model adjustments may be necessary.
- PSRF < 1.1: Generally considered acceptable, indicating adequate convergence of the chains.

In our study, the PSRF was close to 1 for the parameter beta (occurrence explained by covariates) and equal to 1 for the parameter gamma (influence of traits on plant responses to environmental changes).

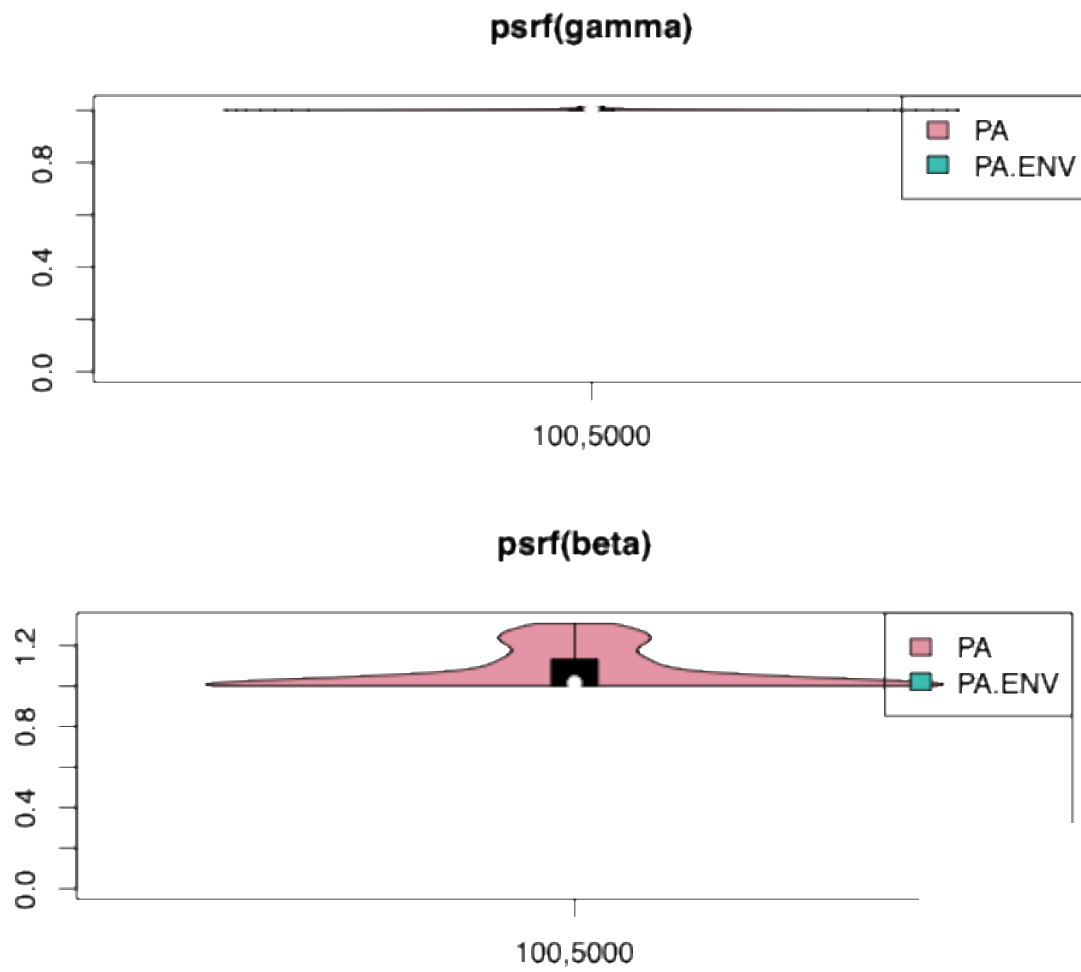


Figure 5. a.4
PSRF stands for Potential Scale Reduction Factor.

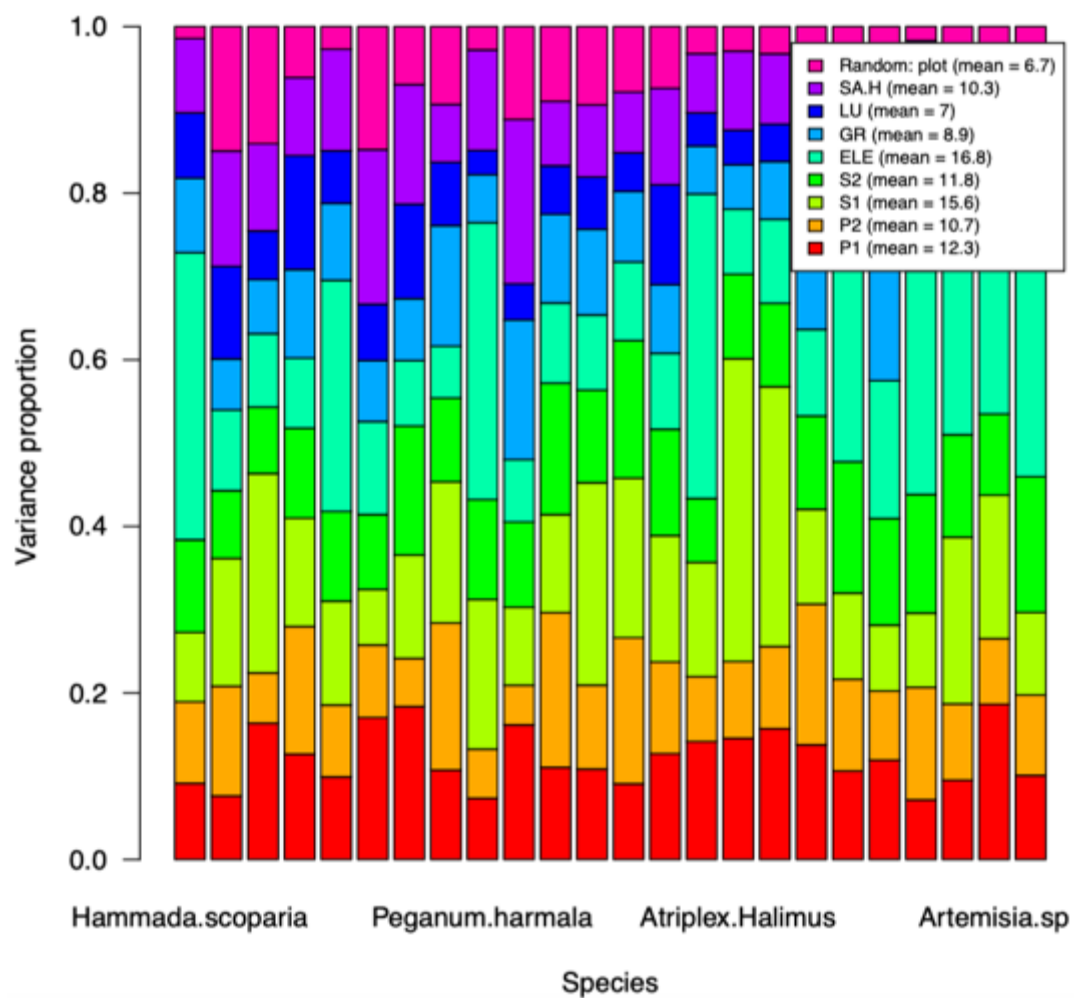


Figure 5. a.5
Partitionnement de la variance model PA.ENV.

Projection spatiale des espèces. Les projections spatiales de l'ensemble des espèces dans la zone d'étude mettent en évidence la dominance d'espèces telles que *Thymelia microphylla*, *Salola gemmascens*, et *Atractylis serratuloides* (Figure 6.a). Ces projections corroborent les résultats des études de Slimani et Aidoud, (2018), qui ont montré la prédominance de ces espèces dans les steppes de la région d'El Bayadh. Par ailleurs le profil écologique de chacune de ces plantes, révèle des caractéristiques telles que des racines profondes, une faible taille et une surface foliaire réduite. A cet effet, la prédominance d'espèces présentant de tels traits adaptés aux conditions arides confirme que l'environnement exerce une pression sélective forte, favorisant des stratégies de tolérance au stress. Ces résultats corroborent les conclusions précédentes, soulignant le rôle majeur du filtrage environnemental dans l'assemblage des communautés végétales de cette région.

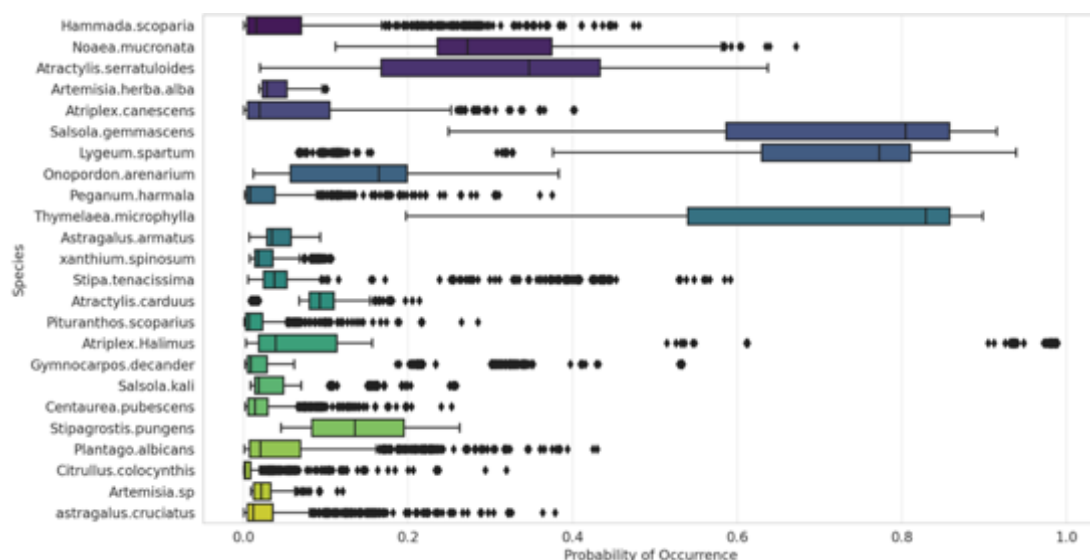


Figure 6. a.1

Probabilité d'occurrence des espèces étudiées dans les steppes de la région d'El Bayadh.

MaxEnt vs HMSC : une analyse comparative. Les tendances générales issues de la littérature suggèrent que le retour à des conditions abiotiques plus favorables entraîne une augmentation des probabilités d'occurrence des espèces végétales, tandis que les scénarios d'émissions élevées, tels que le SSP58.5, sont généralement associés à une diminution de ces probabilités en raison de l'aggravation des conditions environnementales. Toutefois, les résultats de cette thèse révèlent une tendance inverse, nous amenant ainsi à confronter nos projections à celles obtenues par le modèle MaxEnt (Figure 6.b(a)). Ce dernier, fondé sur le principe du maximum d'entropie, est largement utilisé pour prédire la distribution des espèces en se basant sur des occurrences connues et des variables environnementales, tout en identifiant les conditions d'habitat optimales avec un minimum d'hypothèses sous-jacentes.

L'analyse comparative des modèles MaxEnt et HMSC met en évidence des prédictions partiellement corrélées (Figure 6.b (b)), mais néanmoins distinctes dans l'estimation des probabilités d'occurrence des espèces. La corrélation modérée (0.54) entre ces deux approches suggère qu'en dépit d'une convergence relative des tendances globales, des différences méthodologiques sous-jacentes influencent les résultats finaux. En particulier, MaxEnt tend à produire des estimations de probabilités d'occurrence plus élevées et plus dispersées par rapport à HMSC (Figure 6.b (c)), ce qui pourrait résulter d'une prise en compte différenciée des facteurs environnementaux et des interactions biotiques. En conclusion les tendances globales demeurent cohérentes, indiquant des probabilités d'occurrence plus élevées avec l'augmentation des conditions d'aridification accrue.

