



Evaluation du processus de colonisation
végétale suite au retrait glaciaire accéléré du
glacier de Conejeras, dans les Andes tropicales
de Colombie

Auteure :
M^{me} Inés CARRASQUER PUYAL

Encadrants :
M^{me} Gwendolyn PEYRE
M. Fabien ANTHELME
M. Jorge L. CEBALLOS

16 Septembre 2019

GBI'

Cahier des charges de la mission professionnelle 2019

Ce cahier des charges est àagrafer impérativement à la convention de stage et doit être mentionné dans la convention comme une annexe.

Nom / prénom du stagiaire : Carrasquer Puyal, Ines Carmen

Mel / N° portable :

inescarpu@gmail.com +34 676635018

Intitulé du stage : Opportunités et contraintes à l'installation de nouveaux écosystèmes tropicaux alpins après retrait glaciaire dans un contexte de réchauffement climatique accéléré

Structure d'accueil / adresse : Universidad de los Andes, Cra. 1^E #19A-40, 111711, Bogota, Colombie

Nom du maître de stage / qualité :

Anthelme, Fabien (Professeur à L'Universidad de los Andes / Directeur de recherche IRD)

Peyre, Gwendolyn (Professeure assistante à L'Universidad de los Andes)

Coordonnées du maître de stage (mel / tél.) :

f.anthelme20@uniandes.edu.co

gf.peyre@uniandes.edu.co

+57 3394949 ext. 1898

Dates de début et de fin : du 10 mars 2019 au 10 aout 2019

Problématique et objectifs du stage :

Comprendre les conséquences du réchauffement climatique récent sur le futur de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes constitue un défi majeur à la fois sur le plan scientifique et sur le plan sociétal. Ces conséquences sont encore largement méconnues dans les écosystèmes de haute altitude et sous les latitudes tropicales, qui abritent des connexions fortes entre nature et services (ressource en eau, biomasse pour le bétail, stockage de carbone, services culturels). Une des conséquences les plus visibles du réchauffement climatique récent dans ces écosystèmes est la disparition progressive des glaciers. Cette perte pourrait atteindre 90% en 2100 selon le scénario RCP8.5 du GIEC. Cette déglaciation représente une perte importante en termes de ressources et en termes culturels. Elle représente également une opportunité de migration pour les écosystèmes alpins chassés de leur

distribution actuelle par des systèmes plus compétitifs tels que les forêts. Une étude exploratoire menée en milieu tropical alpin de Bolivie et du Pérou a montré que les plantes sont contraintes dans leur migration altitudinale par deux paramètres au moins : Le déficit d'interactions positives entre plantes et l'absence d'espèces autres que celles dispersées par le vent¹. **L'objectif premier** du stage de master est de confirmer et régionaliser la valeur de ces résultats en étudiant un site colombien dans une région biogéographique où les conséquences du réchauffement sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes alpins est encore peu connu. **Le second objectif** est de caractériser l'environnement local lié à la présence de microhabitats biotiques ou abiotiques (températures, humidité, type de sol) afin de mieux comprendre les contraintes qui s'appliquent au développement des plantes dans ces nouveaux écosystèmes (passer des patrons aux mécanismes écologiques). **Le troisième objectif** est de faire le lien entre le développement des plantes et l'évolution des propriétés de ces écosystèmes alpins, à travers la mesure de traits fonctionnels de plantes et diversité fonctionnelle des communautés.

L'approche utilisée pour atteindre ces objectifs est la chronoséquence post-glaciaire. Il s'agit d'un outil performant du type « space-for-time substitution ». Sur le site du glacier Santa Isabel, les données de retrait glaciaire sont précisément datées depuis plus de cinquante ans. Elles permettent de suivre les modalités de la colonisation végétale, pas à pas.

Missions précises :

- La première partie du stage, et sa préparation consisteront à étudier la **bibliographie** relative au sujet et à faire en sorte que l'étudiante prenne possession de la problématique liée au sujet, son état de l'art et les verrous scientifiques actuels.
- La deuxième partie du stage s'articulera autour de (1) la **calibration du protocole** de l'étude (nombre zones sur la chronoséquence, nombre de plots à étudier, taille du plot) et (2) la **définition des mesures qui seront réalisées sur le terrain**. Les mesures biotiques seront divisées en trois priorités : (1) caractérisation de la composition végétale des plots, (2) évaluation de la nature des interactions entre plantes, (3) caractérisation sur le terrain de la stratégie de dispersion de chaque espèce présente par l'analyse des graines.
- La troisième partie du stage sera focalisée sur la **collecte de données** de terrain, sous la forme de 10-15 jours de terrains réalisées en 3-5 missions.
- La quatrième partie du stage se focalisera sur **l'analyse des données**. Il s'agira premièrement d'analyser en laboratoire la valeur des traits de plantes collectées sur le terrain. Il s'agira ensuite de mettre les données à jours dans un tableur type excel puis de les analyser statistiquement. Les modèles statistiques utilisés seront à la fois de nature univariée et multivariée du fait de l'échelle « communauté » des données acquises.
- La dernière partie du stage sera consacrée à la **rédaction du rapport de master**. Une conférence sera prévue à l'Universidad de los Andes pour restituer les données. En plus d'un public académique, nous inviterons les acteurs potentiellement intéressés par les résultats produits (autres universités, Parcs Naturels Nationaux, Institut de la Biodiversité Colombien Humboldt).

¹ Zimmer, A., et al., 2018. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics, 30: 89-102.

Calendrier du déroulement du stage :

- (1^{er})15 mars-22 mars : analyse bibliographique
- 23 mars-7 avril : calibration protocoles, définition des mesures à effectuer sur le terrain
- 8-avril-15 mai : collectes de données sur le terrain & saisie des données
- 1-31 mai : mesures de traits fonctionnels en laboratoire & saisie des données
- 15 mai-15 juillet : analyse statistique des données
- 1 juillet-15 août : rédaction du rapport
- Juillet (à définir) : conférence à UniAndes.

Rendus à la structure :

- Base de données sur les stratégies de dispersion des plantes alpines du site étudié.
- Base de données sur la nature des interactions entre plantes le long d'une chronoséquence post-glaciaire
- Base de données de traits fonctionnels de plantes le long de la chronoséquence post-glaciaire

Compétences requises :

- Connaissance sérieuse des concepts de base en écologie des communautés, en particulier en milieux alpins.
- Connaissance standard et utilisation de l'outil statistique
- Maîtrise de la langue espagnole
- Motivation marquée pour le travail de terrain en équipe, et en relative autonomie (néanmoins l'étudiante ne sera jamais présente seule sur le terrain, elle travaillera avec un groupe d'étudiants)
- Intérêt pour la botanique alpine
- Condition physique et psychologique permettant de travailler en milieux de haute altitude (>4000m) dans des conditions climatiques très hétérogènes (hiver et été le même jour). L'étudiante bénéficiera d'une acclimation d'au moins une semaine à Bogota (2600 m d'altitude).

Conditions de travail particulières :

La collecte de données de terrain se fera sur des sites situés entre 4000 et 4700 m d'altitude. Le dénivelé positif maximal pour atteindre les sites sera de 700 mètres. Néanmoins l'accès aux sites se fait par des chemins de randonnée classiques et ne requièrent aucune aptitude /technique particulière. L'étudiante n'aura pas à transporter de lourdes charges (matériels lourds, grande quantité d'échantillons) entre les sites de collecte et la station scientifique.

Il est possible que, ponctuellement, des collectes de données se fassent de nuit (mesures de températures minimales). Dans ce cas, une nuit en tente pourra être envisagée, même si dans le cas général les nuits se feront à la station scientifique Uniandes, accessible en véhicule. De même, des travaux de terrain le week-end sont envisageables ponctuellement. Ils seront compensés par des repos équivalents en semaine.

Evaluation des risques :

- Collecte de données de terrain à haute altitude (>4000 m). Les terrains n'étant pas particulièrement pentus ou instables, l'unique risque réside dans une adaptation insuffisante à l'altitude. Dans ce cas, une redescente à la station scientifique, et éventuellement plus bas, sera effectuée dans les plus brefs délais. Ce risque,

néanmoins, est fortement réduit par la semaine d'acclimation de l'étudiante à Bogota (2600 m).

- Pas de travail isolé.
- Première visite de terrain avec les maitres de stage, protocole d'urgence défini à ce moment là.
- Prévoir un équipement de très haute montagne adapté (vêtements, chaussures, duvet, trousse de pharmacie, ...);
- Signalement de l'étudiante à l'ambassade d'Espagne de la Colombie, et celle de Colombie en Espagne
- Souscrire une assurance santé/rapatriement type Mondial assistance ; respecter les consignes indiquées sur <http://www.colombia.travel/fr/informations-pratiques/sante-et-vaccinations#ctsections>;
<https://www.minsalud.gov.co/Documentos%20y%20Publicaciones/RECOMENDACIONES%20PARA%20VIAJEROS.pdf>
- Visite médicale impérative en France, avant le départ – aptitude à la pratique d'activités sportives en altitude.
- Les maîtres de stages s'engagent à prendre toutes les dispositions nécessaires pour être en règle avec la législation du pays dans le cas où la collecte par l'étudiante d'échantillons d'espèces protégées serait nécessaire à l'étude.

Conditions matérielles

- L'Universidad de los Andes mettra à disposition les véhicules avec chauffeurs et logements nécessaires pour la collecte de données de terrain. Elle dispose sur place de la station scientifique Uniandes-Los Nevados (Secteur El Cisne, PNN los Nevados, Manizales, Caldas) qui sera utilisée par les différents participants aux missions.
- A l'université, l'étudiante bénéficiera d'un espace de travail avec ordinateur.

Avantages nature

Outre les gratifications de stage officielles, l'étudiante bénéficiera d'un billet d'avion A/R France-Colombie. Lors des missions de terrain, tous les frais de logement, transport et repas ne seront pas à la charge de l'étudiante.

Confidentialité du rapport et de la soutenance : ~~OUI~~ NON (rayer la mention inutile)

Index

1	Introduction	1
2	Méthodes	6
2.1	Zone d'étude	6
2.1.1	<i>Délimitation de la chronoséquence post-glaciaire</i>	7
2.2	Caractérisation de la végétation le long de la chronoséquence post-glaciaire	9
2.2.1	<i>Travail de terrain</i>	9
2.2.1.1	<i>Caractérisation taxonomique</i>	9
2.2.1.2	<i>Caractérisation fonctionnelle</i>	11
2.2.2	<i>Travail de laboratoire</i>	11
2.2.2.1	<i>Caractérisation taxonomique</i>	11
2.2.2.2	<i>Caractérisation fonctionnelle</i>	12
2.2.3	<i>Analyses statistiques</i>	13
2.2.3.1	<i>Caractérisation taxonomique</i>	13
2.2.3.1.1	<i>Diversité taxonomique alpha et bêta</i>	13
2.2.3.1.2	<i>Classification k-means des parcelles de végétation</i>	14
2.2.3.1.3	<i>Modèles explicatifs</i>	15
2.2.3.2	<i>Caractérisation fonctionnelle</i>	16
2.2.3.2.1	<i>Diversité fonctionnelle</i>	16
2.2.3.2.1	<i>Traits fonctionnelles</i>	16
3	Résultats	17
3.1	Caractérisation taxonomique de la végétation	17
3.1.1	<i>Diversité taxonomique alpha et bêta</i>	17
3.1.2	<i>Classification k-means des parcelles de végétation</i>	18
3.1.3	<i>Modèles explicatifs</i>	20
3.2	Diversité fonctionnelle	20
3.2.1	<i>Indices de diversité fonctionnelle</i>	20
3.2.2	<i>Valeurs de traits fonctionnels</i>	21
4	Discussion	24
4.1	Chronoséquence post-glaciaire	24
4.2	Caractérisation taxonomique	24
4.3	Caractérisation fonctionnelle	25
4.4	Communautés non-analogues	25
4.5	Protocole	26
5	Conclusion	27
6	Annexes	28
6.1	Photographies aériennes du Nevado de Santa Isabel	28
6.2	Relevés floristiques	34

6.3 Organisme d'accueil	42
6.4 Tâches et missions réalisées	45
Remerciements	48
Bibliographie	50
Résumé	49

1 Introduction

Au-delà de la lisière de la forêt alto-andine dans le Nord des Andes tropicales s'étend le páramo. Le páramo constitue une région biogéographique, la haute montagne tropicale du nord des Andes, où les conditions climatiques sont très sévères, caractérisées par des fluctuations quotidiennes drastiques de température (Troll, 1968), l'alternance de gelées nocturnes et de hautes températures diurnes (« summer everyday and winter every night », Hedberg, 1964) ainsi que de fortes précipitations et nébulosité, en raison de leur localisation géographique proche de l'Équateur, où des masses d'air intertropicales convergent (Sklenář & Lægaard, 2006 ; Sklenář *et al.*, 2008). La région du páramo abrite une diversité biologique élevée : le páramo de Colombie, du Venezuela, d'Équateur et du nord Pérou regroupent environ 5000 espèces végétales (vasculaires et non vasculaires), dont 60% sont endémiques (Rangel, 2015). La diversité du páramo, comme celle d'autres environnements de haute montagne, est liée aux forts filtres environnementaux en lien avec l'altitude (Tableau 1 ; étages altitudinaux), mais aussi à son histoire évolutive. Le soulèvement progressif des Andes et les cycles glaciaires pendant le Quaternaire ont étendu et fragmenté sa surface à plusieurs reprises, interrompant à différentes périodes la connectivité des populations et donc les flux génétiques, impulsant des processus de spéciation (Hooghiemstra & Van Der Hammen, 2004). Comme résultat, le páramo est parmi les cinq hotspots majeurs de biodiversité des plantes vasculaires dans le monde, l'Andes-Amazonia (Barthlott *et al.*, 2007 ; Mutke *et al.*, 2011). Les familles Asteraceae, Poaceae, Orchidaceae et Melastomataceae sont les plus diversifiées, alors que les genres avec le plus grand nombre d'espèces sont *Diplostephium* (Asteraceae), *Miconia* (Melastomataceae), *Huperzia* (Lycopodiaceae) et *Elaphoglossum* (Dryopteridaceae) (Peyre *et al.*, 2015). Les différents groupes taxonomiques montrent des formes de vie très particulières leur permettant de survivre aux conditions locales, suggérant un processus d'évolution convergent (Ramsay & Oxley, 1997 ; Boucher *et al.*, 2016). Seulement en Colombie, le páramo couvre 16.204 km², soit environ 2,6 % du territoire du pays (Rangel *et al.*, 2000 ; Rangel, 2015) (Figure 1) et on estime qu'il abrite 8% de la flore endémique du pays, dont 11% sont en danger d'extinction en raison des changements globaux (Rangel, 2006). En effet, la Colombie est le pays où le páramo est le plus riche en espèces végétales (Rangel *et al.*, 2000). Malgré leur modeste surface de répartition il joue un rôle essentiel dans le maintien des services écosystémiques vitaux pour les communautés humaines : le páramo fournit des ressources en eau, grâce à sa capacité de rétention de l'eau (p.ex. 80% de l'eau de Bogotá provient du páramo de Chingaza ; Buytaert *et al.*, 2011 ; Gómez, 2009), et d'autres matières premières comme ressources alimentaires, fibres naturelles et plantes médicinales. Le páramo agit aussi comme régulateur du climat et ses sols stockent du carbone (Vásquez *et al.*, 2014 ; Spracklen *et al.*, 2014), aidant à la mitigation du réchauffement climatique. Néanmoins, le páramo est une région biogéographique fragilisée et très en danger, considérée comme très vulnérable face aux effets du changement climatique (Herzog *et al.*, 2011) en raison de sa répartition géographique fragmentée, comme un système d'îles géographiquement isolées (Anthelme *et al.*, 2014), l'incursion de systèmes thermophiles plus compétitifs et des perturbations humaines, telles que l'utilisation extensive du sol pour les cultures et le gros bétail bovin (Morales-Betancourt & Vicente Estévez-Varón, 2006).

Tableau 1. Schéma de la distribution altitudinale du páramo ainsi que certaines taxons et caractéristiques propres du páramo. Limites des étages et pluviométrie valides pour la Colombie.
Source : Rangel (2006) & Luteyn (1999).

Etage bioclimatique	Taxons	Caractéristiques
Super-páramo	<i>Senecio</i> sp. <i>Draba</i> sp. <i>Loricaria</i> sp. <i>Arenaria</i> sp.	- Rang altitudinaire : 4100-4700 m. - Réduction de la température de l'air ainsi que de la capacité de rétention en eau et du taux de matière organique des sols. - Diversité végétale et couverture végétale faible. - Précipitations : 1229.33 mm a ⁻¹
Mid-Páramo	<i>Espeletia</i> sp. <i>Puya</i> sp. <i>Azorella aretioides</i> <i>Plantago rigida</i> <i>Chusquea tessellata</i> <i>Calamagrostis</i> sp. <i>Festuca</i> sp.	- Rang altitudinaire : 3500-4100 m. - Différents types de végétation dominants : <i>matorral</i> ou <i>pajonal</i> , <i>chuscal</i> et <i>frailejónal</i> . - Variété de formes de vie: rosettes caulinaires (<i>frailejones</i>), rosettes basales, touffes herbacées ou plantes en coussinet. - Précipitations : 1644.33 mm a ⁻¹
Sub-páramo	<i>Diplostephium</i> sp. <i>Pentacalia</i> sp. <i>Hypericum</i> sp. <i>Pernettya</i> sp.	- Rang altitudinaire : 2800-3500 - Prédominance de végétation arbustive - Écotone entre la forêt alto-andine et le páramo - Précipitations : 1716.07 mm a ⁻¹

Dans la limite supérieure du superpáramo, des glaciers tropicaux peuvent être trouvés sur les sommets les plus hauts. Au moment de l'extension maximale des glaciers colombiennes, il y a 35.000 ans, la limite de la glace était située à 3000 mètres, occupant 17.089 km² (Florez, 2003). Actuellement, il n'existe que 6 régions où l'on trouve des glaciers tropicaux en Colombie, situés au-dessus de 4700 m d'altitude, altitude considérée comme base pour l'équateur, dans la cordillère centrale et orientale des Andes ainsi que dans la Sierra Nevada de Santa Marta (Rabatel, 2017). Comme d'autres glaciers tropicaux, ils sont en forte régression (Rabatel *et al.*, 2013) en raison du réchauffement planétaire accéléré par les activités humaines (IPCC, 2018 ; Ceballos *et al.*, 2006 ; Morán-Tejeda *et al.*, 2018 ; Rabatel *et al.*, 2013). À cet égard, les glaciers tropicaux sont particulièrement sensibles aux changements de température (Rabatel *et al.*, 2013) et leur retrait dans les Andes a été plus prononcé que la moyenne mondiale (Vuille *et al.*, 2018) en raison de l'absence de saisonnalité qui implique le maintien d'un équilibre entre la perte et l'accumulation de masse tout au long de l'année ainsi que les oscillations de la ligne d'équilibre entre ces processus (Morán-Tejeda *et al.*, 2018). Ainsi, entre 1963 et 2006 ils ont perdu plus de la moitié de leur surface en Bolivie (Soruco *et al.*, 2009) et 62% en Colombie (Rabatel *et al.*, 2017) Pour la seule période 2010-2017, la superficie des glaciers colombiens a été réduite de 18% (8,4 km² ; IDEAM, 2017). Rabatel *et al.* (2017) considère que, compte tenu de leur basse altitude, d'ici 2050, la plus grande partie des glaciers

colombiens, comme les glaciers du Parc National Naturel des Nevados ou du Huila, aura disparu en 2050. Leur déglaciation est non seulement une perte au niveau culturel, puisque les glaciers sont le pays des dieux pour des ethnies indigènes comme les U'wa, au Parque Nacional Natural del Cocuy, et les Arhuacos, à la Sierra Nevada de Santa Marta ; mais surtout une altération majeure des conditions environnementales, comme l'apparition de nouvelles surface précédemment couverts par la glace.

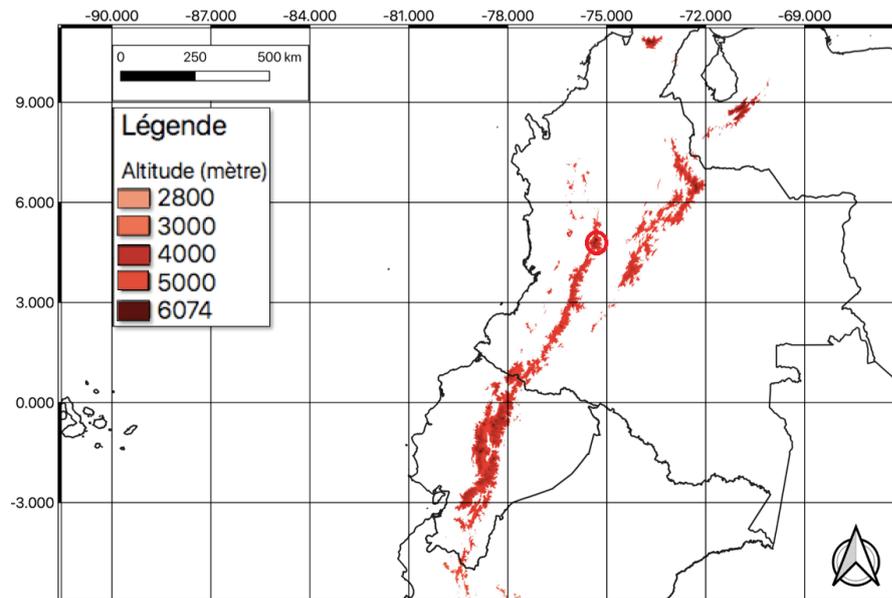


Figure 1. Surface occupé par le páramo, qui peut être observé à partir de 2800 mètres d'altitude, (François, 2019).

Actuellement, de vastes surfaces précédemment couvertes par la glace, dépourvues de graines ou autres propagules (Erschbamer *et al.*, 2001), sont libérées et propices au développement de processus de succession primaire (Matthews, 1992). L'arrivée d'espèces est dépendante de la capacité des communautés végétales des alentours à disperser. Celle-ci est déterminée par les contraintes abiotiques mais aussi biotiques, les traits fonctionnels², des espèces. Puisque les zones près du glacier sont soumises à des perturbations directes et indirectes dues à la déglaciation du glacier, telles que des apports continus d'eau de fonte, des changements dans la composition du sol, et au stress causé par les vents forts, les basses températures de l'air ou au gel et au dégel du sol le long du gradient d'altitude (Matthews, 1992), les traits fonctionnels peuvent déterminer le succès dans la colonisations des espèces. En outre, la diversité fonctionnelle est un moteur clé des processus écosystémiques (Hooper *et al.*, 2005), son changement le long d'un gradient de stress ou de perturbation à l'échelle des communautés permettant de mesurer la réponse et la sensibilité des communautés végétales (McGill *et al.*, 2006) et la résilience de ces dernières. Ainsi, en fonction de ces processus, les nouveaux écosystèmes s'établissant sur les surfaces libérées par les glaciers peuvent montrer une composition végétale différente à celle des communautés alentours, caractérisée par une perte de biodiversité locale ou même l'introduction d'espèces d'autres étages de végétation,

² Trait fonctionnel : caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui ont une incidence sur le fitness, la performance relative d'un organisme en termes de survie, réussite de l'accouplement et production reproductive (Violle *et al.*, 2007).

dont certaines peuvent être envahissantes. Dans ce cas, les écosystèmes reçoivent le nom d'écosystèmes non-analogues (Keith *et al.*, 2009 ; Walther, 2010). L'étude de la colonisation de ces nouveaux espaces par des écosystèmes alpins est un point-clé pour notre compréhension globale des conséquences du réchauffement climatique sur les patrons de biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, deux champs de recherche qui représentent un défi complexe au niveau scientifique et social (IPCC, 2018). Jusqu'à présent, de nombreuses études scientifiques ont porté sur ce processus dans les milieux tempérés (Cannone *et al.*, 2008 ; Carlson *et al.*, 2014 ; Fickert, 2017 ; Garibotti *et al.*, 2011 ; Glausen & Tanner, 2019 ; Jane & John, 2009 ; Matthews & Vater, 2015 ; Schütte *et al.*, 2009), tandis que peu d'études ont porté leur attention sur les néotropiques.

En région tempérée, de nombreuses études ont montré que les contraintes abiotiques dominent les premières étapes de la succession primaire, que la richesse d'espèces augmente avec le temps écoulé après le retrait glaciaire et que les facteurs à l'échelle des microsites ont des effets très variables sur la composition végétale (revue de littérature dans Glausen & Tanner, 2019) ; d'une manière générale, la croûte biologique (premiers colonisateurs)³ facilitent l'établissement des espèces anémochores, notamment des Poacées et autres plantes herbacées (Breen & Lévesque, 2007 ; Breen & Lévesque, 2008). En région néotropicale, les connaissances sont pour l'instant plus limitées : une étude focalisée sur la Bolivie et le Pérou menée par Zimmer *et al.* (2018) a montré la dominance initiale des espèces anémochores (comme en zone tempérée) et rudérales, qui sont progressivement remplacées par des plantes tolérantes au stress (Caccianiga *et al.*, 2006) ainsi que la haute fréquence d'interactions plante-roche en détriment des interactions plante-plante en lien avec la faible maturité des espèces en coussin. En Equateur et au Pérou, Cuesta *et al.* (2019) ont observé une augmentation de la diversité bêta⁴ avec la proximité au glacier, des taux très faibles de développement de sols après la perturbation imposée par le glacier, l'importance des microsites biotiques ou abiotiques permettant la colonisation ainsi que la réponse adaptative des différents groupes fonctionnels au gradient de perturbation. Cependant, jusqu'à présent, ces études focalisées sur la compréhension des communautés végétales néotropicales de haute altitude n'ont pas croisé les paramètres de diversité et de traits fonctionnels. Par ailleurs, aucun travail ne s'est focalisé sur le páramo en Colombie, qui est pourtant le territoire contenant la plus grande surface de cet écosystème singulier.

La présente étude s'attache donc à étudier le páramo colombien dans le Parque Nacional Natural de Los Nevados, où aucune étude n'a par ailleurs abordé en détail le processus de colonisation primaire. En plus de l'analyse des diversités fonctionnelles et systématiques du páramo, nous étudierons ici son extraordinaire biodiversité à la lumière des écosystèmes « source » duquel les propagules l'ont colonisé, et discuterons des résultats

³Croûte biologique (premiers colonisateurs) : cyanobactéries, algues vertes, lichens, mousses, champignons et bactéries hétérotrophes qui généralement sont les premiers organismes qui colonisent la surface des zones vierges de toute vie et peuvent s'associer pour former une matrice organique visible sur la surface du sol (Evans & Johansen, 1999).