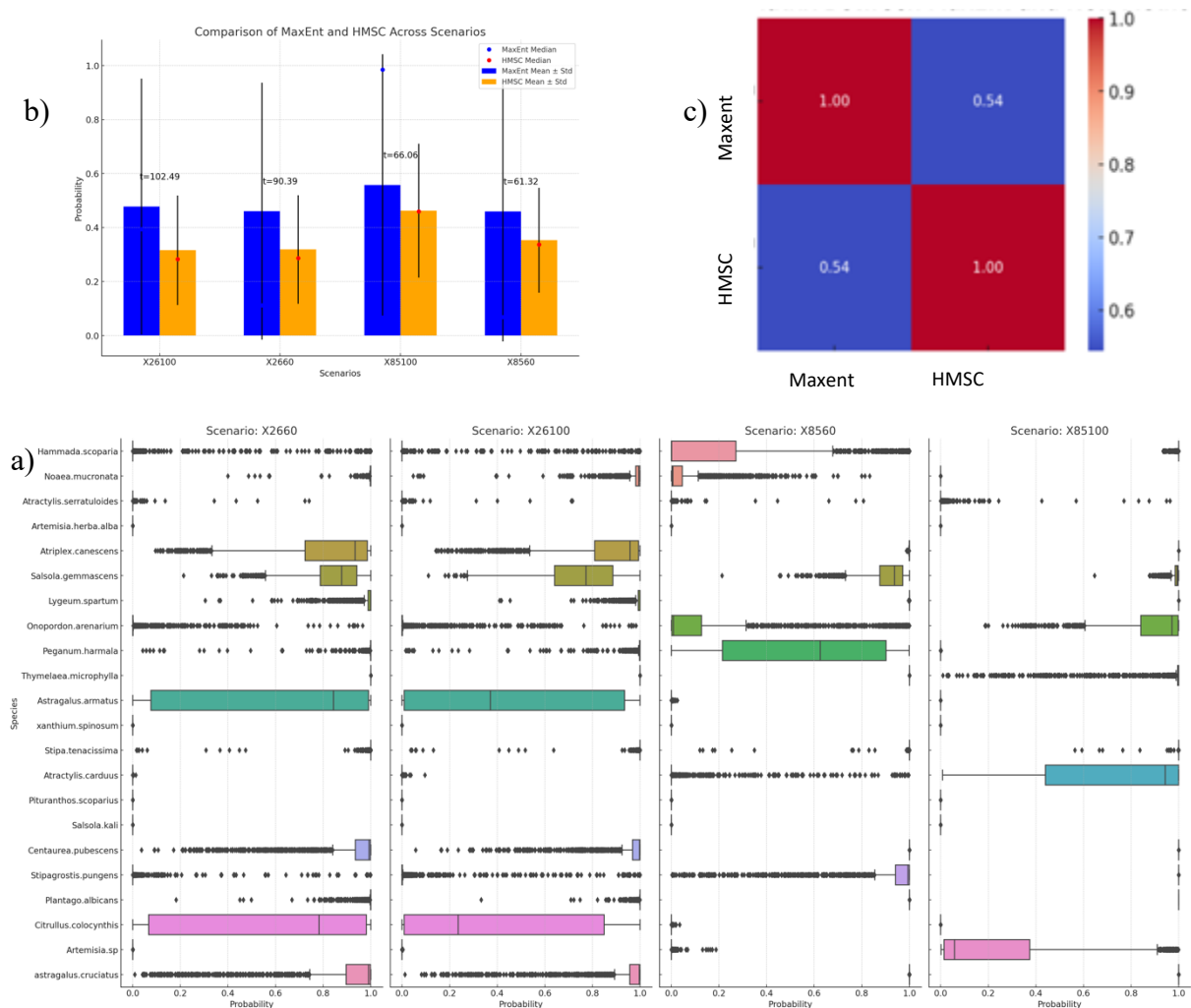


Figure 6. a.2

Analyse comparative des probabilités d'occurrence entre différentes méthodes : HMSC vs Maxent. (a) Probabilités d'occurrence selon MaxEnt, (b) Différence entre les probabilités d'occurrence des deux méthodes, et (c) Matrice de corrélation des probabilités.

ANNEXE B : DONNÉES ET MÉTADONNÉES

Dans le cadre de cette recherche, un protocole rigoureux de collecte des données a été mis en œuvre afin de garantir la fiabilité et la représentativité des résultats. Les données ont été recueillies selon des méthodes standardisées et reconnues en écologie des communautés, intégrant des relevés de végétation, des mesures de traits fonctionnels et des données environnementales. En ce qui concerne les traits fonctionnels, deux types de variables ont été échantillonnés : des variables continues et des variables catégorielles. Quinze traits ont ainsi été retenus pour l'analyse, couvrant des aspects morphologiques, physiologiques et phénologiques des espèces végétales. L'ensemble des données a été collecté dans la région d'El Bayadh, au sein de cinq communes — Kef Lahmar, Bougtob, Tousmouline, Rogassa et El Kreither — entre les mois de septembre et d'octobre 2025, par le réalisateur de la thèse, accompagné de Hussein, ingénieur en écologie, avec le soutien logistique des populations nomades locales. La description détaillée des procédures de terrain, ainsi que des outils et critères employés pour l'échantillonnage, est présentée dans la section Méthodologie du manuscrit. Les figures qui suivent résument visuellement les différentes étapes de la collecte des données.

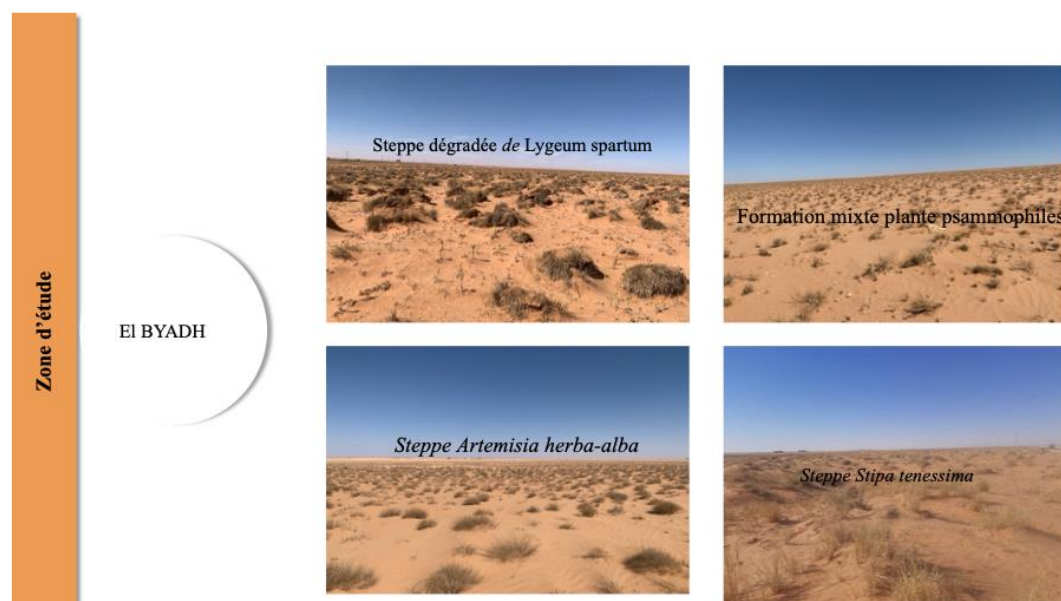


Figure b.1
Formation steppique de la région d'El Bayadh

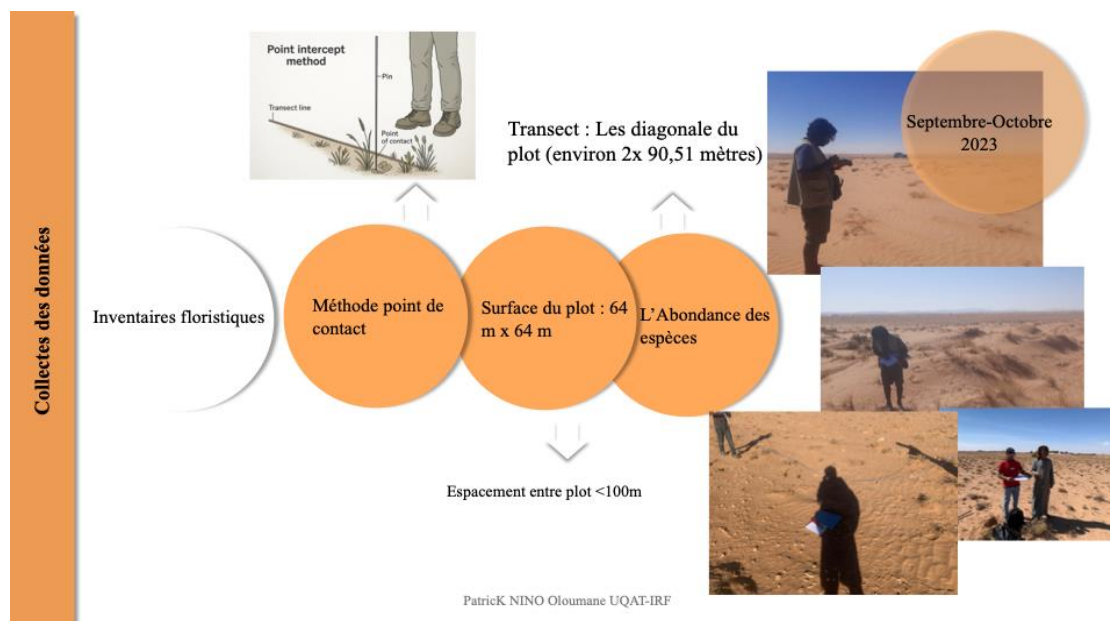


Figure b.2
Inventaire floristique : Campagne de collecte septembre 2023

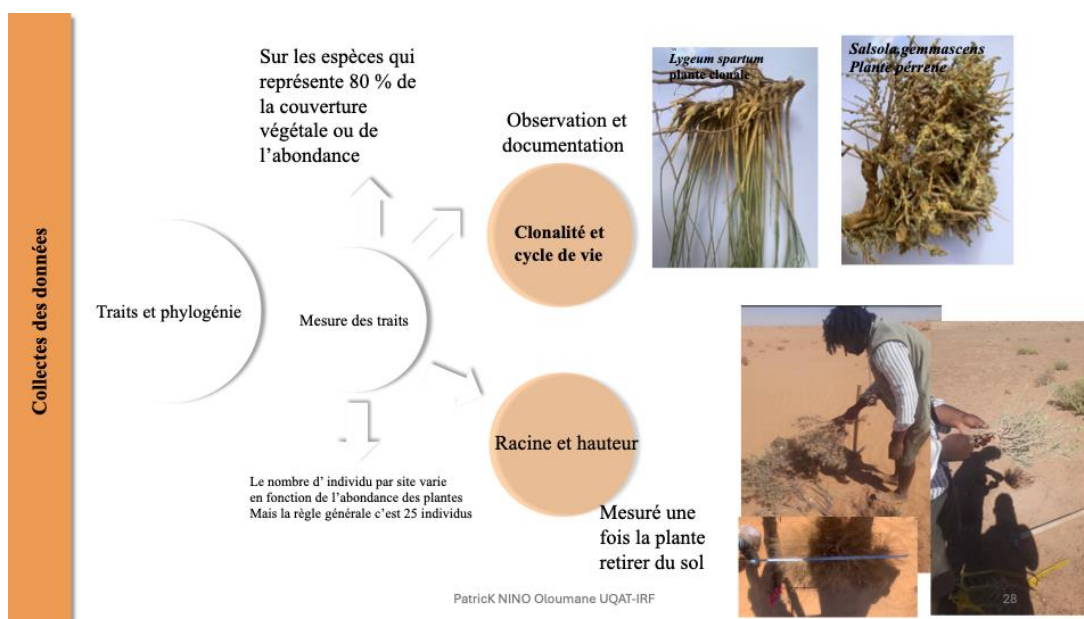


Figure b.3
Mesure des traits fonctionnels

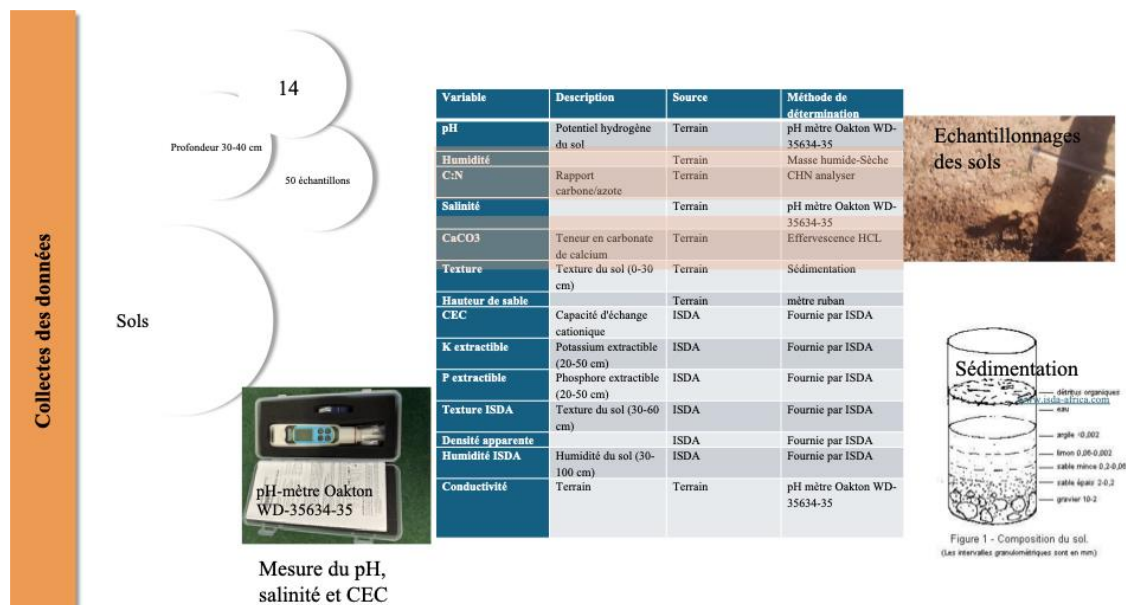


Figure b.4
Échantillonnage des sols



Figure b.5
Mesure des paramètres topographique

Équipe de travail sur le terrain



Abdalah : Géologue (Algérie)