⁴Diversité bêta : c'est une mesure quantitative de variation en composition d'espèces dans l'ensemble des habitats ou parmi des communautés.

en les contrastant avec nos connaissances de l'écosystème tempéré de haute montagne. La méthodologie choisie pour la réalisation de l'étude a été la chronoséquence postglaciaire, délimitant des zones caractérisées par le temps passé depuis le retrait glaciaire (Pickett, 1989) en considérant que toutes les zones ont eu les mêmes conditions environnementales initiales et qu'elles ont été soumises aux mêmes conditions pendant le processus, dans ce cas, de succession primaire (Matthews, 1992). Lorsque la perturbation initiale est datée et l'historique subséquent du site est connu, les chronoséquences permettent d'étudier les processus écologiques sur des périodes plus longues par rapport à l'observation directe (Walker *et al.*, 2010).

L'objectif principal de mon travail est donc plus précisément d'étudier les processus de colonisation des plantes le long de la chronoséquence postglaciaire du Nevado de Santa Isabel. Les objectifs spécifiques sont (1) de caractériser la communauté végétale en termes de leur composition taxonomique et d'abondance d'espèces et (2) d'évaluer la diversité et structure fonctionnelle des communautés végétales grâce à des traits fonctionnels indicateurs de la production de biomasse, de conservation face aux stress environnementaux, et de capacité reproductive.

Ma première hypothèse de travail est que, au long de la chronoséquence, la libération progressive des sols par le glacier suppose une perturbation des sols et donc, la création d'un gradient de perturbation qui peut agir comme filtre écologique pour l'implantation de nouvelles communautés végétales (H1). Ma deuxième hypothèse est qu'il existe une succession primaire des communautés végétales sur les sols libérés par le glacier, qui est ralentie au niveau des zones libérées, dès l'accélération du réchauffement glaciaire (H2). Mes troisième et quatrième hypothèses sont qu'il y a une perte de diversité fonctionnelle (H3) ainsi que des changements des traits fonctionnels considérés (H4) au long de la chronoséquence, particulièrement au niveau des premières zones de la chronoséquence libérée depuis l'accélération du réchauffement climatique, à cause du filtre écologique imposé. Ma cinquième hypothèse, enfin, est que les perturbations et le stress qui régissent les zones récemment déglacées peuvent agir comme filtre écologique et produire des communautés non-analogues taxonomiquement et fonctionnellement, par rapport aux écosystèmes alpins non contraints par la présence récente de glaciers (H5).

2 Méthodes

2.1 Zone d'étude

La zone d'étude ($4^{\circ} 49' 12.9324''$ N $75^{\circ} 22' 33.2112''$ W) est située sur le versant nord-ouest du glacier de Conejeras (Figure 2a), qui fait partie du Nevado de Santa Isabel dans la Cordillera Central, dans le Parque Nacional Natural de los Nevados (région de Caldas, Colombie).

Il s'agit du glacier colombien situé à la plus basse altitude, 4700 mètres au dessus du niveau de la mer sur son versant nord-ouest. La température moyenne annuelle à la base du glacier est de 1.3 ± 0.7 °C tandis que les précipitations moyennes atteignent 75 mm par mois pendant la saison sèche et 150 mm par mois pendant la saison humide (Morán-Tejeda *et al.*, 2018) résultant de la précipitation verticale (la pluie) et horizontale (le brouillard).

Dans la région, le mid-páramo s'étend de 3600 à 4300 mètres. Il est dominé par les espèces *Calamagrostis effusa* (Kunth) Steud., *Espeletia hartwegiana* Cuatrec. et *Diplostephium schultzei* Wedd. Le super-páramo du désert périglaciaire entourant le glacier s'étend de 4300 à 4700 mètres. On y trouve des espèces végétales telles que *Agrostis araucana* Phil., *Senecio canescens* (Humb. & Bonpl.) Cuatrec. et *Cerastium floccosum* Benth. En outre, aux alentours du Nevado de Santa Isabel, il existe un taux élevé aussi bien chez les plantes, comme par exemple *Senecio isabelis* S. Díaz (Figure 3d), que chez les animaux, avec le colibri *Oxygogon stuebelii* Meyer.



Figure 2. a : le glacier Conejeras, qui fait partir du Nevado de Santa Isabel. b : marque de la limite du glacier en 1960 sur un rocher. c : marque de la limite du glacier en 2012 sur un rocher.



Figure 3. Espèces présentes dans la zone d'étude. a : *Erigeron chionophilus* Wedd. b : *Arenaria digyna* Schltdl. c : au premier plan, *Plantago rigida* Kunth., au fond, *Espeletia hartwegiana* Cuatrec. d : *Senecio isabelis* S. Díaz. Copyright des photographies a,b et d : Fabien Anthelme

De janvier 2016 à février 2018, le Nevado de Santa Isabel a perdu 0,38 km², l'équivalent de 37% de sa surface. Les causes de ce déclin accéléré sont une combinaison du réchauffement climatique, des dépôts des cendres provenant du volcan Ruiz qui ont diminué la réflectance de la surface du glacier, et du phénomène climatique El Niño au cours des années 2015-2016 (IDEAM, 2017), qui a entraîné un climat particulièrement sec dans la région. Cela fait du glacier de Santa Isabel le glacier avec la plus grande réduction de surface en Colombie (IDEAM, 2017). Ce fait, en plus de son accessibilité relativement facile, le fait que l'Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) réalise un suivi de glacier depuis longtemps, et des restrictions d'accès relativement faibles par rapport à d'autres zones glaciaires colombiennes, font du glacier Conejeras l'endroit le plus propice pour étudier l'interaction entre biodiversité du páramo le retrait des glaciers dans le pays. En ce qui concerne les fluctuations antérieures du glacier, il faut souligner que pendant l'Holocène le Nevado de Santa Isabel a augmenté considérablement sa masse à deux périodes : au petit âge glaciaire, en 1850 environ pour la Colombie, et il y a 7400-6050 ans, pendant un brève anomalie climatique (Florez, 2003).

2.1.1 Délimitation de la chronoséquence post-glaciaire

Un des objectifs de cette étude est de constituer la chronoséquence du retrait du glacier de Santa Isabel, secteur Conejeras, à partir de l'accélération du réchauffement climatique dans les années 1970 (IPCC, 2018). Dans ce but, la limite du glacier a été identifiée à différentes années à l'aide de photographies aériennes mises à disposition par l'Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). Ces bases de données ont été consultées afin de trouver des photographies aériennes du Nevado de Santa Isabel et ainsi créer les limites nécessaires

permettant la constitution de la chronoséquence. Nous avons trouvé des photographies des années 1975, 1991 et 2007 dont on a obtenu des copies en format de fichier TIFF. En outre, l'IDEAM a permis d'accéder à une photographie aérienne du glacier prise en 1959 aussi en format TIFF. Ultérieurement, toutes les photographies ont été géoréférencées et la limite du glacier a été définie sur le logiciel QGIS (*Open Source Geospatial Foundation Project* ; <http://qgis.osgeo.org>). En parallèle, l'IDEAM a mis à disposition la limite du glacier (fichier *shape*) au moment de son extension maximale lors du petit âge glaciaire. Les photographies aériennes et les limites qui ont été définies sont disponible dans l'annexe 6.1.

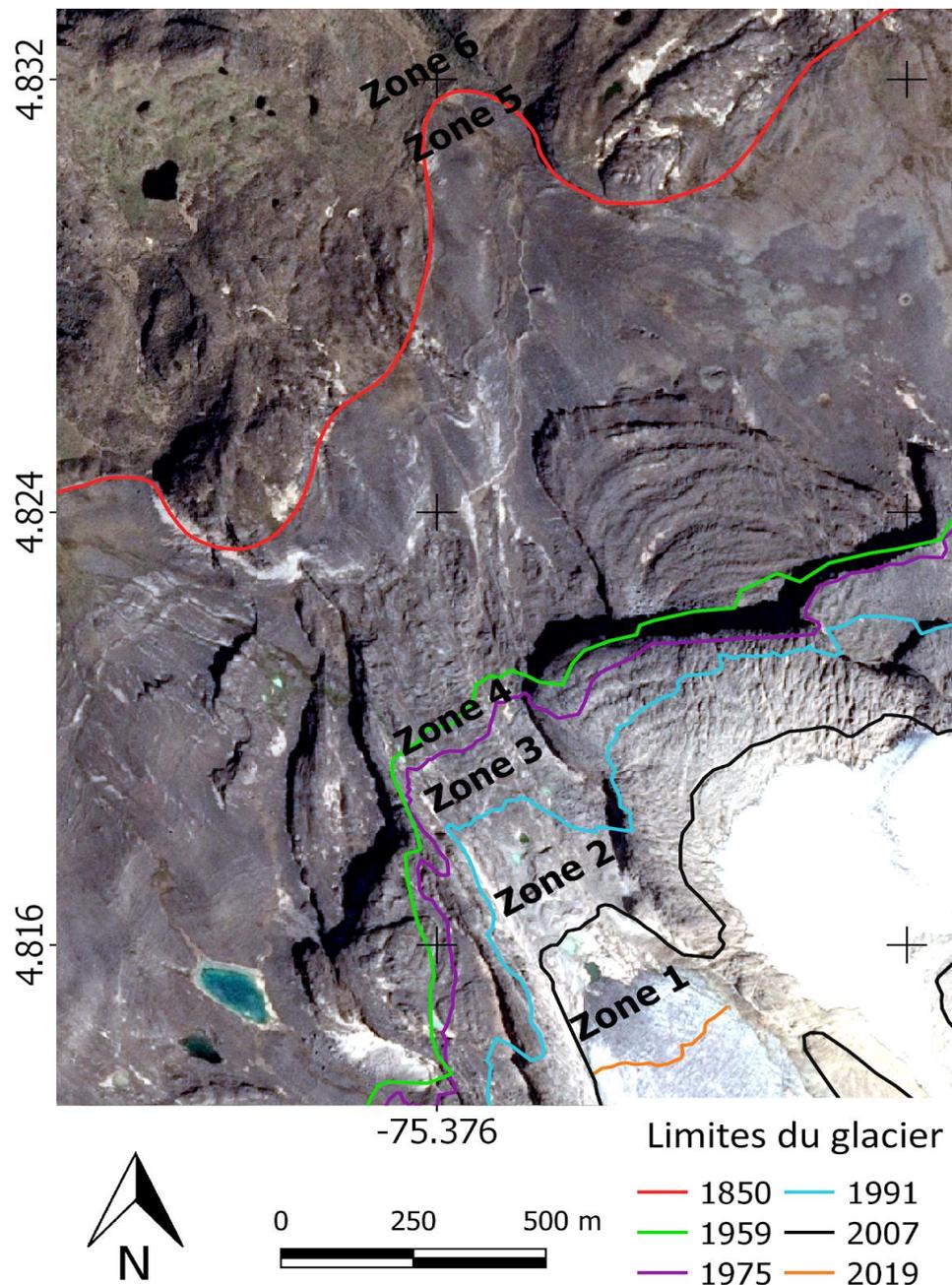


Figure 4. Carte des limites du glacier Conejeras aux années 1850, 1959, 1975, 1991, 2007 et 2019, qui composent la chronoséquence et qui définissent les zones d'étude. SRC : Marga-Sirgas.

Ainsi, cinq limites ont été définies pour constituer la chronoséquence post-glaciaire: 1850, 1959, 1975, 1991 et 2007 ; plus la limite actuelle du glacier en 2019. Ces limites ont été validées grâce à la position de la moraine du petit âge glaciaire et la présence de marques sur le terrain indiquant la limite du glacier à différents années (Figure 2b) réalisées par l'équipe de glaciologie de l'IDEAM depuis 1960.

Tableau 2. Périodes de retrait glaciaire correspondant aux différentes zones d'étude.

Zone	Période	Année de référence	Temps écoulé
1	2019-2007	2013	0-12
2	2007-1991	1999	12-28
3	1991-1975	1983	28-44
4	1975-1959	1967	44-60
5	1850	1850	169
6	1850-4700 av. J.C.	4700 av. J.C.	7400-6050

Finalement, ces limites ont permis la création de six zones d'étude (Figure 4 et tableau 2), correspondant à une séquence de retrait glaciaire entre 1850 et 2019. Les zones 1, 2, 3, et 4 ont été libérées par le glacier depuis l'accélération du réchauffement climatique, tandis que les zones 5 et 6 se trouvent près de la moraine glaciaire des années 1850.

2.2 Caractérisation de la végétation le long de la chronoséquence post-glaciaire

2.2.1 Travail de terrain

2.2.1.1 Caractérisation taxonomique

Nous utilisons le protocole proposé par Whittaker (1972) dans le but d'obtenir l'aire minimale, représentative et homogène, qui optimise l'effort d'échantillonnage et le nombre d'espèces végétales recensées (Oztenga, 1982). Avant la délimitation des zones, ce protocole est appliqué onze fois à des points placés de manière aléatoire le long de la chronoséquence afin d'obtenir l'aire minimale correspondant à l'ensemble de toute la chronoséquence. La courbe d'accumulation d'espèces (Figure 5) montre que l'aire minimale est égale à environ 4 m². Quinze parcelles de cette surface, placées dans chaque zone, ont été étudiées, comme un compromis entre la représentativité des résultats et le temps disponible pour réaliser les campagnes de terrain.

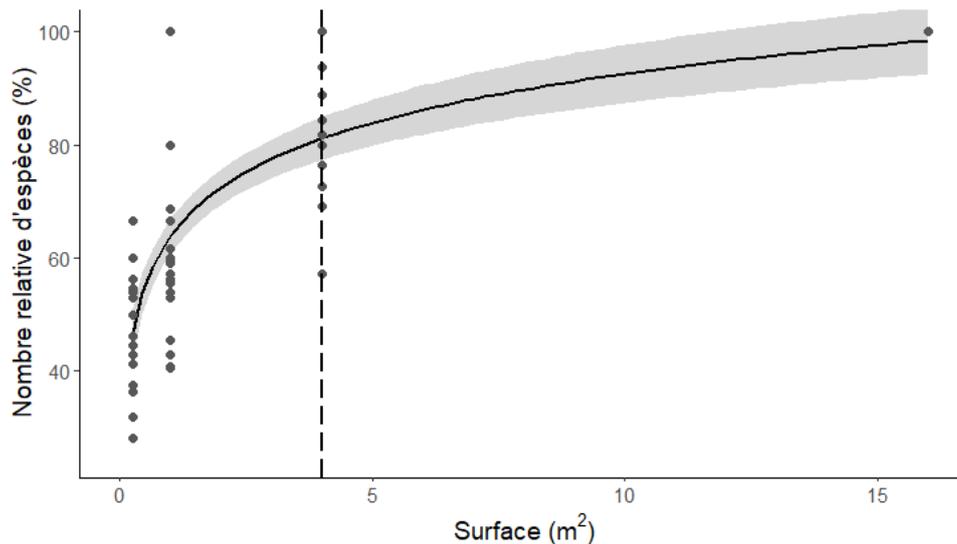


Figure 5. Courbe d'accumulation d'espèces à la région étudiée. La ligne noire est la ligne de tendance logarithmique d'accumulation d'espèces tandis que l'ombre grise l'intervalle de confiance du 95%. La ligne verticale indique la taille de parcelle choisie. $R^2 = 0,70$. $p\text{-value} = ***^5$.

Les quinze parcelles de végétation sont placées par tirage stratifié : dix parcelles représentent un pourcentage croissant de couverture de dalles avec l'objectif d'étudier les communautés végétales terrestres colonisant pas uniquement le substrat mais aussi les dalles (Garibotti *et al.*, 2011) ; cinq parcelles sont placées à proximité d'eau coulant ou stagnant afin de ne pas négliger les endroits hydromorphes avec des conditions plus favorables à la colonisation végétale. Les grandes pentes et le voisinage des routes sont toujours évités et la présence d'au moins un individu (espèce vasculaire) est requis pour placer les parcelles.

Dans chaque parcelle (Figure 6), on détermine la liste des espèces vasculaires présentes et leur recouvrement relatif estimé visuellement ainsi que certaines caractéristiques :

- La géolocalisation de la parcelle (GPS, modèle Garmin être 30x, SRC : Marga-Sigma).
- Le degré de pente du sol de la parcelle et son orientation en utilisant un clinomètre Suunto tandem.
- 5 mesures, aux coins et au centre de la parcelle, d'humidité du sol avec l'appareil Fieldscout TDR-100.
- Le recouvrement relatif de la croûte biologique (lichen + mousse + algues) et des dalles créées par le glacier, estimé visuellement.

Pour les espèces non-identifiées lors de la collecte, des échantillons d'individus complets ont été collectés afin de permettre leur identification ultérieure.

⁵ Pour les p-value, le suivant code de signification est considéré : $p\text{-value} > 0,05$: . ; $p\text{-value} < 0,05$: * ; $p\text{-value} < 0,01$: ** ; $p\text{-value} < 0,001$: ***. Réalisé sur le logiciel R (version 3.5.3).

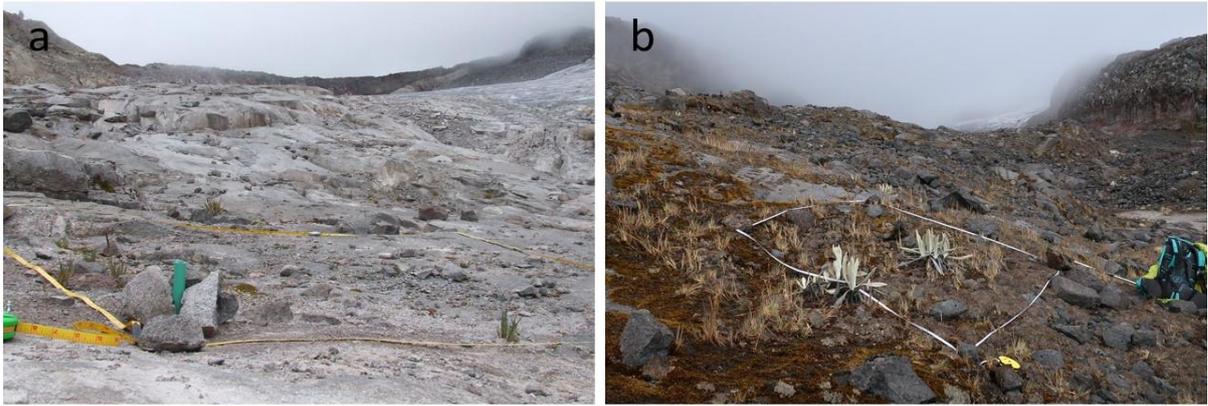


Figure 6. Parcelles de végétation de la chronoséquence post-glaciaire du glacier de Conejeras. a : parcelle placée en zone 1. b : parcelle placée en zone 4. Sur les deux photos le glacier est visible au fond.

Pour compléter la caractérisation des conditions environnementales, nous avons prélevé des échantillons de sol dans dix des quinze parcelles, excluant des parcelles placées dans des endroits hydromorphes. Dans chaque parcelle nous avons collecté un total d'environ 500 g de sol dans les premiers 30 cm, en éliminant la première couche de pierres et de litière. Plus précisément, nous avons collecté 100 g dans cinq points de la parcelle, soit les quatre coins et le centre, que nous avons par la suite homogénéisé dans un seul échantillon. Afin d'éviter des variations liées à d'autres causes environnementales, nous avons concentré les collections d'échantillons dans une période de deux jours consécutifs (Zimmer *et al.*, 2014).

2.2.1.2 Caractérisation fonctionnelle

Pour obtenir des valeurs de trait à l'échelle des communautés, nous avons premièrement obtenu le pourcentage relatif de recouvrement de chaque espèce. Ainsi, nous avons sélectionné dans chaque zone de déglaciation un pool d'espèces dont la somme des recouvrements total atteint 85% de la communauté et que nous avons considéré comme les espèces dominantes et représentatives des traits fonctionnelles des communautés dans chacune des zones (Pakeman & Quested, 2007). Ultérieurement, les pourcentages ont été pris en compte dans le calcul des indices de diversité afin de considérer les poids relatifs de chaque espèce dans la communauté. Pour chaque espèce de chaque zone, nous avons échantillonné, pour 5 individus différents, 5 feuilles incluant le pétiole. Les individus devaient être, de préférence, matures (en fleur ou en fruit) et avoir une taille moyenne représentative de la population (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016) ; les feuilles devaient avoir une taille moyenne et ne pas être endommagées. Nous avons considéré que ce nombre de répliquats par zone et inter-individus était suffisant pour minimiser l'effet de leur variance intrinsèque. Les parcelles hydromorphes n'ont pas été incluses dans ces analyses. Les listes des espèces composant le 85 % est disponible à l'annexe 6.2.

2.2.2 Travail de laboratoire

2.2.2.1 Caractérisation taxonomique

En raison du manque d'un guide d'identification botanique pour cette région, l'identification des espèces a été réalisée grâce à la collecte d'individus des espèces inconnues et à la consultation de l'herbier online de l'Universidad Nacional de Colombia (<http://www.biovirtual.unal.edu.co/es/colecciones/search/plants/>), le site Paramo Plants Online de l'Universidad de los Andes (<http://paramo.uniandes.edu.co/V3/>), le site Global Biodiversity Information Facility (<https://www.gbif.org/>), ainsi que les expertises botaniques de Gwendolyn Peyre, Fabien Anthelme et Cédric Dentant. Les 90 relevés de végétation complets, avec les valeurs des variables environnementales, sont disponibles dans l'annexe 6.3.

Au laboratoire du département de génie civil et environnemental de l'Universidad de los Andes, nous avons mesuré pour chaque échantillon de sol :

-Le pourcentage de matière organique : environ 10 grammes de sol ont été chauffés au four à 100 °C pendant 24 heures. Nous avons ensuite mesuré le poids de l'échantillon séché, qui est par la suite calciné à environ 550 °C pendant 2 heures. Nous avons mesuré la masse finale obtenue. Le pourcentage de matière organique a été calculé en utilisant comme proxy la proportion de masse perdue suite à la calcination (Jaramillo, 2002).

-Le $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$: environ 10 grammes de sol ont été mélangés avec 20 mL d'eau désionisée pendant 5 minutes. Vingt minutes après, une fois que les particules ont précipité, le pH de la solution a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre (Jaramillo, 2002).

2.2.2.2 *Caractérisation fonctionnelle*

Sur les feuilles échantillonnées fraîches, on mesure ces traits quantitatifs :

-L'épaisseur (L_{th} , μm ou mm) : mesurée avec l'appareil Mitutoyo absolute ID-C112CXB, au milieu de la feuille en évitant toujours les nervures. La L_{th} permet d'évaluer la résistance physique des feuilles ; elle est corrélée positivement à la durée de vie des feuilles et représente une adaptation aux climats secs et/ou froids (Wilson *et al.*, 1999; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016).

-Le teneur en matière sèche (LDMC, $\text{g} \times \text{g}^{-1}$) : la masse d'une feuille séchée (mg) après 48 heures au four à 50 °C, divisée par sa masse fraîche saturée en eau (g). Il a été démontré que la LDMC est corrélée positivement avec la conservation efficace des nutriments (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016).

-La surface foliaire spécifique (SLA, $\text{cm}^2 \times \text{g}^{-1}$) : représente l'aire unilatérale d'une feuille fraîche, obtenue grâce au logiciel *ImageJ*, divisée par sa masse sèche (mg) après séchage au four pendant 48 heures à 50 °C. Le SLA est corrélée positivement avec la concentration en azote (N) de la feuille, la production de biomasse et la photosynthèse, mais négativement avec la durée de vie de la feuille et la tolérance à la sécheresse (Körner, 2018; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2016; Wright *et al.*, 2004).

Nous avons mesuré les traits qualitatifs suivants :

- Les structures épidermiques des feuilles : sur les feuilles échantillonnées, nous avons caractérisé la densité des structures épidermiques pour la défense (DDef; p.ex. aiguilles ; tableau 3) qui est reliée au stress imposé par l'herbivorie; ainsi que le type et la densité des structures épidermiques de protection contre les conditions environnementales rudes (TEnv et DEnv; p.ex. des poils ; tableau 3).

Tableau 3. Classification du type et densité des structures épidermiques utilisée pour cette étude.

DDef	TEnvi	DEnvi
Absents	Absents	Absents
Densité faible	Court	Densité faible
Densité élevée	Long	Densité élevée

-La forme de croissance : les espèces sont classées d'après la classification proposée par Ramsay & Oxley (Figure 7, 1997).

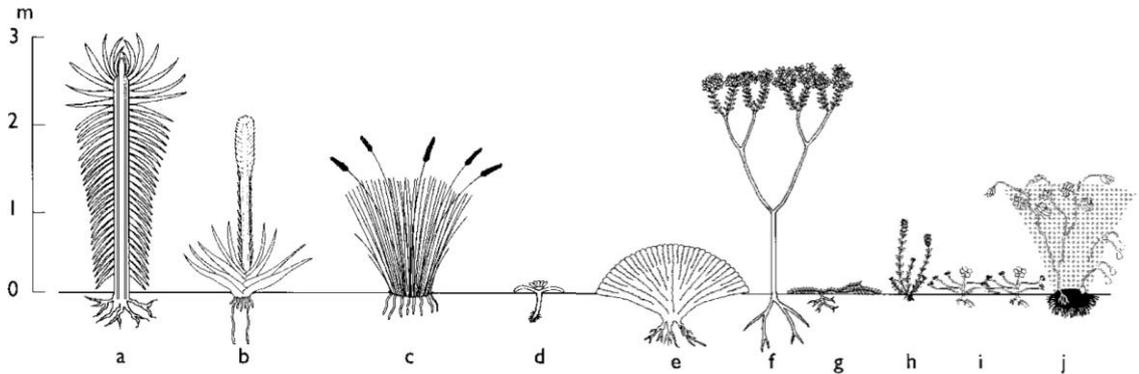


Figure 7. Les dix formes de croissance proposées par Ramsay & Oxley (1997) pour le páramo Équatorien : a) Rosette caulinaire b) Rosette basale c) Tussock ou touffe d'herbes d) Rosette acaulescente e) Plante en coussin f) Arbuste érigé g) Arbuste prostré h) Herbe érigée i) Herbe prostrée j) Herbe grimpante. Source: Ramsay & Oxley (1997).

- Les traits reproductifs : on considère uniquement le syndrome de dispersion (Tableau 4) des graines en rapport direct avec les vecteurs de dispersion.

Tableau 4. Types de syndrome de dispersion considérées pour cette étude.

Dispersion
Anémochorie
Barochorie
Hydrochorie
Autochorie
Zoochorie

2.2.3 Analyses statistiques

En ce qui concerne les analyses des données obtenues, toutes les analyses ont été réalisées sur le logiciel *R* (version 3.5.3).