Hussein (Polo rouge) : Ingénieur en écologie



Les nomades de Kef lahmar

Accessibilité aux données. Conformément à la politique de transparence scientifique et afin de répondre aux exigences de reproductibilité, l'ensemble des données brutes utilisées pour les analyses n'est pas intégré directement dans les annexes du présent document, mais reste disponible sur demande. Les personnes ou institutions souhaitant consulter ces données peuvent s'adresser à l'auteur(e) ou à l'équipe encadrante aux coordonnées indiquées dans le manuscrit. Cette démarche vise à concilier rigueur scientifique et clarté du texte, tout en garantissant la mise à disposition des données pour toute personne désirant approfondir ou reproduire les analyses présentées.

APPENDICE : MISE EN CONTEXTE DES ARTICLES

4. INFLUENCE DU FILTRAGE ENVIRONNEMENTAL ET DE L'EXCLUSION COMPÉTITIVE SUR L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS DE LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE)

Ce chapitre synthétise les résultats correspondant à l'objectif spécifique 1, qui vise à mettre en évidence l'influence du filtrage environnemental et de l'exclusion compétitive sur l'assemblage des communautés végétales au sein de la steppe d'El Bayadh (Algérie). Pour atteindre cet objectif, nous avons évalué la convergence et la divergence des traits fonctionnels observés en les comparant à un *modèle nul* générant des patrons aléatoires. Cette approche a permis de comprendre les mécanismes déterminant la distribution des traits et d'inférer les processus écologiques sous-jacents impliqués dans l'assemblage des communautés. L'utilisation de l'approche fonctionnelle dans cette étude est motivée par son efficacité à analyser les mécanismes des filtres écologiques, mais également à promouvoir son application dans les recherches liées à la lutte contre la désertification. Cette démarche vise à orienter les stratégies de conservation des steppes algériennes vers la restauration des fonctions écologiques des écosystèmes. Il est important de souligner que la lutte contre la désertification repose principalement sur la réhabilitation des fonctions essentielles des écosystèmes steppiques en Algérie, plutôt que sur la reconstitution des formations végétales dominantes traditionnelles, *telles que Stipa tenacissima ou Artemisia herba-alba*, comme c'est souvent le cas actuellement. Je tiens à exprimer ma gratitude envers tous les co-auteurs qui ont contribué de manière significative à la planification des échantillonnages et à l'élaboration du plan de rédaction. Leur soutien, leurs conseils éclairés lors des analyses statistiques et des discussions, ainsi que leurs commentaires pertinents, ont grandement amélioré la qualité de ce travail.

5. UTILISATION DES MODÈLES CONJOINTS DE DISTRIBUTION DES ESPÈCES (JSDM) POUR QUANTIFIER L'INFLUENCE RELATIVE DES FILTRES ÉCOLOGIQUES DANS L'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS DE LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE).

Ce chapitre synthétise les résultats correspondant à l'objectif spécifique 2 qui vise à quantifier l'influence relative des facteurs écologiques impliqués dans l'assemblage des communautés dans la steppe d'El Bayadh (Algérie), notamment les variables climatiques, édaphiques, topographiques, l'ensablement, le pâturage et la compétition. De plus, cette étude a pour objectif d'évaluer l'influence des traits fonctionnels et de la phylogénie dans la réponse des plantes aux variations environnementales, afin d'en déduire leurs stratégies d'adaptation.

Le choix d'effectuer une telle étude dans les steppes de la région d'El Bayadh est motivé par la volonté d'apporter une vision holistique de la question de l'assemblage des communautés dans cet écosystème. L'exploration de l'état des connaissances sur les steppes algériennes a mis en évidence que la plupart des recherches antérieures se sont limitées à tester uniquement l'effet du pâturage et de l'aridité sur la diversité et la couverture végétale. En déterminant l'influence relative de chaque facteur, il est possible d'identifier les facteurs les plus importants et d'intégrer ces connaissances dans les stratégies de conservation, notamment la mise en défense par l'amélioration des conditions de l'habitat et la végétalisation par la sélection des plantes les mieux adaptées à ces facteurs dominants.

Les analyses statistiques ainsi que la rédaction de ce manuscrit ont été entièrement réalisées par mes soins. Tous les co-auteurs ont contribué de manière significative à la planification des échantillonnages et à l'élaboration du plan de rédaction. Je tiens à les remercier pour leur soutien, leurs conseils éclairés lors des analyses statistiques et des discussions, ainsi que pour leurs commentaires pertinents, qui ont grandement amélioré la qualité de ce travail.

6. MODÉLISATION DE LA DISTRIBUTION SPATIALE D'*ATRACTYLIS SERRATULOIDES* DANS LA STEPPE D'EL BAYADH (ALGÉRIE) SOUS DIFFÉRENTS SCENARIOS DE CHANGEMENT CLIMATIQUE.

Ce chapitre synthétise les résultats correspondant à l'objectif spécifique 3 qui visait à évaluer les réponses de *Atractylis serratuloides*, une espèce endogène des steppes de la région d'El Bayadh, face aux changements climatiques, dans le but d'estimer son potentiel d'adaptation dans les conditions les plus extrêmes. La démarche adoptée introduit une nouvelle orientation dans les recherches sur les espèces d'intérêt des steppes algériennes. En effet, l'état des connaissances sur les steppes algériennes avait révélé que ces recherches se sont largement focalisées sur les espèces dominantes historiques, telles que *Stipa tenacissima*, *Lygeum spartum*(sparte) et *Artemisia herba-alba* (armoïse), en raison de leur valeur pastorale. Toutefois, compte tenu de l'avancée de la désertification, qui exacerbe l'ensablement des sols, et de l'aggravation prévue de l'aridification dans cette région, il est devenu crucial de recentrer les efforts sur les espèces capables de s'établir et de persister dans des environnements sévèrement dégradés. *Atractylis serratuloides* représente un exemple pertinent de ce type d'espèces, pouvant jouer un rôle clé dans des stratégies de restauration écologique, telles que la revégétalisation. En outre, les résultats partiels introduits ici, illustrent les applications pratiques de la modélisation des filtres écologiques dans la prédiction spatiale, un outil essentiel pour élaborer des cartes de distribution à petite échelle. Les analyses statistiques ainsi que la

rédaction de ce manuscrit ont été entièrement réalisées par mes soins. Tous les co-auteurs ont contribué de manière significative à la planification des échantillonnages et à l'élaboration du plan de rédaction. Je tiens à les remercier pour leur soutien, leurs conseils éclairés lors des analyses statistiques et des discussions, ainsi que pour leurs commentaires pertinents, qui ont grandement amélioré la qualité de ce travail

LISTE DES RÉFÉRENCES

- Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A. et Hegewisch, K. C. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data*, 5(1), 170191. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.191>
- Abdalla, M., Hastings, A., Chadwick, D. R., Jones, D. L., Evans, C. D., Jones, M. B., Rees, R. M. et Smith, P. (2018). Critical review of the impacts of grazing intensity on soil organic carbon storage and other soil quality indicators in extensively managed grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 253, 62-81. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.023>
- Abdelghani, Z., Mimeche, F., Benkherif, M., Sarri, D., & Fenni, M. (2016). *Diversity and plant distribution according to the topographical factors in Djebel Messaad forest (M'Sila, Algeria)*. *Advances in Environmental Biology*, 10(6), 27-38. <https://www.aensiweb.net/AENSIWEB/aeb/aeb/2016/June/27-38.pdf> (accédé le 03/05/23).
- Abolmaali, S. M.-R., Tarkesh, M. et Bashari, H. (2018). MaxEnt modeling for predicting suitable habitats and identifying the effects of climate change on a threatened species, *Daphne mucronata*, in central Iran. *Ecological Informatics*, 43, 116-123. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2017.10.002>
- Adab, H., Morbidelli, R., Saltalippi, C., Moradian, M. et Ghalhari, G. A. F. (2020). Machine Learning to Estimate Surface Soil Moisture from Remote Sensing Data. *Water*, 12(11), 3223. <https://doi.org/10.3390/w12113223>
- Adjabi, A., Sidi, H., Bounar, R., & Naseri, H. R. (2019). *Floristic distribution according to the edaphic parameters of a steppe zone: A case study of the nature reserve "El-Mergueb" (M'sila, Algeria)*. *Ekológia (Bratislava)*, 38(4), 336-352. <https://doi.org/10.2478/eko-2019-0025>
- Aidoud, A. (2018). Quarante ans de suivi dans la steppe du Sud-Oranais (Algérie) : changements de diversité et de composition floristiques. <https://www.academia.edu/> (accédé le 20/01/2023).
- Aidoud, A., Slimani, H. et Rozé, F. (2011). La surveillance à long terme des écosystèmes arides méditerranéens : quels enseignements pour la restauration ? Cas d'une steppe d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) en Algérie. *Ecologia Mediterranea*, 37(2), 17-32. <https://doi.org/10.3406/ecmed.2011.1335>
- Alfonsi, E. (2016). Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zones humides de Gironde: du diagnostic aux services écosystémiques, <http://www.theses.fr/2016BORD0092/document> (accédé le 01/01/2020).
- Alliouche, A. et Kouba, Y. (2023). Modelling the spatiotemporal dynamics of land susceptibility to desertification in Algeria. *CATENA*, 232, 107437. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107437>

- Amghar, F., Forey, E., Langlois, E., Brouri, L. et Margerie, P. (2021). Rehabilitation of Algerian rangelands: effects of *Atriplex canescens* plantation on biodiversity, soil physico-chemical parameters and soil surface elements. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/20210531722> (accédé le 01/11/2020)
- Amghar, Fateh, Forey, E., Margerie, P., Estelle, L., Brouri, L. et Kadi-Hanifi, H. (2012). Grazing exclosure and plantation: a synchronic study of two restoration techniques improving plant community and soil properties in arid degraded steppes (Algeria). *Revue d'Ecologie*, 67. <https://doi.org/10.3406/revec.2012.196>
- Amrani, O. et Chehma, A. E. (2020). Plantations d'*Atriplex canescens* en vue de la restauration des parcours dégradés en steppe algérienne. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux*, 73(2), 113-121. <https://doi.org/10.19182/remvt.31879>
- Arbel, Y., Yair, A. et Oz, S. (2005). Effect of topography and water repellent layer on the non-uniform development of planted trees in a sandy arid area. *Journal of Arid Environments*, 60(1), 67-81. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.03.008>
- Azaele, S., Suweis, S., Grilli, J., Volkov, I., Banavar, J. R. et Maritan, A. (2016). Statistical mechanics of ecological systems: Neutral theory and beyond. *Reviews of Modern Physics*, 88(3), 035003. <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.88.035003>
- Azeddine, H., Andich, K., El Alaoui-Faris, F. E. et Mahyou, H. (2018). Amélioration de l'état de la végétation et de la fertilité des sols des parcours arides du Maroc par les techniques de restauration et de réhabilitation. *Revue d'Écologie*, 73(4), 401-413. <https://hal.science/hal-03532546> (accédé le 12/03/2022)
- Bahreini, Z., Jafarian, Z., Alavi, S. J., Tatian, M. R. et Negreiros, D. (2024). Influence of grazing intensity on richness, phylogenetic and functional dimensions of highly diverse mountainous grasslands from Mazandaran, Iran. *Plant Ecology*, 225(7), 641-651. <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01422-9>
- Ball, W. (2021). The Eurasian steppe: People, movement, ideas. Edinburgh University Press. <https://edinburghuniversitypress.com/book-the-eurasian-steppe.html> (accédé le 10/02/2020).
- Barbagelata, P. A. (2006). *Evaluation of potassium soil tests and methods for mapping soil fertility properties in Iowa corn and soybean fields* <https://repositorio.inta.gob.ar/handle/20.500.12123/6952> (accédé le 13/06/2021)
- Bauman, D. (2018). *Analyses spatialement explicites des mécanismes de structuration des communautés d'arbres*. <https://difusion.ulb.ac.be/> (accédé le 20/02/2022)
- Belala, F., Hirche, A., Muller, S. D., Tourki, M., Salamani, M., Grandi, M., Ait Hamouda, T. et Boughani, M. (2018). Rainfall patterns of Algerian steppes and the impacts on natural vegetation in the 20th century. *Journal of Arid Land*, 10(4), 561-573. <https://doi.org/10.1007/s40333-018-0095-x>

- Belaroui, K., Djedjai, H. et Megdad, H. (2014a). The influence of soil, hydrology, vegetation and climate on desertification in El-Bayadh region (Algeria). *Desalination and Water Treatment*, 52(10-12), 2144-2150. <https://doi.org/10.1080/19443994.2013.782571>
- Benabadji, N., Aboura, R. et Benchouk, F.-Z. (2009). La régression des steppes méditerranéennes : le cas d'un faciès à *Lygeum spartum* L. d'Oranie (Algérie). *Ecologia Mediterranea*, 35(1), 75-90. <https://doi.org/10.3406/ecmed.2009.1390>
- Benhelima, A., Kada, Z. O., Fodil, Z. et Ghali, N. (2024). Medicinal and aromatic plants as source of essential oils for curing diseases in Western Algeria. *Vegetos*. <https://doi.org/10.1007/s42535-024-00990-5>
- Benslimane, M., Hamimed, A., Zerey, W. E., Khaldi, A. et Mederbal, K. (2009b). Analyse et suivi du phénomène de la désertification en Algérie du nord. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Volume 8 Numéro 3). <https://doi.org/10.4000/vertigo.6782>
- Berdugo, M., Vidiella, B., Solé, R. V. et Maestre, F. T. (2022). Ecological mechanisms underlying aridity thresholds in global drylands. *Functional Ecology*, 36(1), 4-23. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13962>
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A. et Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100(6), 1422-1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003>
- Bhatt, A. et Santo, A. (2016). Germination and recovery of heteromorphic seeds of *Atriplex canescens* (Amaranthaceae) under increasing salinity. *Plant Ecology*, 217(9), 1069-1079. <https://doi.org/10.1007/s11258-016-0633-6>
- Bidalia, A., Vikram, K., Yamal, G. et Rao, K. S. (2019). Effect of Salinity on Soil Nutrients and Plant Health. Dans M. S. Akhtar (dir.), *Salt Stress, Microbes, and Plant Interactions: Causes and Solution: Volume 1* (p. 273-297). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-13-8801-9_13
- Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., Keyser, S. R., Khursigara, A. J., Lu, K., Muth, A. F., Negrete Jr., B. et Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11(7), e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bishop, T. B. B., Barnes, A., Nusink, B. C. et St. Clair, S. B. (2024). Earlier fall precipitation increases the competitive advantage of non-native plant communities in a desert ecosystem. *Biological Invasions*, 26(3), 719-731. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03202-4>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical Ecology with R* (2^e éd.). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Bogati, K. et Walczak, M. (2022). The Impact of Drought Stress on Soil Microbial Community, Enzyme Activities and Plants. *Agronomy*, 12(1), 189. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010189>

- Bonham, C. D. (1989). *Measurements for Terrestrial Vegetation*. John Wiley & Sons. <https://www.wiley.com> (accédé le 02/08/2020)
- Bouacha, M. I., Maatoug, M., & Kharytonova, M. (2018). Vegetation dynamics of Algerian's steppe ecosystem: A case of the region of Tiaret. *Journal of Environmental Research, Engineering and Management*, 74(1), 60-70. <https://doi.org/10.5755/j01.erem.74.1.20095>
- Bouallala, M., Bradai, L. et Chenchouni, H. (2022). Effects of Sand Encroachment on Vegetation Diversity in the Sahara Desert. *Springer nature Link* (p. 133-138). https://doi.org/10.1007/978-3-030-72543-3_30
- Bouallala, M., Neffar, S., Bradai, L. et Chenchouni, H. (2023). Do aeolian deposits and sand encroachment intensity shape patterns of vegetation diversity and plant functional traits in desert pavements? *Journal of Arid Land*, 15(6), 667-694. <https://doi.org/10.1007/s40333-023-0014-7>
- Boucherit, H. et Benaradj, A. (2024). Physico-Chemical Properties of Steppe Soils with (Pomel) in The Naâma Region (Algeria). *Ekológia (Bratislava)*, 43(1), 16-25. <https://doi.org/10.2478/eko-2024-0002>
- Boukerker, H., Hecini, L., Nora, S., Rachida, B., Kherifi, W., Abdelghafour, D., Abdellatif, B., Bekiri, F. et Boulouf, M. (2022). Impacts of grazing, restoration by planting on the pastoral potential, floristic richness and diversity of a the southwestern steppe of Naâma (Algeria), in the context of climate change. *Livestock Research for Rural Development*, 34. <https://www.lrrd.org/lrrd34/8/3468hbou.html> (accédé le 10/02/2024)
- Boukhris, A., Fakhfakh, L. M. et Chaieb, M. (2022). Effects of fluoride pollution on the development of the Mediterranean plant species *Atractylis serratuloides* Sieber ex Cass. (Asteraceae). *South African Journal of Botany*, 151, 532-537. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.10.042>
- Bouregaa, T. (2023). Change point detection and trend analysis of drought over Algeria from 1901 to 2018. *Arabian Journal of Geosciences*, 16(3), 168. <https://doi.org/10.1007/s12517-022-11174-3>
- Braun, J. et Lortie, C. J. (2024). Environmental filtering mediates desert ant community assembly at two spatial scales. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-024-05559-2>
- Bray, J. R. et Curtis, J. T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325-349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Bricca, A., Musciano, M. D., Ferrara, A., Theurillat, J.-P. et Cutini, M. (2022). Community assembly along climatic gradient: Contrasting pattern between- and within- species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 56, 125675. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125675>
- Butlin, R., Bridle, J. et Schluter, D. (dir.). (2009). *Speciation and Patterns of Diversity*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511815683>

- Cadotte, M. W. et Tucker, C. M. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6), 429-437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Carmona, C. P., Azcárate, F. M., de Bello, F., Ollero, H. S., Lepš, J. et Peco, B. (2012). Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1084-1093. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca:2048/stable/23353474> (accédé le 11/03/2021)
- Chase, J. M. (2011). 5. Ecological Niche Theory. Dans 5. *Ecological Niche Theory* (p. 93-108). University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226736877-006>
- Chaturvedi, R. K., Pandey, S. K., Tripathi, A., Goparaju, L., Raghubanshi, A. S., & Singh, J. S. (2024). Variations in the plasticity of functional traits indicate the differential impacts of abiotic and biotic factors on the structure and growth of trees in tropical dry forest fragments. *Frontiers in Plant Science*, 14, 1181293. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1181293>
- Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7(3), 241-253. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x>
- Chen, K., Wang, B., Chen, C. et Zhou, G. (2022). MaxEnt Modeling to Predict the Current and Future Distribution of *Pomatosace filicula* under Climate Change Scenarios on the Qinghai-Tibet Plateau. *Plants*, 11(5), 670. <https://doi.org/10.3390/plants11050670>
- Clark, J. S., Nemergut, D., Seyednasrollah, B., Turner, P. J., & Zhang, S. (2017). Generalized joint attribute modeling for biodiversity analysis. *Ecological Monographs*, 87(1), 34-56. <https://doi.org/10.1002/ecm.1241>
- Cody, M. L. et Diamond, J. M. (1975). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press. <https://archive.org/details/ecologyevolution00gres>. (accédé le 26/08/2023)
- Connor, E. F. et Simberloff, D. (1979). The Assembly of Species Communities: Chance or Competition? *Ecology*, 60(6), 1132-1140. <https://doi.org/10.2307/1936961>
- Conradi, T., Temperton, V. M. et Kollmann, J. (2017). Resource availability determines the importance of niche-based versus stochastic community assembly in grasslands. *Oikos*, 126(8), 1134-1141. <https://doi.org/10.1111/oik.03969>
- Cornwell, W. K. et Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109-126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Cortina, J. et Amghar, F. (2012). Les bases de la restauration écologique des steppes d'alfa (p. 1-27). <https://portals.iucn.org/>. (accédé le 15/07/2024)
- Crookston, N. L., & Finley, A. O. (2008). *yaImpute: An R package for kNN imputation*. *Journal of Statistical Software*, 23(10), 1-16. <https://doi.org/10.18637/jss.v023.i10>

- Dai, Q., Peng, X., Yang, Z. et Zhao, L. (2017). Runoff and erosion processes on bare slopes in the Karst Rocky Desertification Area. *CATENA*, 152, 218-226. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2017.01.013>
- Dali, N., Ziouch, O. R., Dali, H., Daifallah, T., Cherifa, B. et Sara, H. (2023). Remote sensing, and (GIS) approach, for morphometric assessment and sub-watershed prioritization according to soil erosion and groundwater potential in an endorheic semi-arid area of Algeria. *Arabian Journal of Geosciences*, 16(1), 95. <https://doi.org/10.1007/s12517->
- Dalila, N. et Slimane, B. (2008). La désertification dans les steppes algériennes : causes, impacts et actions de lutte. *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Volume 8 Numéro 1). <https://doi.org/10.4000/vertigo.5375>
- Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P. et Duthie, A. B. (2021). The traits of “trait ecologists”: An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, 11(23), 16434-16445. <https://doi.org/10.1002/ece3.8321>
- De Micco, V. et Aronne, G. (2012). Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought. Dans R. Aroca (dir.), *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (p. 37-61). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_2
- de Bello, F., Carmona, C. P., Dias, A. T. C., Götzenberger, L., Moretti, M. et Berg, M. P. (2021). *Handbook of Trait-Based Ecology: From Theory to R Tools*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108628426>
- Deblauwe, V., Barbier, N., Couteron, P., Lejeune, O., & Bogaert, J. (2008). The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6), 715-723. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00413.x>
- Dellaoui Boualem. (2016). Cartographie et inventaire de l’herpétofaune du chott Chergui (Région d’El Bayadh : Sud-ouest algérien).
- D’Herbès, J.-M., ed. et Fezzani, C. (2004). Indicateurs écologiques ROSELT/OSS : une première approche méthodologique pour la surveillance de la biodiversité et des changements environnementaux. <https://www.oss-online.org/> (accédé le 11/02/2020)
- Diamond, J. M. et Gilpin, M. E. (1982). Examination of the “null” model of connor and simberloff for species co-occurrences on Islands. *Oecologia*, 52(1), 64-74. <https://doi.org/10.1007/BF00349013>
- Diatta, Y. (2023). Effets de la mycorhization et des amendements organiques sur la diversité floristique, le sol et le rendement du riz (*Oryza sativa* L.) en milieu salin (Casamance, Sénégal). <http://rivieresdusud.uas.sn/xmlui/handle/123456789/2173> (accédé le 03/09/2019)
- Djamel, A., Abdelkrim, B. et Hafidha, B. (2022). The Impact of Exclosure on the Rehabilitation of Steppe Vegetation at Naâma Rangelands in Algeria. *Journal of Rangeland Science*, 12(2), 113-128. <https://doi.org/10.30495/rs.2022.682375>