2.2.3.1 Caractérisation taxonomique

2.2.3.1.1 Diversité taxonomique alpha et bêta

Premièrement, dans le but de mesurer les différences en diversité alpha entre les zones délimitées pour l'étude, nous avons estimé, dans chaque zone, la richesse spécifique (fonction *specnumber*, package *vegan* ; Oksanen *et al.*, 2018), ainsi que l'indice de Shannon-Weaver (H' , fonction *diversity*, package *vegan* ; Oksanen *et al.*, 2018) des parcelles, qui permet de prendre

en compte l'équitabilité des espèces dans la communauté, d'après la formule (Ortiz-Burgos S., 2016) :

$$H' = - \sum_{i=1}^{in} (p_i \times \ln p_i)$$

p_i = contribution relative de l'espèce i

n = nombre d'espèces

Nous avons réalisé des régressions ainsi que des tests ANOVA pour tester les variables le long de la chronoséquence et, lorsque nous avons identifié des différences entre les moyennes, nous avons réalisé également des tests post hoc de type "Tukey" (fonction *TukeyHSD*, package *stats*), afin de déterminer quelles moyennes diffèrent.

Deuxièmement, nous avons quantifié la diversité bêta à l'aide de l'indice de similarité de Jaccard (J) entre chaque paire de zones (fonction *betadiver(method = "j")*, package *vegan*; Oksanen *et al.*, 2018), à partir de la matrice de présence/absence d'espèces (Jaccard, 1901). L'indice permet d'interpréter de manière très intuitive la similarité entre deux communautés dans le but de comparer les communautés végétales définies par leur âge de déglaciation, puisqu'il s'agit d'un pourcentage d'espèces partagées entre les deux ensembles sur le nombre total d'espèces. La formule utilisée pour calculer l'indice est :

$$J(A,B) = \frac{c}{(a + b + c)}$$

a = nombre d'espèces présentes uniquement dans A

b = nombre d'espèces présentes uniquement dans B

c = nombre d'espèces présentes dans les zones A et B

L'indice varie de 0 (aucune espèce présente en commun dans les deux zones) à 1 (les deux zones ont la même composition floristique).

2.2.3.1.2 Classification K-means des parcelles de végétation

Les parcelles ont été classées en fonction de leur composition taxonomique (méthode *K-means*, fonction *kmeans*, package *stats*, 1000 *random seed*) afin de définir quelles sont les communautés végétales colonisant la chronoséquence et ainsi pouvoir les décrire. Le *K-means* permet d'identifier des groupes d'objets, dans ce cas des parcelles, où la distance entre les points, dans ce cas les espèces, à l'intérieur de chacune est minimale. Le critère de choix du nombre optimal de groupes est défini comme le point d'inflexion de la courbe entre le *Total Within Sum of Squares* (fonction *fviz_nbclust*, package *factoextra*; Kassambara & Mundt, 2017) qui indique le nombre de groupes minimisant le *Within-Cluster Sum of Squares* et maximisant le *Between-Cluster Sum of Squares*. Après, nous avons déterminé la liste d'espèces caractéristiques, qui permettent de différencier les ensembles, à l'aide de l'*indicator value* (fonction *multipatt*, package *indcspecies* (De Cáceres & Jansen, 2016)) qui prend en compte à la fois l'abondance et la fréquence d'occurrence relative des espèces (Dufrene & Legendre, 1997) afin de décrire les groupes de végétation. La significativité statistique de l'indice a été évaluée en utilisant une procédure aléatoire, réalisée par la fonction. Les indices de diversité alpha et bêta des groupes ont été calculés comme indiqué précédemment.

2.2.3.1.3 Modèles explicatifs

En vue d'identifier des corrélations entre les variables environnementales, nous avons calculé un coefficient de corrélation de Pearson (fonction *corrplot*, package *corrplot* ; Wei, 2017) entre les variables suivantes, après leur standardisation : l'altitude, l'inclinaison de pente, l'humidité, l'exposition, le pourcentage de dalles, le pourcentage de croûte biologique et l'âge de déglaciation. Étant donné que l'âge de déglaciation augmente de manière exponentielle au long de la chronoséquence, il a été transformé à l'aide de la fonction logarithmique.

Enfin, nous avons réalisé quatre *best subsets* de régressions linéaires (fonction *glm*) comparant tous les modèles possibles à l'aide d'un ensemble précis de prédicteurs ou variables. Le critère de choix du meilleur modèle a été le critère d'information d'Akaike (AIC : Akaike, 1974 ; fonction *stepAIC*, du package *MASS* ; Ripley *et al.*, 2019), qui prend en compte l'ajustement du modèle mais aussi sa complexité (Johnson & Omland, 2004), et dont la valeur minimale indique qu'il s'agit du meilleur modèle du set. Afin d'estimer l'effet des conditions environnementales et de la chronoséquence post-glaciaire sur la diversité et la différenciation des communautés végétales, nous avons choisi les variables à expliquer suivantes : la richesse spécifique (1), l'indice de Shannon (2), l'appartenance aux zones définies par le temps écoulé depuis le retrait glaciaire (3) et l'appartenance aux groupes créés par l'analyse K-means (4). La valeur de R², qui indique l'ajustement du modèle, et la p-value (on utilise alpha à 0,05) ont été calculées.

2.2.3.2 Caractérisation fonctionnelle

2.2.3.2.1 Diversité fonctionnelle

Les indices suivants (fonction *dbFD*, package *FD*; Laliberté *et al.*, 2017) mesurent chaque facette de la diversité fonctionnelle pour une communauté avec des espèces réparties dans un espace fonctionnel multidimensionnel :

-Richesse fonctionnelle (FRic) : cet indice représente la quantité d'espace fonctionnel occupé par la communauté. L'indice estime le volume rempli dans l'espace dimensionnel n par la communauté d'intérêts, n étant le nombre de traits considérés (Mason & De Bello, 2013; Villéger *et al.*, 2008).

-Equitabilité fonctionnelle (FEve) : il s'agit de l'équirépartition des traits dans l'espace de traits fonctionnels (Mason & De Bello, 2013; Villéger *et al.*, 2008). La FEve peut varier entre ≈ 0 , pour des communautés avec des abondances peu uniformes, et 1, pour des communautés totalement équivalentes (Tirado, 2018).

-Divergence fonctionnelle (FDiv) : cet indice permet de calculer la manière selon laquelle est répartie l'abondance dans l'espace de traits fonctionnels (Mason & De Bello, 2013; Villéger *et al.*, 2008). Autrement dit, il s'agit de la similitude fonctionnelle entre les espèces dominantes d'une communauté (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

-Dispersion fonctionnelle (FDis) : il s'agit de la moyenne de la distance individuelle des espèces au centroïde de toutes les espèces de la communauté prenant en compte tous les traits (Laliberté & Legendre, 2010; Petchey & Gaston, 2006).

Ces indices prennent en compte la moyenne des traits pondérée par l'abondance relative de chaque taxon selon la formule *Community-Weighted Mean* (CWM) (Lavorel *et al.*, 2008):

$$CWM_{trait_i} = \sum_{i=1}^n p_i \times trait_i$$

p_i = contribution relative de l'espèce i

$trait_i$ = la valeur moyenne du trait pour l'espèce i

n = nombre d'espèces

Les traits qualitatifs ont été précédemment transformés en valeurs binaires et le pourcentage de chacune des valeurs a été calculé comme la somme des abondances des espèces ayant cette valeur.

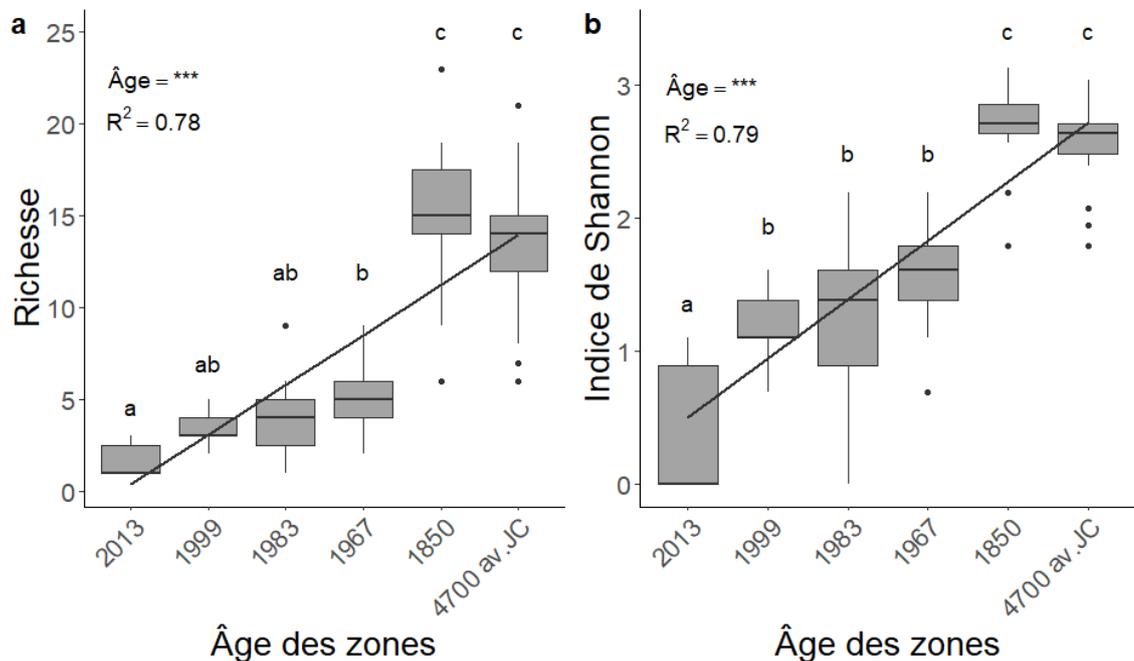
2.2.3.2.1 Traits fonctionnelles

Afin d'évaluer quels traits sont favorisés et quels traits sont en déclin au long de la chronoséquence, on implémente des régressions linéaires (fonction *lm*) en reliant le logarithme temps écoulé depuis le retrait glaciaire aux valeurs moyennes des traits fonctionnels aux zones, comme ils ont été calculés précédemment. La valeur de R² et de p-value sont indiquées.

3. Résultats

3.1 Caractérisation taxonomique

3.1.1 Diversité taxonomique alpha et bêta



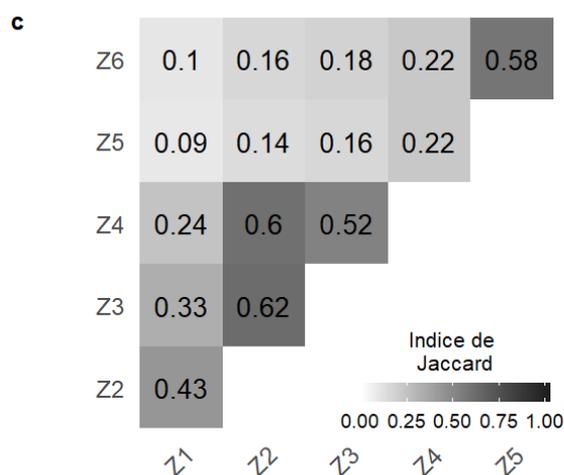


Figure 8. Analyse ANOVA et post hoc (type Tukey) pour les indices de diversité alpha des zones versus le logarithme de l'âge des zones : l'indice de Shannon (a) et la richesse spécifique (b). L'indice de similarité de Jaccard(c), qui quantifie la diversité bêta.

Concernant la diversité alpha, l'analyse de la richesse spécifique et de l'indice de Shannon (Figure 8, a et b) le long de la chronoséquence met en évidence la forte augmentation de diversité taxonomique en fonction de l'âge depuis le retrait glaciaire ($R^2 = 0,78$). Aux zones proches au glacier, les zones 2 et 3, similaires entre eux, ne diffèrent pas de la zone 1 en termes de richesse, tandis qu'elles ont des indices de Shannon plus élevés. La zone 5, déglacée aux années 1850 et la zone 6, déglacée vers 4700 av. J.C., ont des valeurs égales de diversité alpha. Concernant la diversité bêta aux alentours du glacier, l'indice de similarité de Jaccard a des valeurs élevées aux zones 2, 3 et 4 (environ 0,6), tandis qu'ont des valeurs graduellement moins élevées avec la zone 1 (les valeurs varient de 0,43 jusqu'à 0,24). Au niveau de la moraine du petit âge glaciaire, les zones 5 et 6 sont très similaires (0,58).

3.1.2 Classification *K-means* des parcelles de végétation

Le point d'inflexion du *Total Within Sum of Squares* (Figure 10a) permet d'établir le nombre de groupes optimal créés par *K-means* comme quatre :

-Le groupe 1 est constitué par la communauté végétale pionnière, et se trouve majoritairement aux zones libérées par le glacier depuis l'accélération du réchauffement climatique. Ce groupe n'a pas de espèces caractéristiques par rapport aux autres (Tableau 5), et est caractérisée par une faible diversité alpha (richesse (rich) moyenne des parcelles = 2,35 ; indice de Shannon (sha) moyen des parcelles=0,72) et dominant sols libérés depuis moins de 12 années (Figure 10b). Semble intéressant ajouter que l'espèces exotique envahissante, *Rumex acetosella* L. a été trouvé à une parcelle de ce groupe.

-Le groupe 2, la communauté végétale secondaire, qui possède une diversité alpha (rich=5,30 ; sha=1,63) plus élevée par rapport à celle de la communauté pionnière (rich : p-value=*** ; sha : p-value=***). Ce groupe de végétation ne se trouve qu'aux zones libérées dès l'accélération du réchauffement climatique : il est capable de coloniser les sols après 12-28 années et remplace graduellement la communauté pionnière aux sols plus âgés (44-60 années). Uniquement trois espèces sont caractéristiques de ce groupe.

-Le groupe 3 inclut la plupart des parcelles de super-páramo perturbé vers 1850 (rich=15,76 ; sha=2,73) qui se situe en amont de la moraine. Neuf espèces sont caractéristiques de ce groupe, destanquen *Lachemilla nivalis* (Kunth) Rothm. et *Baccharis rupicola* Kunth.