- Djerida, A., Bennia, A. et Kebir, L. W. (2023). Groundwater potential mapping in the plain of Sidi Bel Abbès, Algeria, using remote sensing, neighboring data, and robust machine learning. *Arabian Journal of Geosciences*, 16(5), 325. <https://doi.org/10.1007/s12517-023-11401-5>
- Dong, K., Hao, G., Yang, N., Zhang, J., Ding, X., Ren, H., Shen, J., Wang, J., Jiang, L., Zhao, N. et Gao, Y. (2019a). Community assembly mechanisms and succession processes significantly differ among treatments during the restoration of *Stipa grandis* – *Leymus chinensis* communities. *Scientific Reports*, 9(1), 16289. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52734-0>
- Dong, L., Liang, C., Li, F. Y., Zhao, L., Ma, W., Wang, L., Wen, L., Zheng, Y., Li, Z., Zhao, C. et Tuvshintogtokh, I. (2019b). Community phylogenetic structure of grasslands and its relationship with environmental factors on the Mongolian Plateau. *Journal of Arid Land*, 11(4), 595-607. <https://doi.org/10.1007/s40333-019-0122-6>
- Dor-Haim, S., Brand, D., Moshe, I., & Shachak, M. (2023). Functional Restoration of Desertified, Water-Limited Ecosystems: The Israel Desert Experience. *Land*, 12(3), Article 643. <https://doi.org/10.3390/land12030643>
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S. et ter Braak, C. J. F. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1), 14-21. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca/stable/23597265> (accédé le 15/07/2023)
- Duan, L., Dunson, D., Roslin, T. et Abrego, N. (2017). How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters*, 20(5), 561-576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>
- Duponnois, R., Wahbi, S., Prin, Y., Maghraoui, T., Sanguin, H., Thioulouse, J., Oufdou, K., Hafidi, M., &. (2015). Field application of the mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* increases the yield of wheat crop and affects soil microbial functionalities. *American Journal of Plant Sciences*, 6(19), 3122–3132. <https://doi.org/10.4236/ajps.2015.619312>
- Dussault, F. C. (2013). *L'assemblage des communautés en milieu aride: une approche fonctionnelle*. <https://central.bac-lac.gc.ca> (accédé le 12/02/2019)
- Eisenhauer, N., Hines, J., Maestre, F. T. et Rillig, M. C. (2023). Reconsidering functional redundancy in biodiversity research. *Npj Biodiversity*, 2(1), 1-4. <https://doi.org/10.1038/s44185-023-00015-5>
- Ekwealor, K. U., Echereme, C. B., Ofobeze, T. N. et Ukpaka, G. C. (2019). Adaptive Strategies of Desert Plants in Coping with the Harsh Conditions of Desert Environments: A Review. *International Journal of Plant & Soil Science*, 1-8. <https://doi.org/10.9734/ijpss/2019/v31i530224>
- El Zerey, W., Bachir Bouiadjra, S., Benslimane, M. et Mederbal, K. (2009). L'écosystème steppique face à la désertification : cas de la région d'El Bayadh, Algérie. [Vertigo] *La revue électronique en sciences de l'environnement*, 9(2). <https://doi.org/10.4000/vertigo.8821>

- Elton, C. S. et Elton, C. S. (1927). *Animal ecology* (p. 1-256). Macmillan Co. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7435>
- Emerson, B. C. et Gillespie, R. G. (2008). Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 619-630. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.07.005>
- Erdős, L., Ho, K. V., Bede-Fazekas, Á., Kröel-Dulay, G., Tölgyesi, C., Bátori, Z. et Török, P. (2024). Environmental filtering is the primary driver of community assembly in forest–grassland mosaics: A case study based on CSR strategies. *Journal of Vegetation Science*, 35(1), e13228. <https://doi.org/10.1111/jvs.13228>
- Escadafal, R. (2016). Drylands and desertification. In G. R. North, J. Pyle, & F. Zhang (Eds.), *Encyclopedia of Earth Systems and Environmental Sciences* (pp. 1-10). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09348-3>
- Fan, B., Westerband, A. C., Wright, I. J., Gao, P., Ding, N., Ai, D., Tian, T., Zhao, X. et Sun, K. (2024). Shifts in plant resource use strategies across climate and soil gradients in dryland steppe communities. *Plant and Soil*, 497(1), 277-296. <https://doi.org/10.1007/s11104-023-06401-z>
- Fick, S. E. et Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Freitas, L. et Freitas, A. P. B. R. D. (2013). *Multivariate Analysis in Management, Engineering and the Sciences*. BoD – Books on Demand.
- Funk, J. L. (2021). Revising the trait-based filtering framework to include interacting filters: Lessons from grassland restoration. *Journal of Ecology*, 109(10), 3466-3472. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13763>
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L. et Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92(2), 1156-1173. <https://doi.org/10.1111/brev.12275>
- Gao, C., Liu, F., Miao, Y., Li, J., Liu, Z. et Cui, K. (2023). Variation in seed number/mass trade-off for *Pinus yunnanensis* along a natural climate gradient in the mountains of Southwest China. *Plant Ecology*, 224(2), 203-219. <https://doi.org/10.1007/s11258-023-01290-9>
- Gao, J., Wang, K. et Zhang, X. (2022). Patterns and drivers of community specific leaf area in China. *Global Ecology and Conservation*, 33, e01971. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01971>
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. et Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5), 688-695. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x>

- Garnier, Eric et Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365-399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Gelman, A., & Rubin, D. B. (1992). Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, 7(4), 457-472. <https://search.r-project.org/> (accédé le 12/12/2021)
- Gharbi, R. et Belaid, A. (2023, juin). *Enquête sur l'Etat des mises en défends et impact socioéconomique dans la zone steppique Ain kerm, Tiaret* [thesis, Université Ibn Khaldoun]. <http://dspace.univ-tiaret.dz:80/handle/123456789/14604> (accédé le 12/01/2020)
- Ghezlaoui, B.-D., Benabadji, N. et Benabadji, N. (2013). Phytoecological and phytoedaphological characterization of steppe plant communities in the south of Tlemcen (western Algeria). *Open Journal of Ecology*, 03(08), 495-504. <https://doi.org/10.4236/oje.2013.38058>
- Gilhaus, K., Vogt, V. et Hölzel, N. (2015). Restoration of sand grasslands by topsoil removal and self-greening. *Applied Vegetation Science*, 18(4), 661-673. <https://doi.org/10.1111/avsc.12176>
- Giraudel, J. L. et Lek, S. (2001). A comparison of self-organizing map algorithm and some conventional statistical methods for ecological community ordination. *Ecological Modelling*, 146(1), 329-339. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(01\)00324-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(01)00324-6)
- Golding, N., Nunn, M. A., & Purse, B. V. (2015). *Identifying biotic interactions which drive the spatial distribution of a mosquito community*. *Parasites & Vectors*, 8(1), 367. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-0915-1>
- Gotelli, N. J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecological society of America*, 81(9), 2606-2621. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2606:NMAOSC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2606:NMAOSC]2.0.CO;2)
- Gotelli, N. J. et Graves, G. R. (1996). *Null Models in Ecology*. <http://repository.si.edu/xmlui/handle/10088/7782> (accédé le 25/09/2023)
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53(3-4), 325-338. <https://doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325>
- Gray, V. et Lowery, D. (1996). A Niche Theory of Interest Representation. *The Journal of Politics*, 58(1), 91-111. <https://doi.org/10.2307/2960350>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca/stable/2460262> (accédé le 11/11/2020)
- Grinnell, J. (1917c). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433. <https://doi.org/10.2307/4072271>

- Gross, N., Maestre, F. T., Liancourt, P., Berdugo, M., Martin, R., Gozalo, B., Ochoa, V., Delgado-Baquerizo, M., Maire, V., Saiz, H., Soliveres, S., Valencia, E., Eldridge, D. J., Guirado, E., Jabot, F., Asensio, S., Gaitán, J. J., García-Gómez, M., Martínez, P., ... Le Bagousse-Pinguet, Y. (2024). Unforeseen plant phenotypic diversity in a dry and grazed world. *Nature*, 632(8026), 808-814. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07731-3>
- Guichard, F. (2017). Recent advances in metacommunities and meta-ecosystem theories. *F1000Research*, 6, 610. <https://doi.org/10.12688/f1000research.10758.1>
- Guisan, A., Thuiller, W. et Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat Suitability and Distribution Models: with Applications in R*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781139028271>
- Gupta, S., Ranjan, R., Bijlwan, A., Jha, A. et Jena, R. K. (2024). Enhancing Water Use Efficiency Through Trait-Based Approaches. Dans N. Kumar et H. Singh (dir.), *Plant Functional Traits for Improving Productivity* (p. 133-147). Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-981-97-1510-7_8
- Habib, B., Gros, R. et Okkacha, H. (2014). Impact of over-grazing on vegetation and physico-chemical characters of soil steppiques in western Algerian. *International Journal of Basic and Applied Sciences*, 3, 328-334. <https://doi.org/10.14419/ijbas.v3i3.3206>
- Hadeid, M. (2008). Approche anthropique du phénomène de désertification dans un espace steppique : le cas des hautes plaines occidentales algériennes. *VertigO - la revue électronique en sciences de l'environnement*, (Volume 8 Numéro 1). <https://doi.org/10.4000/vertigo.5368>
- Hadeid, M., Bendjelid, A., Fontaine, J. et Ormaux, S. (2015). Dynamique spatiale d'un espace à caractère steppique : le cas des Hautes Plaines sud-oranaises (Algérie). *Cahiers de géographie du Québec*, 59(168), 469. <https://www.academia.edu/52308466/> (accédé le 02/03/2021)
- Hag Husein, H., Lucke, B., Bäuml, R. et Sahwan, W. (2021). A Contribution to Soil Fertility Assessment for Arid and Semi-Arid Lands. *Soil Systems*, 5(3), 42. <https://doi.org/10.3390/soilsystems5030042>
- Hallett, L. M., Standish, R. J. et Hobbs, R. J. (2011). Seed mass and summer drought survival in a Mediterranean-climate ecosystem. *Plant Ecology*, 212(9), 1479-1489. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9922-2>
- Hamlat, A., Habibi, B., Guidoum, A., Sekkoum, M., Kadri, C. B. et Guerroudj, A. (2024). Water supply and demand balancing and forecasting in a semi-arid region of Algeria using the WEAP model: a case study of El Bayadh province. *Sustainable Water Resources Management*, 10(1), 34. <https://doi.org/10.1007/s40899-023-01006-x>
- Harris, D. J. (2015). *Generating realistic assemblages with a joint species distribution model*. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(4), 427-436. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12332>
- Hassen, B., Lynda, H., Nora, S., Rachida, B. M., Wahida, K., Abdelghafour, D., Abdellatif, B. F., Fadia, B., Meriem, B. et Nacima, D. (2022). Impacts of grazing, restoration by planting on the pastoral potential, floristic richness and diversity of a the southwestern

- steppe of Naâma (Algeria), in the context of climate change. *Livestock Research for Rural Development*, 34(8). <https://www.researchgate.net/> (accédé le 20/04/2020)
- Henni, M. et Mehdadi, Z. (2012). Évaluation préliminaire des caractéristiques édaphiques et floristiques des steppes à armoise blanche dégradées réhabilitées par la plantation d'Atriplex dans la région de Saïda (Algérie occidentale). *Acta Botanica Gallica*, 159(1), 43-52. <https://doi.org/10.1080/12538078.2012.671640>
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M. et Mayfield, M. M. (2012). Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(Volume 43, 2012), 227-248. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411>
- Hills, E. S. (2024). *Arid Lands: A Geographical Appriasal*. Taylor & Francis. <https://doi.org/10.4324/9781003426639>
- Hirche, A., Salamani, M., Abdellaoui, A., Benhouhou, S. et Valderrama, J. M. (2011a). Landscape changes of desertification in arid areas: the case of south-west Algeria. *Environmental Monitoring and Assessment*, 179(1-4), 403-420. <https://doi.org/10.1007/s10661-010-1744-5>
- Hosseini, N., Ghorbanpour, M. et Mostafavi, H. (2024). Habitat potential modelling and the effect of climate change on the current and future distribution of three Thymus species in Iran using MaxEnt. *Scientific Reports*, 14(1), 3641. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-53405-5>
- Hu, D., Jiang, L., Hou, Z., Zhang, J., Wang, H. et Lv, G. (2022). Environmental filtration and dispersal limitation explain different aspects of beta diversity in desert plant communities. *Global Ecology and Conservation*, 33, e01956. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01956>
- Hubbell, S. P. (2001). The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32). Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt7rj8w> (accédé le 10/02/2020)
- Huebner, L. et Fadhil Al-Quraishi, A. M. (2024). Desertification in Algeria and Turkey: Climate Change Leading to “Natural Selection” of Restoration Concepts (p. 1-20). Springer. https://doi.org/10.1007/698_2024_1101
- Hui, F. K. C., Warton, D. I., Foster, S. D., & Dunstan, P. K. (2013). To mix or not to mix: Comparing the predictive performance of mixture models vs. separate species distribution models. *Ecology*, 94(9), 1913-1919. <https://doi.org/10.1890/12-1322.1>
- Hui, F. K. C. (2016). BORAL – Bayesian ordination and regression analysis of multivariate abundance data in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 744-750. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12514>

- Imani wa Rusaati, B. et Won Kang, J. (2024). MaxEnt modeling for predicting the potential distribution of *Lebrunia bushaie* Staner (Clusiaceae) under different climate change scenarios in Democratic Republic of Congo. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 17(1), 1-6. <https://doi.org/10.1016/j.japb.2023.06.005>
- Iqbal, A., Fahad, S., Iqbal, M., Alamzeb, M., Ahmad, A., Anwar, S., Khan, A. A., Amanullah, Arif, M., Inamullah, Shaheenshah, Saeed, M. et Song, M. (2020). Special Adaptive Features of Plant Species in Response to Drought. Dans M. Hasanuzzaman et M. Tanveer (dir.), *Salt and Drought Stress Tolerance in Plants: Signaling Networks and Adaptive Mechanisms* (p. 77-118). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-40277-8_4
- Kargar-Chigani, H., Javadi, S. A., Zahedi-Amiri, G., Khajeddin, S. J. et Jafari, M. (2017). Vegetation composition differentiation and species-environment relationships in the northern part of Isfahan Province, Iran. *Journal of Arid Land*, 9(2), 161-175. <https://doi.org/10.1007/s40333-017-0050-2>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Keddy, P. A. (2017). *Plant Ecology*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781316321270>
- Keddy, P. A. et Laughlin, D. C. (2021). *A Framework for Community Ecology: Species Pools, Filters and Traits*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009067881>
- Kent, M. et Ballard, J. (1988). Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. *Vegetatio*, 78(3), 109-124. <https://doi.org/10.1007/BF00033421>
- Khalid, F., Benabdeli, K. et Morsli, B. (2015). Impact de la mise en défense sur la lutte contre la désertification dans les parcours steppiques : cas de la région de Naâma (sud-ouest algérien). *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 70(1), 16-31. <https://doi.org/10.3406/revec.2015.1766>
- Kouba, Y., Doghbage, A., Merdas, S. et Le Bagousse-Pinguet, Y. (2024). Grazing exclusion modulates the effects of different components of plant diversity on biomass production in semiarid rangeland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 365, 108914. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.108914>
- Kouba, Y., Merdas, S., Mostephaoui, T., Saadali, B. et Chenchouni, H. (2021). Plant community composition and structure under short-term grazing exclusion in steppic arid rangelands. *Ecological Indicators*, 120, 106910. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106910>
- Kouider B, Maifi H. 2018. Contribution to the collection and conservation of plant seeds in the central steppe regions (Djelfa et Msila). MSc Thesis. Djelfa: University of Djelfa. <http://dspace.univ-djelfa.dz:8080/xmlui/handle/123456789/4877> (accédé le 10/02/2024)

- Koull, N. et Chehma, A. (2016). Soil characteristics and plant distribution in saline wetlands of Oued Righ, northeastern Algeria. *Journal of Arid Land*, 8(6), 948-959. <https://doi.org/10.1007/s40333-016-0060-5>
- Kraft, N. J. B. et Ackerly, D. D. (2010a). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80(3), 401-422. <https://doi.org/10.1890/09-1672.1>
- Krebs, J. R., MacRoberts, M. H. et Cullen, J. M. (1972). Flocking and Feeding in the Great Tit *Parus Major*—an Experimental Study. *Ibis*, 114(4), 507-530. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1972.tb00852.x>
- Kumar, G., Kurothe, R. S., Viswakarma, A. K., Mandal, D., Sena, D. R., Mandal, U., Pande, V. C. et Dinesh, D. (2023). Assessment of soil vulnerability to erosion in different land surface configurations and management practices under semi-arid monsoon climate. *Soil and Tillage Research*, 230, 105698. <https://doi.org/10.1016/j.still.2023.105698>
- Laughlin, D. C., Joshi, C., Richardson, S. J., Peltzer, D. A., Mason, N. W. H. et Wardle, D. A. (2015). Quantifying multimodal trait distributions improves trait-based predictions of species abundances and functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 26(1), 46-57. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca:2048/stable/43912822> (accédé le 20/02/2024)
- Laughlin, D. C., Joshi, C., van Bodegom, P. M., Bastow, Z. A. et Fulé, P. Z. (2012). A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecology Letters*, 15(11), 1291-1299. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01852.x>
- Laughlin, D. C. et Laughlin, D. E. (2013). Advances in modeling trait-based plant community assembly. *Trends in Plant Science*, 18(10), 584-593. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.04.012>
- Lavorel, S., Karl Grigulis, Lamarque1, P. Iope, Marie-Pascale Colace, et Denys Garden. (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, (99), 135-147.
- Lawton, J. H. (1999). Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, 84(2), 177. <https://doi.org/10.2307/3546712>
- Legendre, P. et Legendre, L. (2012). Numerical Ecology. <https://www.sciencedirect.com> (accédé le 02/02/2021)
- Legendre, Pierre et Anderson, M. J. (1999). Distance-Based Redundancy Analysis: Testing Multispecies Responses in Multifactorial Ecological Experiments. *Ecological Monographs*, 69(1), 1-24. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1999\)069\[0001:DBRATM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0001:DBRATM]2.0.CO;2)
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. et Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601-613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>

- Lemey, P., Salemi, M. et Vandamme, A.-M. (dir.). (2009). *The Phylogenetic Handbook: A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing* (2^e éd.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511819049>
- Li, S., Gao, G., Wang, C., Li, Z., Feng, X. et Fu, B. (2024). Aridity regulates the impacts of multiple dimensional plant diversity on soil properties in the drylands of northern China. *Science of The Total Environment*, 946, 174211. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.174211>
- Li, Yuanzhi, Shipley, B., Price, J. N., Dantas, V. de L., Tamme, R., Westoby, M., Siefert, A., Schamp, B. S., Spasojevic, M. J., Jung, V., Laughlin, D. C., Richardson, S. J., Bagousse-Pinguet, Y. L., Schöb, C., Gazol, A., Prentice, H. C., Gross, N., Overton, J., Cianciaruso, M. V., ... Batalha, M. A. (2018). Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology*, 106(3), 1001-1009. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12802>
- Li, Yunfeng, Wang, Y., Zhao, C., Du, X., He, P. et Meng, F. (2024). Predicting the spatial distribution of three *Ephedra* species under climate change using the MaxEnt model. *Heliyon*, 10(12), e32696. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e32696>
- Liao, C., Sillanpää, M., Leimu, R., et al. (2016). Indigenous ecological knowledge as the basis for adaptive environmental management: Evidence from pastoralist communities in the Borana Zone of southern Ethiopia. *Journal of Environmental Management*, 182, 70-79. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.07.069>
- Lissovsky, A. A. et Dudov, S. V. (2021). Species-Distribution Modeling: Advantages and Limitations of Its Application. 2. MaxEnt. *Biology Bulletin Reviews*, 11(3), 265-275. <https://doi.org/10.1134/S2079086421030087>
- Liu, H.-D., Yu, F.-H., He, W.-M., Chu, Y. et Dong, M. (2007). Are clonal plants more tolerant to grazing than co-occurring non-clonal plants in inland dunes? *Ecological Research*, 22(3), 502-506. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0332-9>
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. et Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13250.x>
- Lu, J., Lu, H., Brusseau, M. L., He, L., Gorlier, A., Yao, T., Tian, P., Feng, S., Yu, Q., Nie, Q., Yang, Y., Yin, C., Tang, M., Feng, W., Xue, Y. et Yin, F. (2021). Interaction of climate change, potentially toxic elements (PTEs), and topography on plant diversity and ecosystem functions in a high-altitude mountainous region of the Tibetan Plateau. *Chemosphere*, 275, 130099. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130099>
- Lv, T., Ding, H., Wang, N., Xie, L., Chen, S., Wang, D. et Fang, Y. (2024). The roles of environmental filtering and competitive exclusion in the plant community assembly at Mt. Huangshan are forest-type-dependent. *Global Ecology and Conservation*, 51, e02906. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02906>
- Ma, D., He, Z., Bai, X., Wang, W., Zhao, P., Lin, P. et Zhou, H. (2022). *Atriplex canescens*, a valuable plant in soil rehabilitation and forage production. A review. *Science of The Total Environment*, 804, 150287. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150287>

- MacArthur, R. H. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1023/A:1016393430551>
- Madi, M., Hafnaoui, M. A. et Hachemi, A. (2023). Risk evaluation and mitigation against flood danger in an arid environment. A case study (El Bayadh region, Algeria). *Environmental Monitoring and Assessment*, 195(2), 280. <https://doi.org/10.1007/s10661-022-10905-z>
- Madouh, T. et Quoreshi, A. M. (2023). The Function of Arbuscular Mycorrhizal Fungi Associated with Drought Stress Resistance in Native Plants of Arid Desert Ecosystems: A Review. *Diversity*, 15(3), 391. <https://doi.org/10.3390/d15030391>
- Maestre, F. T. et Cortina, J. (2006). Ecosystem structure and soil-surface conditions drive the variability in the foliar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of *Stipa tenacissima* in semiarid Mediterranean steppes. *Ecological Research*, 21(1), 44-53. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0091-4>
- Mainali, K. P. (2006). Grazing Causes Desertification in Sahel. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), 232-232. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca/stable/3868780> (accédé le 22/03/2023)
- Manseur, A. (2009). *L'effet de la mise en defens sur la remontée biologique dans la steppe Algérienne, cas de la wilaya d'El Bayadh* [Alger]. <https://www.ccdz.cerist.dz/admin/notice> (accédé le 24/06/2021)
- Marasco, R., Mosqueira, M. J., Cherif, A. et Daffonchio, D. (2022). Diversity and Plant Growth-Promoting Properties of Microbiomes Associated with Plants in Desert Soils. Dans J.-B. Ramond et D. A. Cowan (dir.), *Microbiology of Hot Deserts* (p. 205-233). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-98415-1_8
- Martínez-Valderrama, J., Ibáñez, J., Del Barrio, G., Alcalá, F. J., Sanjuán, M. E., Ruiz, A., Hirche, A. et Puigdefábregas, J. (2018). Doomed to collapse: Why Algerian steppe rangelands are overgrazed and some lessons to help land-use transitions. *Science of The Total Environment*, 613-614, 1489-1497. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.058>
- Mastrogianni, A., Kiziridis, D. A., Karadimou, E., Pleniou, M., Xystrakis, F., Tsiftsis, S. et Tsiripidis, I. (2023). Community-level differentiation of Grime's CSR strategies along a post-abandonment secondary successional gradient. *Flora*, 308, 152399. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2023.152399>
- May, F., Giladi, I., Ristow, M., Ziv, Y. et Jeltsch, F. (2013a). Plant functional traits and community assembly along interacting gradients of productivity and fragmentation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(6), 304-318. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.08.002>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. et Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(4), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