-Le groupe 4 inclut la plupart des parcelles de super-páramo non-perturbé depuis vers 6700 années (rich= 13,56 ; sha=2,56), aval de la moraine. Ce groupe a le nombre le plus élevé d'espèces caractéristiques, dont les plus remarquables sont *Calamagrostis effusa* (Kunt) Steud, *Plantago rigida* Kunth et *Senecio isabelis* S. Diaz.

Il semble intéressant de noter qu'il y a des parcelles du groupe pionnière dans le groupe du páramo perturbé au niveau de la moraine, ainsi que la présence de parcelles du groupe du páramo non-perturbé dans la zone du páramo perturbé et vice-versa (Figure 9b). Concernant l'indice de Jaccard entre groupes, il prend des valeurs élevées entre les groupes pionnier et deuxième (0,46) ainsi qu'entre le super-páramo perturbé et non-perturbé (0,58), tandis qu'il prend des valeur faibles (0,21-0,22) entre les groupes qui se situent aux zones récemment libérées par le glacier et celles qui se trouvent aux alentours de la moraine.

Tableau 5. Liste des espèces caractéristiques obtenue grâce à l'*indicator value* des groupes créés par *K-means* sur les données de végétation des parcelles.

Groupe 2	p-value	Groupe 4	p-value
<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	**	<i>Carex bonplandii</i> Kunth	**
<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	**	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud.	**
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	**	<i>Niphogeton dissecta</i> (Benth.) J.F.Macbr.	**
Groupe 3	p-value	<i>Azorella aretioides</i> (Spreng.) DC.	**
<i>Calamagrostis</i> cf. <i>mollis</i> Pilg.	**	<i>Senecio isabelis</i> S. Díaz	**
<i>Lupinus microphyllus</i> Desr.	**	<i>Eryngium humile</i> Cav.	**
<i>Lachemilla nivalis</i> (Kunth) Rothm.	**	<i>Plantago rigida</i> Kunth	**
<i>Baccharis rupicola</i> Kunth	**	<i>Oreomyrrhis andicola</i> (Kunth) Endl. ex Hook. f.	**
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	**	<i>Festuca procera</i> Kunth	*
<i>Oritrophium peruvianum</i> (Lam.) Cuatrec .	**	<i>Calamagrostis recta</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	*
<i>Lucilia kunthiana</i> (DC.) Zardini	**	<i>Ranunculus praemorsus</i> Kunth ex DC.	*
<i>Calamagrostis recta</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	*		
<i>Festuca glumosa</i> Hack. Ex E.B. Alexeev	*		

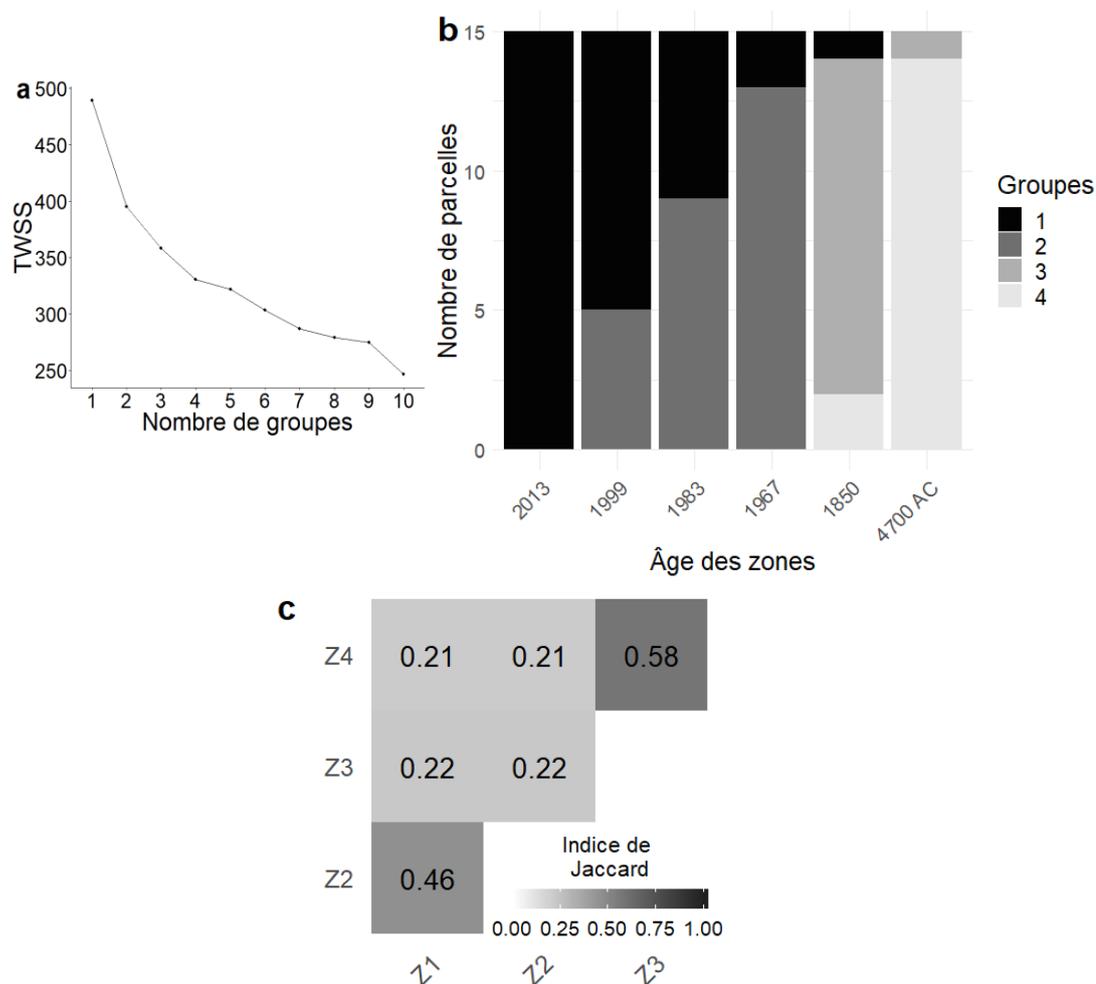


Figure 9. a : Représentation du Total Within Sum of Squares versus le nombre de groupes, qui permet choisir le nombre de groupes optimal. b : Répartition des groupes de végétation créés par *K-means* parmi les zones définies pour le temps écoulé depuis le retrait glaciaire. c : L'indice de similarité de Jaccard entre groupes de végétation créés par *K-means*.

3.1.3 Modèles explicatifs

Le coefficient de corrélation de Pearson (Figure 10) montre que la variable “âge depuis déglaciation” est corrélée avec les autres variables de façon significative : de manière négative avec l’altitude, la pente, le pourcentage de dalles et le pH, mais de manière positive avec le pourcentage de matière organique et d’humidité. En outre, les variables sont significativement corrélées aussi avec l’altitude.

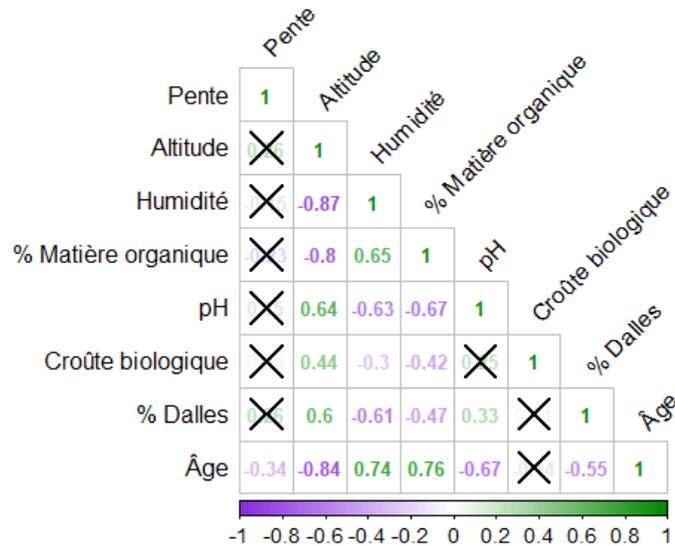


Figure 10. Coefficient de corrélation de Pearson entre les variables environnementales. Une croix indique les coefficients non significatifs. La variable “âge depuis la déglaciation” a été transformée à l’aide de la fonction logarithmique.

Étant donné que pour l’optimisation du calcul des modèles de régression il est nécessaire d’éliminer les variables qui ont la même valeur informative en utilisant comme seuil une valeur absolue de 0,75, les variables “altitude” et “âge depuis la déglaciation” ne sont pas incluses dans les modèles.

Tableau 6. Résultats des modèles explicatifs réalisés utilisant les variables environnementales, uniquement les coefficients avec des p-values supérieures à 0,05 sont indiqués.

Variable expliqué	Ordonnée à l'origine	% Croûte biologique					
		Pente	Humidité	Matière organique	pH	% Dalles	
Richesse	7,25	-	3,71	0,86	-	-	-0,62
Indice de Shannon	3,12	-0,06	0,55	0,24		0,09	-
Zone	0,22	-0,22	0,99	0,42	0,4	0,32	-
Groupes <i>K-means</i>	2,22	-	1	-	-	-	-

D’un côté, les modèles qui expliquent la richesse et l’indice de Shannon montrent la relation significativement positive de l’humidité, le pourcentage de matière organique sur la diversité alpha. De la même manière que les sols se développent, les variables varient au long de la chronoséquence. Par ailleurs, le modèle qui explique la zone met en évidence le changement de presque toutes les variables mesurées le long de la chronoséquence : la pente et le pH diminuent, tandis que le pourcentage d’humidité, la matière organique et la croûte biologique augmentent. Cependant, le modèle qui explique les groupes *K-means* indique que l’appartenance aux groupes définies par *K-means* s’explique uniquement par la variation de l’humidité, à la fois corrélée avec l’âge et l’altitude.

3.2 Diversité fonctionnelle

3.2.1 Indices de diversité fonctionnelle

L'indice FRic (Figure 11a) augmente significativement le long de la chronoséquence, indiquant qu'aux zones plus libérées par le glacier depuis les années 1850 la quantité d'espace fonctionnel occupé par la communauté est plus réduite que à la zone 6. Les valeurs de l'indice FEve (Figure 11b) aux zones 1, 2, 3 et 4 augmentent graduellement et dépassent les valeurs aux zones 5 et 6.

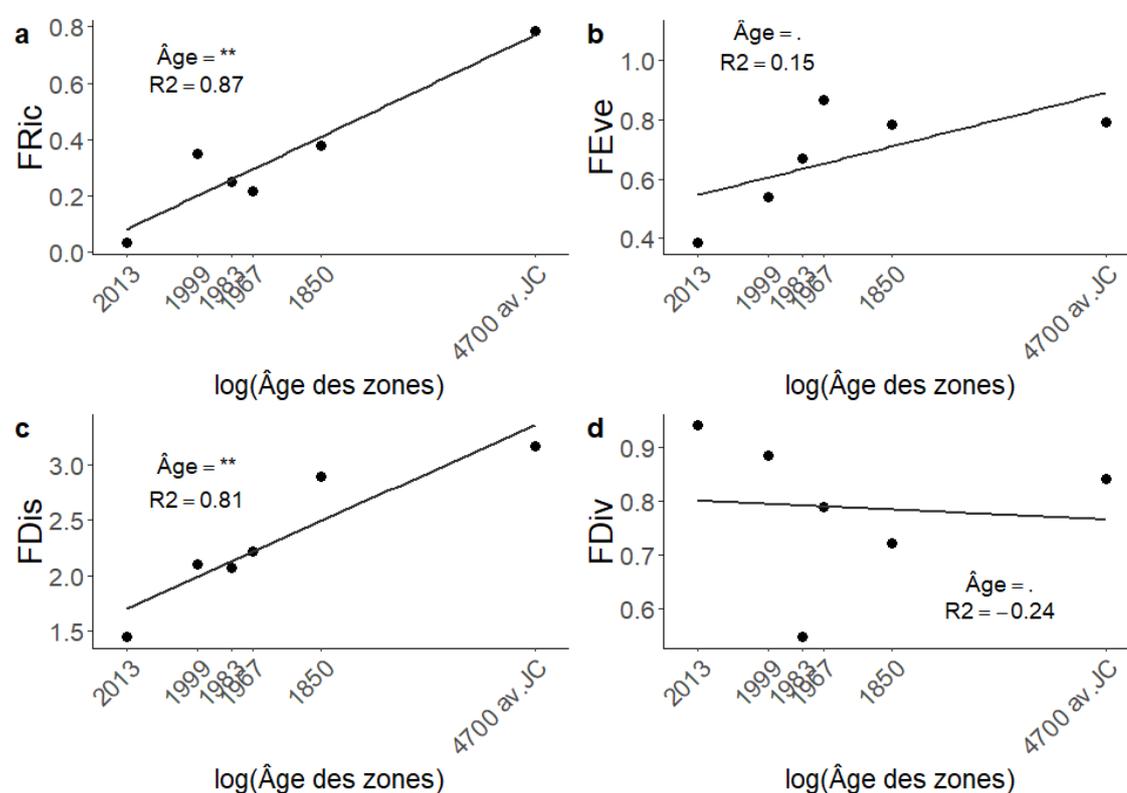


Figure 11. Représentation graphique des valeurs des indices FRic(a), FEve(b), FDis(c), FDiv(d) aux zones, représentées comme le logarithme des années écoulées depuis le retrait glaciaire considérées pour l'étude. Les valeurs de R² et les p-value des régressions sont indiquées.