- Mendez-Cartin, A. L., Coll, L., Valor, T., Torné-Solà, G. et Ameztegui, A. (2024). Post-fire growth of *Pinus halepensis*: Shifts in the mode of competition along a precipitation gradient. *Forest Ecology and Management*, 554, 121693. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2024.121693>
- Merdas, S., Kouba, Y., Mostephaoui, T., Farhi, Y. et Chenchouni, H. (2021). Livestock grazing-induced large-scale biotic homogenization in arid Mediterranean steppe rangelands. *Land Degradation & Development*, 32(17), 5099-5107. <https://doi.org/10.1002/ldr.4095>
- Merchant, T. K., Henn, J. J., de Silva, I., Suding, K. N., et al. (2022). Four reasons why functional traits are not being used in restoration practice. *Restoration Ecology*, volume(numéro), pages. <https://doi.org/10.1111/rec.13788>
- Mezrag, M. A. (2018). Dynamique environnementale des zones steppiques à Djelfa (Algérie) : caractérisation par télédétection des changements du couvert végétal et des processus d'ensablement. Thèse de doctorat, Université Lumière Lyon 2. <http://www.theses.fr/2018LYSE2080/document> (accédé le 20/12/2024).
- Mihi, A., Zerroug, K., Kouachi, M. E. et Benarfa, N. (2024). Spatiotemporal changes of desertification degree in the Algerian green barrier over the last four decades (1984–2020). *Arid Land Research and Management*, 38(3), 362-381. <https://doi.org/10.1080/15324982.2024.2316657>
- Milborrow, S. (2017). *earth: Multivariate Adaptive Regression Splines* (R package version). <https://cran.r-project.org/web/packages/earth/earth.pdf> (accédé le 12/03/2021).
- Minchin, P. R. et Oksanen, J. (2015). Statistical analysis of ecological communities: progress, status, and future directions. *Plant Ecology*, 216(5), 641-644. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0475-7>
- Montesinos López, O. A., Montesinos López, A. et Crossa, J. (2022). Overfitting, Model Tuning, and Evaluation of Prediction Performance. Dans O. A. Montesinos López, A. Montesinos López et J. Crossa (dir.), *Multivariate Statistical Machine Learning Methods for Genomic Prediction* (p. 109-139). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-89010-0_4
- Muhammed, K., Anandhi, A. et Chen, G. (2022). Comparing Methods for Estimating Habitat Suitability. *Land*, 11(10), 1754. <https://doi.org/10.3390/land11101754>
- Myers, J. A. et Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 12(11), 1250-1260. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01373.x>
- Naeem, S., Chapin III, F. S., Costanza, R., Ehrlich, P., Golley, F. B., Hooper, D., Lawton, J. H., O'Neill, R. V., Mooney, H., Sala, O. E., Symstad, A. et Tilman, D. (1999). Biodiversity and Ecosystem Functioning: Maintaining Natural Life Support Processes. *Issues in Ecology*, 4, 2-12. <https://esa.org/> (06/05/2020)

- Nasrallah, Y., Aouadj, S. A. et Khatir, H. (2020). Impact of the exploitation of medicinal plants on biodiversity conservation in Saida and El Bayadh regions, Algeria. *Biodiversity Research and Conservation*, 60(1), 11-22. <https://doi.org/10.2478/biorc-2020-0011>
- Ndoutoum, J.-P. (2017). Desertification and earth system: from knowledge into action : synthesis. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers17-11/010071814.pdf (accédé le 07/08/2021)
- Nedjraoui, D., Hirche, A., Boughani, A., Salamani, M., Bouzenoune, A., Hourizi, R. et Slimani, H. (2016). Surveillance à long terme des écosystèmes steppiques et suivi de la désertification. Cas de la steppe du Sud Ouest Oranais (Algérie). *Biocenoses*, 7(1), 5-21. <https://www.asjp.cerist.dz/en/article/51760> (accédé le 20/01/2021)
- Nedjraoui, D. et Slimane, B. (2008). La désertification dans les steppes algériennes : causes, impacts et actions de lutte. *Vertigo*, (Volume 8 Numéro 1). <https://doi.org/10.4000/vertigo.5375>
- Neffar, S., Menasria, T. et Chenchouni, H. (2018). Diversity and functional traits of spontaneous plant species in Algerian rangelands rehabilitated with prickly pear (*Opuntia ficus-indica* L.) plantations. *Doga, Turkish Journal of Botany*, 42, 448-461. <https://doi.org/10.3906/bot-1801-39>
- Nora, S., Warda, C., Farida, B. et Haroun, F. (2024). Determining the Impact of Enclosure on some Indicators of Ecosystem in El-Bayadh Region, North-West Algerian Steppe, Algeria. *Emerging Issues in Environment, Geography and Earth Science Vol. 8*, 32-58. <https://doi.org/10.9734/bpi/eieges/v8/7232B>
- Norberg, A., Abrego, N., Blanchet, F. G., Adler, F. R., Anderson, B. J., Anttila, J., Araújo, M. B., Dallas, T., Dunson, D., Elith, J., Foster, S. D., Fox, R., Franklin, J., Godsoe, W., Guisan, A., O'Hara, B., Hill, N. A., Holt, R. D., Hui, F. K. C., ... Ovaskainen, O. (2019). A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 89(3), e01370. <https://doi.org/10.1002/ecm.1370>
- O'Brien, E. K., Denham, A. J. et Ayre, D. J. (2014). Patterns of genotypic diversity suggest a long history of clonality and population isolation in the Australian arid zone shrub *Acacia carneorum*. *Plant Ecology*, 215(1), 55-71. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0278-7>
- Ogilvie, A., Le Goulven, P., Leduc, C., Calvez, R. et Mulligan, M. (2016). Réponse hydrologique d'un bassin semi-aride aux événements pluviométriques et aménagements de versant (bassin du Merguellil, Tunisie centrale). *Hydrological Sciences Journal*, 61(2), 441-453. <https://doi.org/10.1080/02626667.2014.934249>
- Okkacha, H., Hassiba, M., Habib, B. et Bouazza, M. (2014). Evaluation of Characteristics Floristico-Edaphic of the Steppes at Alfa (*Stipa tenacissima* L.) in the Saida Region (Western Algeria). *Open Journal of Ecology*, 04, 883-891. <https://doi.org/10.4236/oje.2014.414074>

- Oubadi, M., Faci, M. et Pham, Q. B. (2024b). Drought and aridity trends on the Algerian steppe. *Theoretical and Applied Climatology*, 155(3), 1541-1551.
<https://doi.org/10.1007/s00704-024-04865-2>
- Ovaskainen, O., Tikhonov, G., Norberg, A., Blanchet, F. G., Duan, L., Dunson, D., Roslin, T., & Abrego, N. (2017). How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecology Letters*, 20(5), 561-576. <https://doi.org/10.1111/ele.12757>
- Ovaskainen, O. et Abrego, N. (2020). *Joint Species Distribution Modelling: With Applications in R*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781108591720>
- Pakeman, R. J. et Quested, H. M. (2007). Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, 10(1), 91-96.
<https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2007.tb00507.x>
- Paltseva, A. (2024). How Can Carbonate Content Be Estimated? Dans A. Paltseva (dir.), *The Urban Soil Guide: A Field and Lab Manual* (p. 83-86). Springer Nature Switzerland.
https://doi.org/10.1007/978-3-031-50777-9_14
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). *ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R*. *Bioinformatics*, 35(3), 526-528.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Perronne, R., Munoz, F., Borgy, B., Reboud, X. et Gaba, S. (2017). How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: Insights and guidelines from a literature review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 25, 29-44.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.01.004>
- Peter, S., Niess, S., Batjav, B., *et al.* (2024). The role of traditional ecological knowledge, given the transformation of pastoralism in Central and Eastern Mongolia. *Ambio*, 53, 1813–1829. <https://doi.org/10.1007/s13280-024-02057-w>
- Peterson, A. T. et Soberón, J. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling: Getting the Concepts Right. *Natureza & Conservação*, 10(2), 102-107.
<https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Peterson, K., Ruffley, M. et Parent, C. (2021). Phylogenetic diversity and community assembly in a naturally fragmented system. *Ecology and Evolution*, 11.
<https://doi.org/10.1002/ece3.8404>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231-259.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pocheville, A. (2015). The Ecological Niche: History and Recent Controversies. Dans T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre et M. Silberstein (dir.), *Handbook of Evolutionary Thinking in the Sciences* (p. 547-586). Springer Netherlands.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9014-7_26

- Pratt, C. J., Denley, D. et Metaxas, A. (2022). Selection of predictor variables for species distribution models: a case study with an invasive marine bryozoan. *Oecologia*, 198(2), 319-336. <https://doi.org/10.1007/s00442-022-05110-1>
- Purves, D. W. et Pacala, S. W. (2005). Ecological drift in niche-structured communities: neutral pattern does not imply neutral process. Dans D. Burslem, M. Pinard et S. Hartley (dir.), *Biotic Interactions in the Tropics: Their Role in the Maintenance of Species Diversity* (p. 107-138). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541971.006>
- Qi, W., Bu, H., Cornelissen, J. H. C., Zhang, C., Guo, S., Wang, J., Zhou, X., Li, W. et Du, G. (2015). Untangling interacting mechanisms of seed mass variation with elevation: insights from the comparison of inter-specific and intra-specific studies on eastern Tibetan angiosperm species. *Plant Ecology*, 216(2), 283-292. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0435-7>
- Qin, A., Liu, B., Guo, Q., Bussmann, R. W., Ma, F., Jian, Z., Xu, G. et Pei, S. (2017). Maxent modeling for predicting impacts of climate change on the potential distribution of *Thuja sutchuenensis* Franch., an extremely endangered conifer from southwestern China. *Global Ecology and Conservation*, 10, 139-146. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.02.004>
- Rakesh, S., Sarkar, D., Dinesha, S., Baral, K., Mishra, S. L. et Dubey, P. K. (2024). Challenges and Opportunities for Soil Carbon Sequestration. Dans S. A. Edrisi, P. K. Dubey, Ch. S. Rao, H. Baral, R. K. Chaturvedi et P. C. Abhilash (dir.), *Sustainable Plant Nutrition and Soil Carbon Sequestration* (p. 329-344). Springer Nature Switzerland. https://doi.org/10.1007/978-3-031-53590-1_16
- Rathore, M. K. et Sharma, L. K. (2023). Efficacy of species distribution models (SDMs) for ecological realms to ascertain biological conservation and practices. *Biodiversity and Conservation*, 32(10), 3053-3087. <https://doi.org/10.1007/s10531-023-02648-1>
- Roose, E. (2002). Stratégies traditionnelles de conservation de l'eau et des sols dans le bassin méditerranéen : classification en vue d'un usage renouvelé. pp. 33-44, Bulletin du RESEAU EROSION n° 21, 2002. <https://www.documentation.ird.fr/hor/fdi%3A010031028> (accédé le 02/06/204)
- Savory, A. (2003). Reversing desertification - In practice. *Annals of Arid Zone* 42(3&4): 437-458. <https://doi.org/10.56093/aaz.v42i3%20&%204.65620>
- Schamp, B. S., Gridzak, R., Greco, D. A., Lavender, T. M., Kunasingam, A., Murtha, J. A., Jensen, A. M., Pollari, A. et Santos, L. (2022). Examining the relative influence of dispersal and competition on co-occurrence and functional trait patterns in response to disturbance. *PLOS ONE*, 17(10), e0275443. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275443>
- Seoane, J., Estrada, A., Jones, M. M. et Ovaskainen, O. (2023). A case study on joint species distribution modelling with bird atlas data: Revealing limits to species' niches. *Ecological Informatics*, 77, 102202. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2023.102202>

- Shipley, B. (2009). Limitations of entropy maximization in ecology: a reply to Haegeman and Loreau. *Oikos*, 118(1), 152-159. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17179.x>
- Shipley, B., Laughlin, D. C., Sonnier, G. et Otfinowski, R. (2011). A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly. *Ecology*, 92(2), 507-517. <https://doi.org/10.1890/10-0394.1>
- Shipley, B., Vile, D. et Garnier, É. (2006). From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. *Science*, 314(5800), 812-814. <https://www.jstor.org.proxy.cegepat.qc.ca:2048/stable/20031691> (accédé le 01/02/2021)
- Shitikov, V. K., Zinchenko, T. D. et Golovatyuk, L. V. (2022). Models of Joint Distribution of Species on the Example of Benthic Communities from Small Rivers of the Volga Basin. *Biology Bulletin Reviews*, 12(1), 84-93. <https://doi.org/10.1134/S2079086422010078>
- Slabbert, E. L., Knight, T. M., Wubet, T., Kautzner, A., Baessler, C., Auge, H., Roscher, C. et Schweiger, O. (2022). Abiotic factors are more important than land management and biotic interactions in shaping vascular plant and soil fungal communities. *Global Ecology and Conservation*, 33, e01960. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01960>
- Slimani et Aidoud, A. (2004). *Desertification in the Maghreb: A Case Study of an Algerian High-Plain Steppe*. A. Marquina (dir.), Dordrecht (p. 93-108). https://doi.org/10.1007/978-94-007-0973-7_6
- Slimani, Aidoud, A. et Rozé, F. (2010). 30 Years of protection and monitoring of a steppic rangeland undergoing desertification. *Journal of Arid Environments*, 74(6), 685-691. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2009.10.015>
- Slimani, Halima et Aidoud, A. (2018a). Quarante ans de suivi dans la steppe du Sud-Oranais (Algérie) : changements de diversité et de composition floristiques. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 73(3), 293-308. <https://doi.org/10.3406/revec.2018.1936>
- Spilsbury, L. et Spilsbury, R. (2018). *Grassland biomes* (vol. 1-1 online resource.). Crabtree Publishing Company. <http://mbgnet.mobot.org/sets/grasslnd/> (accédé le 19/02/2024)
- Stubbs, W. J. et Bastow Wilson, J. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92(4), 557-567. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00898.x>
- Telek, G. et Marshall, N. (1974). Using a CHN analyzer to reduce carbonate interference in particulate organic carbon analyses. *Marine Biology*, 24(3), 219-221. <https://doi.org/10.1007/BF00391896>
- Thompson, K. et Fenner, M. (dir.). (2005). Seed dispersal. Dans *The Ecology of Seeds* (p. 47-75). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511614101.004>
- Tikhonov, G., Duan, L., Abrego, N., Newell, G., White, M., Dunson, D. et Ovaskainen, O. (2020a). Computationally efficient joint species distribution modeling of big spatial data. *Ecology*, 101(2), e02929. <https://doi.org/10.1002/ecy.2929>

- Tikhonov, G., Duan, L., Abrego, N., Newell, G., White, M., Dunson, D. et Ovaskainen, O. (2020b). Computationally efficient joint species distribution modeling of big spatial data. *Ecology*, 101(2), e02929. <https://doi.org/10.1002/ecy.2929>
- Tilman, D. (1994). Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16. <https://doi.org/10.2307/1939377>
- Touarfia, M., Bouali, N., Djouamaa, A., Maazi, M. C. et Houhamdi, M. (2021). Influence of edaphic factors on the structure and distribution of plant species in and around mekeiman marsh wetland, northeast of Algeria. *Biodiversitas*, 22(6), 3219-3228. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d220625>
- Tu, W., Lu, W., Gu, J. et Lou, A. (2024). The species diversity and phylogenetic structure patterns of desert plant communities in the Turpan-Hami region, Xinjiang. *Global Ecology and Conservation*, e03239. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e03239>
- UNCCD. (1994). United Nations Convention to Combat Desertification, Intergovernmental Negotiating Committee For a Convention to Combat Desertification, Elaboration of an International Convention to Combat Desertification in Countries Experiencing Serious Drought and/or Desertification, Particularly in Africa. U.N. Doc. A/AC.241/27, 33 I.L.M. 1328. https://catalogue.unccd.int/936_UNCCD_Convention_FRE.pdf (accédé le 15/04/2021)
- UNCCD. (2024). Atlas mondial des sécheresses. UNCCD. <https://www.unccd.int/sites/default/files/2024-12/PR%20World%20Drought%20Atlas%20FR.pdf> (accédé le 20/02/2024)
- Valavi, R., Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J. et Elith, J. (2022). Predictive performance of presence-only species distribution models: a benchmark study with reproducible code. *Ecological Monographs*, 92(1), e01486. <https://doi.org/10.1002/ecm.1486>
- Várbíró, G., Borics, G., Novais, M. H., Morais, M. M., Rimet, F., Bouchez, A., Tapolczai, K., Bácsi, I., Usseglio-Polatera, P. et B-Béres, V. (2020). Environmental filtering and limiting similarity as main forces driving diatom community structure in Mediterranean and continental temporary and perennial streams. *Science of The Total Environment*, 741, 140459. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140459>
- Vaughn, D. M. (2005). Arid Climates. Dans J. E. Oliver (dir.), *Encyclopedia of World Climatology* (p. 85-89). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/1-4020-3266-8_16
- Vellend, M. (2016). *The Theory of Ecological Communities (MPB-57)*. Princeton University Press. <https://www.jstor.org/stable/j.ctt1kt82jg> (accédé le 14/06/2023)
- Vellend, M. et Agrawal, A. (2010). Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183-206. <https://doi.org/10.1086/652373>
- Verhoef, E. by H. A. et Morin, P. J. (dir.). (2010). *Community Ecology: Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199228973.001.0001>

- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. et Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Wang, J., Li, M., Xu, L., Liu, C., Yan, P. et He, N. (2022). Divergent Abiotic Stressors Drive Grassland Community Assembly of Tibet and Mongolia Plateau. *Frontiers in Plant Science*, 12, 715730. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.715730>
- Wang, S., Fan, J., Li, Y. et Huang, L. (2019). Effects of Grazing Exclusion on Biomass Growth and Species Diversity among Various Grassland Types of the Tibetan Plateau. *Sustainability*, 11(6), 1705. <https://doi.org/10.3390/su11061705>
- Wang, X., Song, N., Yang, X., Wang, L. et Chen, L. (2018). Grazing exclusion-induced shifts, the relative importance of environmental filtering, biotic interactions and dispersal limitation in shaping desert steppe communities, northern China. *Journal of Arid Land*, 10(3), 402-415. <https://doi.org/10.1007/s40333-018-0411-5>
- Wang, X., Song, N.-P., Yang, X.-G., Chen, L., Qu, W.-J. et Wang, L. (2021b). Inferring community assembly mechanisms from functional and phylogenetic diversity: The relative contribution of environmental filtering decreases along a sand desertification gradient in a desert steppe community. *Land Degradation & Development*, 32(7), 2360-2370. <https://doi.org/10.1002/ldr.3906>
- Warton, D. I., Blanchet, F. G., O'Hara, R. B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S. C. et Hui, F. K. C. (2015). So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(12), 766-779. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.09.007>
- Warwick Ball. (2021). *The Eurasian Steppe: People, Movement, Ideas*. Edinburgh University Press. <https://edinburghuniversitypress.com/book-the-eurasian-steppe.html> (accédé le 01/12/2023)
- Wei, J., Zhao, Q., Zhao, W., & Zhang, H. (2018). Predicting the potential distributions of the invasive cycad scale *Aulacaspis yasumatsui* (Hemiptera: Diaspididae) under different climate change scenarios and the implications for management. *PeerJ*, 6, e4832. <https://doi.org/10.7717/peerj.4832>
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. et Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>
- Weiher, E. et Keddy, P. (2001). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542237>
- Weiher, E. et Keddy, P. A. (1995). Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos*, 74(1), 159-164. <https://doi.org/10.2307/3545686>
- Weiher, E., Werf, A. van der, Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. et Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10(5), 609-620. <https://doi.org/10.2307/3237076>

- Whittaker, R. H. et Likens, G. E. (1975). The Biosphere and Man. Dans H. Lieth et R. H. Whittaker (dir.), *Primary Productivity of the Biosphere* (p. 305-328). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-80913-2_15
- Wood, S. N. (2017). *Generalized Additive Models: An Introduction with R* (2nd ed.). Chapman & Hall/CRC. <https://doi.org/10.1201/9781315370279>
- Xu, J., Chen, Y., Zhang, L., Chai, Y., Wang, M., Guo, Y., Li, T. et Yue, M. (2017). Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: A deterministic process driven by elevation. *Ecology and Evolution*, 7(14), 5056-5069. <https://doi.org/10.1002/ece3.3068>
- Yan, Y., Zhang, Q., Buyantuev, A., Liu, Q. et Niu, J. (2020). Plant functional β diversity is an important mediator of effects of aridity on soil multifunctionality. *Science of The Total Environment*, 726, 138529. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138529>
- Yang, J., El-Kassaby, Y. A. et Guan, W. (2020). The effect of slope aspect on vegetation attributes in a mountainous dry valley, Southwest China. *Scientific Reports*, 10, 16465. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73496-0>
- Yang, Y., Kang, L., Zhao, J., Qi, N., Li, R., Wen, Z., Kassout, J., Peng, C., Lin, G. et Zheng, H. (2021). Quantifying Leaf Trait Covariations and Their Relationships with Plant Adaptation Strategies along an Aridity Gradient. *Biology*, 10. <https://doi.org/10.3390/biology10101066>
- Youcefi, M. N., Daddi Bouhoun, M., Kemassi, A. et Ould El-Hadj, M. D. (2020). Relationship between topography and the distribution of matorral plant species in the Saharan Atlas: Case of Djebel Amour, Algeria. *Acta Ecologica Sinica*, 40(3), 237-246. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2019.05.010>
- Yu, Z., Wang, M., Sun, Z., Wang, W. et Chen, Q. (2023). Changes in the leaf functional traits of mangrove plant assemblages along an intertidal gradient in typical mangrove wetlands in Hainan, China. *Global Ecology and Conservation*, 48, e02749. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02749>
- Yudina, A. V., Fomin, D. S., Valdes-Korovkin, I. A., Churilin, N. A., Aleksandrova, M. S., Golovleva, Yu. A., Phillipov, N. V., Kovda, I. V., Dymov, A. A. et Milanovskiy, E. Yu. (2020). The Ways to Develop Soil Textural Classification for Laser Diffraction Method. *Eurasian Soil Science*, 53(11), 1579-1595. <https://doi.org/10.1134/S1064229320110149>
- Zhang, C., Chen, Y., Xu, B., Xue, Y. et Ren, Y. (2020). Evaluating the influence of spatially varying catchability on multispecies distribution modelling. *ICES Journal of Marine Science*, 77(5), 1841-1853. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa068>
- Zhang, C., Chen, Y., Xu, B., Xue, Y. et Ren, Y. (2020a). Evaluating the influence of spatially varying catchability on multispecies distribution modelling. *ICES Journal of Marine Science*, 77(5), 1841-1853. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa068>
- Zhang, C., Chen, Y., Xu, B., Xue, Y. et Ren, Y. (2020). Temporal transferability of marine distribution models in a multispecies context. *Ecological Indicators*, 117, 106649. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106649>

- Zhang, J.-Y. et Wu, Y.-X. (2014). Changes in diversity and importance of clonal plants during sand dune succession in northeastern China. *Ecological Research*, 29(3), 393-399. <https://doi.org/10.1007/s11284-013-1124-z>
- Zhao, C.-Y., Liu, Y.-Y., Shi, X.-P. et Wang, Y.-J. (2020). Effects of soil nutrient variability and competitor identify on growth and co-existence among invasive alien and native clonal plants. *Environmental Pollution*, 261, 113894. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113894>
- Zhao, K., Zeng, Y., Wang, Y., Yang, X., Wang, P., Liang, Y. et He, J. (2023). Mechanisms for the construction of plant communities in the Gurbantunggut Desert, China. *Ecological Indicators*, 154, 110615. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110615>
- Zheng, C., Shi, H., Wei, J., Cui, M., Lin, Z., Gao, Y., Yuan, L. et Wen, Z. (2024). Evidence that spatial scale and environment factors explain grassland community assembly in woodland–grassland ecotones. *Ecology and Evolution*, 14(7), e11644. <https://doi.org/10.1002/ece3.11644>
- Zheng, J., Arif, M., He, X., Ding, D., Zhang, S., Ni, X. et Li, C. (2022). Plant community assembly is jointly shaped by environmental and dispersal filtering along elevation gradients in a semiarid area, China. *Frontiers in Plant Science*, 13, 1041742. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1041742>
- Zheng, M., Song, J., Ru, J., Zhou, Z., Zhong, M., Jiang, L., Hui, D. et Wan, S. (2021). Effects of Grazing, Wind Erosion, and Dust Deposition on Plant Community Composition and Structure in a Temperate Steppe. *Ecosystems*, 24(2), 403-420. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00526-3>
- Zhou, S. et Zhang, D. (2008). Neutral theory in community ecology. *Frontiers of Biology in China*, 3(1), 1-8. <https://doi.org/10.1007/s11515-008-0008-z>
- Zhou, Y., Zhang, L., Xiao, J., Chen, S., Kato, T. et Zhou, G. (2014). A Comparison of Satellite-Derived Vegetation Indices for Approximating Gross Primary
- Zouidi, M., Hachem, K., Terras, I., Allam, A., Hadjout, S., Mazari, F., Aouadj, S. A. et Djebbouri, M. (2023). Effect of Salinity and Drought on the Germination of *Lygeum spartum* L. in the Region of Saïda (Western Algerian Steppe). *Ekologia Bratislava*, 42(2), 159-164. <https://doi.org/10.2478/eko-2023-0018>