L'augmentation significative de l'indice FDis (Figure 11c) au long de la chronoséquence met en évidence une augmentation de la moyenne de la distance individuelle des espèces au centroïde la communauté tandis que pour l'indice FDiv (Figure 11d) nous observons des valeurs descendentes aux zones libérées par le glacier depuis les années 1850.

3.2.2 Valeurs de traits fonctionnels

Concernant les traits fonctionnels des espèces au glacier de Conejeras, nous n'observons pas de tendances des traits quantitatifs des feuilles (Lth, LMDC et SLA) significatives au long de la chronoséquence (Tableau 7).

Tableau 7. Valeur moyennes pondérées par l'abondance relative de chaque taxon, des traits épaisseur, contenu en matière sèche et surface foliaire spécifique. Si significative, la valeur du p-value de la régression avec le log(âge) est indiquée.

Âge	Épaisseur	LMDC	SLA
-----	-----------	------	-----

2013	0,42	17,24	0,35
1999	0,50	25,40	0,75
1983	0,52	24,92	0,53
1967	0,72	15,85	0,52
1850	0,56	20,84	0,57
4 700 av. J.C.	0,74	14,49	0,65

Pour les structures de protection des feuilles (Tableau 8), on observe uniquement des tendances significatives d'augmentation des structures de protection contre l'environnement pour le type court et pour la densité faible. Par contre, il y a une diminution de la densité des structures de défense.

Tableau 8. Pourcentages pondérés par l'abondance relative de chaque taxon, des traits DDef, TEnvi et DEnvi. Si significative, la valeur du p-value de la régression avec le $\log(\hat{\text{age}})$ est indiquée.

Âge	DDef			TEnvi			DEnvi		
	Absents	Densité faible *	Densité élevée	Absents	Courts *	Longs	Absents	Densité faible *	Densité élevée
2013	87,54	12,45	0	0	87,54	12,45	0	87,54	12,45
1999	100	0	0	0	63,03	36,98	0	63,03	36,98
1983	100	0	0	10,92	40,48	48,59	10,91	75,00	14,08
1967	100	0	0	0	47,31	52,68	0	70,36	29,63
1850	78,75	21,24	0	59,92	26,57	14,37	59,92	25,70	14,37
4 700 av. J.C.	54,92	45,07	0	58,23	16,63	25,13	58,23	23,70	18,07

Par rapport aux syndromes de dispersion (Tableau 9), aux zones libérées par le glacier depuis les années 1960, l'anémochorie domine en détriment de l'autochorie et la zoochorie.

Tableau 9. Pourcentages pondérés par l'abondance relative de chaque taxon, du trait "syndrome de dispersion". Si significative, la valeur du p-value de la régression avec le $\log(\hat{\text{age}})$ est indiquée.

Âge	Syndrome de dispersion		
	Anémochorie *	Autochorie *	Zoochorie
2013	100	0	0
1999	100	0	0
1983	100	0	0
1967	100	0	0
1850	70,4	8,34	21,24
4 700 av. J.C.	87,35	0	12,38

Concernant les formes de croissance (Tableau 10), aux zones très récemment libérées par le glacier, il n'y a que des herbes et des herbes érigés. Les rosette caulinaire, arbuste érigé, et

plante en coussin colonisent ces zones graduellement. Néanmoins, ni des rosettes caulinaires ou basales, arbustes prostrés ni les touffes d'herbes n'ont été trouvés dans ces zones.

Tableau 10. Pourcentages pondérés par l'abondance relative de chaque taxon, du trait "forme de croissance". Si significative, la valeur du p-value de la régression avec le log(âge) est indiquée.

Âge	Forme de croissance								
	Rosette caulinaire *	Rosette basale	Arbuste érigé *	Arbuste prostré	Plante en coussin *	Herbe érigé	Rosette acaulescent	Herbe *	Touffe d'herbes *
2013	0	0	0	0	0	15,88	0	84,12	0
1999	0	0	0	0	0	18,11	16,62	65,26	0
1983	0	0	0	0	0	14,08	0	85,91	0
1967	0	0	6,85	0	7,41	37,58	0	48,15	0
1850	0	4,28	16,21	26,90	2,02	22,08	11,91	16,58	0
4 700 av. J.C.	6,77	0	19,54	0	11,79	11,78	1,93	7,83	35,31

4. Discussion

4.1 Chronoséquence post-glaciaire

Mes résultats ont permis d'observer qu'il existe une variabilité structurée dans l'environnement abiotique le long de la chronoséquence. D'après le modèle explicatif des zones, les variables environnementales (comme l'humidité, la matière organique ou le pH) varient le long de la chronoséquence, indiquant le développement faible des sols récemment libérés par le glacier et justifiant l'existence d'un gradient de stress. Néanmoins, le rôle de l'altitude est négligeable puisqu'il existe aussi une forte corrélation entre l'altitude et les années écoulées depuis le retrait glaciaire dans les zones. Ce fait remet en question l'origine du gradient : jusqu'à quel point est-il causé par les perturbations infligées par le glacier ou par les changements des variables environnementales liées à l'altitude ? Au glacier de Conejeras, le fait que nous avons différencié deux communautés végétales dans les zones 1 à 4 (qui se trouvent toutes à 4680 m) et deux dans les zones 5 et 6 (qui se trouvent à 4330 m) met en évidence l'effet des contraintes infligées par l'avancement et le retrait du glacier tel qu'il a été également démontré par Zimmer *et al.* (2018) à d'autres chronoséquences en Bolivie et au Pérou. Ma première hypothèse (H1) concernant l'existence d'un gradient de stress causé par le retrait glaciaire pour le glacier du Conejeras est vérifiée.

4.2 Caractérisation taxonomique

Dans les zones libérées depuis l'accélération du réchauffement climatique, nous avons pu identifier la colonisation précoce (avant les 12 premières années) par une communauté pionnière très pauvre en espèces, ainsi que sa substitution et l'implantation graduelle d'une deuxième communauté végétale. Ces deux communautés partagent un cortège d'espèces (comme *Agrostis araucana* Phil., *Senecio canescens* (Humb. & Bonpl.) Cuatrec ou *Senecio formosus* Kunth.) qui compose principalement la communauté pionnière et qui est complétement postérieurement par d'autres espèces (p.ex. *Cerastium floccosum* Benth. et *Erigeron chionophilus* Wedd.) composant la deuxième communauté et faisant d'elle une communauté plus riche. La manque d'espèces caractéristiques dans la communauté pionnière met en évidence qu'elle est composée par des espèces communes aux autres communautés.

Au niveau de la moraine du petit âge glaciaire, la communauté qui occupe les sols perturbés par le glacier, vers les années 1850 en amont de la moraine, diffère de la communauté du super-páramo qui l'entoure, même si elles partagent un pourcentage important de leur cortège d'espèces. C'est contraire à ce qu'il a été trouvé dans les Alps par Caccianiga & Andreis (2004). En tout cas, les deux communautés mettent en évidence la diversité faible des zones récemment libérées par rapport à la diversité du páramo dans la zone. Il est intéressant que les communautés implantées dans les zones libérées depuis l'accélération du réchauffement climatique partagent le même partie de leur composition végétale avec la communauté du páramo perturbé qu'avec le páramo non-perturbé.

L'augmentation de la diversité taxonomique alpha des zones, définies par leur âge de déglaciation, et son lien avec les variables environnementales au long de la chronoséquence démontrent l'existence des tendances de succession végétale (H2). Nous pouvons conclure que la composition végétale est hétérogène au long de la chronoséquence (d'après nos modèles

uniquement reliés avec la variation d'humidité), comme il a été trouvé par Garibotti *et al.* (2011) au nord de la Patagonie, et qui est ralentie aux zones libérées dès l'accélération du réchauffement glaciaire.

4.3 Caractérisation fonctionnelle

Concernant la diversité fonctionnelle, les tendances des indices FRic et FDis indiquent qu'aux zones récemment libérées par le glacier la richesse fonctionnelle ainsi que la distance moyenne d'espace fonctionnel occupé sont fortement réduites par rapport au super-páramo lui-même ; mais également par rapport au super-páramo non-perturbé. Ainsi, ma troisième hypothèse (H3) concernant l'existence d'une forte perte de diversité fonctionnel est validée. L'arrivée de nouvelles espèces dans les zones récemment libérées par le glacier peut être expliquée par la descente de la similitude fonctionnelle entre les espèces dominantes, indiquée par l'indice FDiv, ainsi que l'augmentation de l'équirépartition des traits reliés à ces espèces dans ces zones-là.

À propos de la variation des traits fonctionnels quantitatifs (tels que l'épaisseur, la surface foliaire spécifique ou le contenu en matière sèche) ne répondent pas de manière claire au filtre imposé par le glacier comme Zimmer *et al.* (2018) ont trouvé. En outre, dans les sols libérés depuis les années 60 prévalent les espèces anémochores (Breen & Lévesque, 2007 ; Breen & Lévesque, 2008) qui possèdent plus de structures de protection contre l'environnement et moins pour la défense. Nous observons aussi que certaines formes de croissance n'ont pas été capables de coloniser les sols modifiés par le glacier jusqu'au présent (même s'ils ont été modifiés il y a 169 années vers les années 1850). C'est le cas des rosettes caulinaires et des touffes d'herbes qui sont deux formes de croissance propres au páramo, représentées respectivement par *Espeletia hartwegiana* Cuatrec. et *Calamagrostis effusa* (Kunth) Steud.. Dans les zones près du glacier les herbes et les herbes érigées sont dominantes. Elles sont considérées comme moins complexes par rapport à d'autres, comme les rosettes caulinaires et les touffes d'herbes. Nous avons aussi observé que d'autres formes de croissance complexes, sont capables de coloniser graduellement les sols malgré leur faible développement. Matthews & Vater (2015) ont fait la même trouvaille en Norvège, contrairement à Garibotti *et al.* (2011). Les données indiquent une réponse adaptative des traits fonctionnels au gradient imposée par la perturbation créée par le glacier, comme il a été démontré par Cuesta *et al.* (2019) en Equateur et au Pérou. Cela valide ma quatrième hypothèse (H4) et met en exergue la relation positive entre la diversité fonctionnelle et la maturité des communautés.

4.4 Communautés non-analogues

En faisant le lien entre les résultats obtenus pour la diversité taxonomique et pour la diversité fonctionnelle, nous pouvons considérer que les communautés installées sur les surfaces libérées récemment sont un sous-ensemble du pool d'espèces présents au super-páramo, causé par la réponse individuelle au gradient de perturbation à ces surfaces-là créé par le glacier. Le résultat est l'implantation de communautés non-analogues taxonomiquement et fonctionnellement, constituées par des espèces présentes dans la communauté source (dans ce cas le super-páramo non-perturbé). Le décalage entre la vitesse de libération des sols et la capacité de colonisation des espèces composant le páramo prend une grande importance dans le scénario actuel où le

retrait continu des glaciers, combiné au réchauffement climatique accéléré, force la migration ascendante des espèces et modifie la composition des communautés végétales des Andes, comme indiqué par Cuesta et al. (2019).

4.5 Protocole

Concernant le protocole créé, sa mise en place et le traitement des données postérieures a mis en évidence certaines limitations. Premièrement, la différence d'altitude entre les zones a été sous-évaluée, fait qui pourrait mettre en question le concept de chronoséquence d'après la définition donnée par Zimmer *et al.* (2014). Dans ce sens, une zone située près de la zone libérée par le glacier avant 1959 aurait pu être utilisée comme zone contrôle. En deuxième lieu, au moment de relier les données taxonomiques aux données fonctionnelles (et vice versa), il aurait été nécessaire d'avoir des données pour les deux au niveau des parcelles. En troisième lieu, la mesure d'autres variables comme la température ou la quantité d'azote du sol peuvent aider à mieux caractériser les conditions environnementales de la chronoséquence. En dernier lieu, dans l'idéal, il aurait été mieux d'avoir des données pour d'autres glaciers colombiens avec d'autres substrats et reliefs afin de trouver des tendances communes ou divergentes à l'échelle de la Colombie. Mais à cause de contraintes de temps, il a été nécessaire de ne choisir qu'un unique lieu d'étude parmi les glaciers colombiens. Le glacier de Conejeras a été choisi car en plus du taux de réduction qui est le plus grand par rapport aux autres glaciers colombiens, c'est également un glacier avec des enjeux sociaux et dont l'accès est plus simple.

5. Conclusion

L'étude des surfaces libérées par le glacier de Conejeras a démontré l'existence d'un processus de succession primaire végétale où, depuis l'accélération du réchauffement climatique, pour l'instant n'interviennent que deux communautés pauvres en diversité taxonomique et fonctionnelle. Le gradient de stress et la perturbation imposée par le retrait glaciaire constitue un filtre écologique que seulement certaines espèces, grâce à leurs traits fonctionnels, comme l'anémochorie, la présence de poils ou certaines formes de croissance peu complexes, sont capables de supporter ; tandis que certaines espèces emblématiques du *frailejónal* et *pajónal* n'arrivent pas à s'établir aux sols perturbés par le glacier. La réponse individuelle au gradient de perturbation provoque l'implantation de communautés non-analogues taxonomiquement et fonctionnellement. Ainsi, le lien étroit entre le filtre écologique imposée aux écosystèmes, leur richesse taxonomique et leur complexité fonctionnelle est mis en exergue. Dans ce sens, nous identifions un clair décalage entre la vitesse de libération de surfaces, le développement des sols et la capacité de colonisation du páramo, fait qui prend une importance énorme dans le scénario de réchauffement climatique accéléré.

Cette étude, en tant que première étude exploratoire au territoire colombien, pose les premières hypothèses et résultats. Néanmoins, par la suite, il est nécessaire la réalisation d'autres études au pays afin de clarifier les contraintes et mécanismes de colonisation de ces nouvelles surfaces par le páramo, région qui abrite une énorme biodiversité et dont surface d'occupation est en train de se réduire à cause des impacts anthropique et l'incursion d'écosystèmes plus thermophiles.

6. Annexes

6.1 Photographies aériennes du Nevado de Santa Isabel

Les photos aériennes qu'ont permis la création des limites du glacier ont été obtenues à l'Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Il a été nécessaire la consultation de la base de données des photos aériennes aux alentours du glacier de Santa Isabel au Parque Nacional Natural de los Nevados, où se situe la zone d'étude. Ces photos (Figures supplémentaires 1-4) ont été prises à différents campagnes de photographie du territoire colombien réalisées par le gouvernement américain depuis les années 50 jusqu'aux années 90. Les spécifications de chaque photo figurent au pied de photo. La figure 6 montre les limites résultantes obtenues pour le conjoint du glacier. Grâce à ces images les limites du glacier à différents années ont été créés, comme couches *shape* sur le logiciel *QGIS* (Figure supplémentaire 5).



Figure supplémentaire 1. Photographie aérienne du Nevado de Santa Isabel à l'année 1959. Escale : 1 :30.000. Le reste de l'information n'est pas disponible.

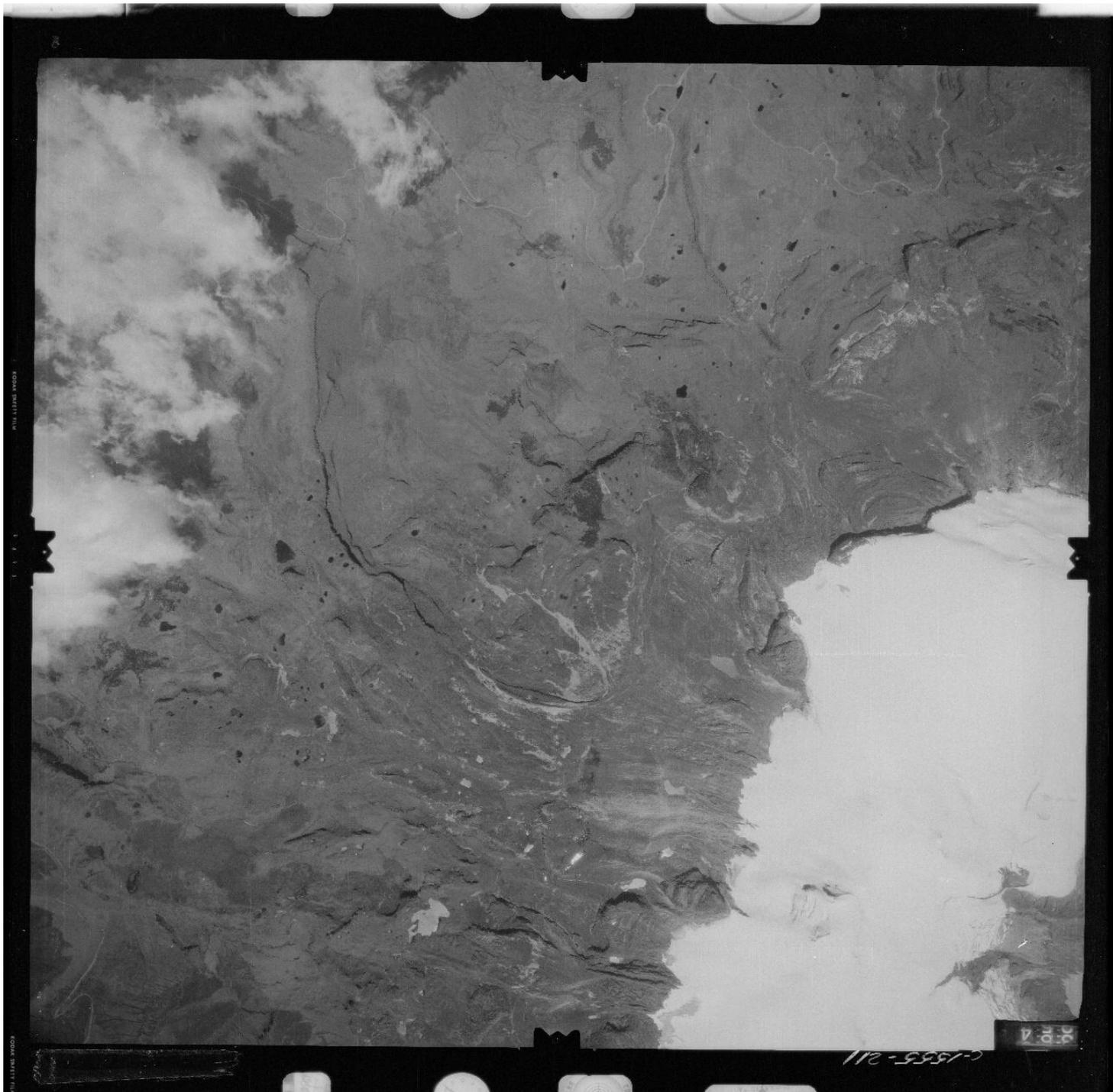


Figure supplémentaire 2. Photographie aérienne du Nevado de Santa Isabel à l'année 1975. Escale : 1 :28.000. Camera : Zeiss RMK 15/23. Code de vol : IGAC C-1555-211.



Figure supplémentaire 3. Photographie aérienne du Nevado de Santa Isabel à l'année 1991. Escale : 1 :30.000. Camera : Zeiss RMK 15/23. Code de vol : IGAC C-2466-7.

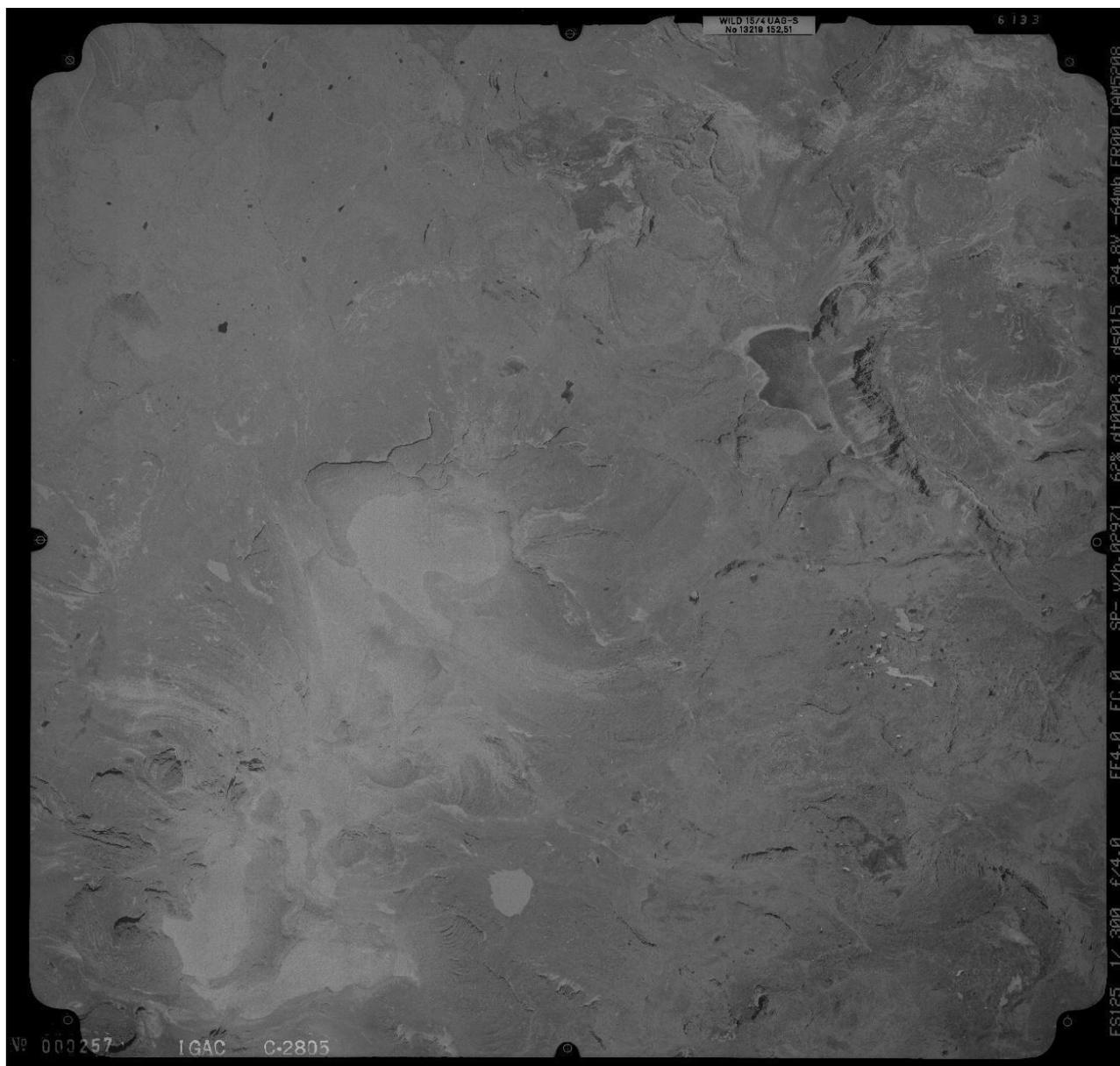


Figure supplémentaire 4. Photographie aérienne du Nevado de Santa Isabel à l'année 2007. Escale : 1 :33.000. Camera : Wild RC-30. Code de vol : IGAC C-2805-257.

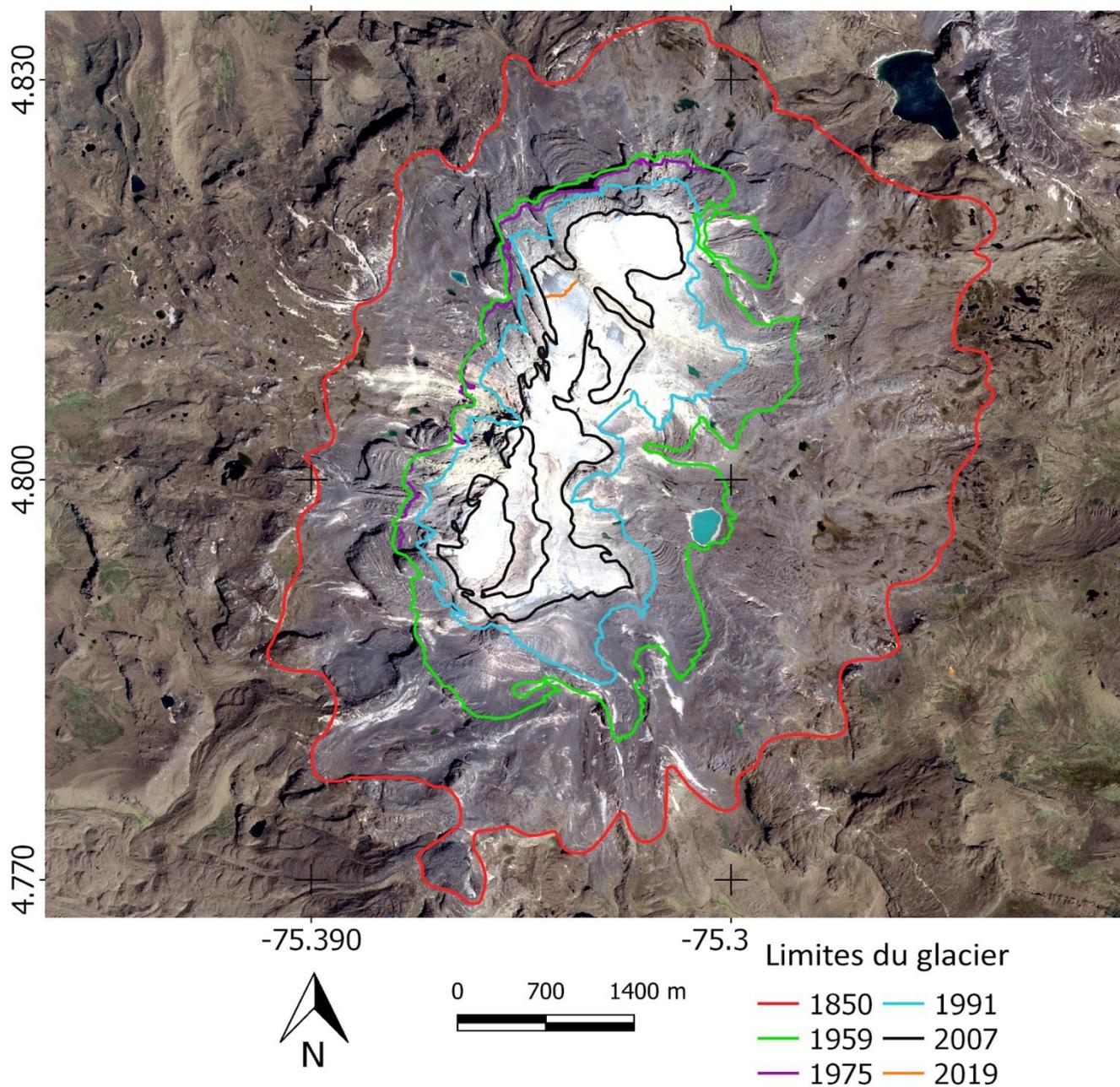


Figure supplémentaire 5. Limites du glacier Santa Isabel aux années 1850, 1959, 1975, 1991, 2007 et 2019 créées grâce aux photographies aériennes. SRC : Marga-Sirgas.

6.2 Liste d'espèces échantillonnées pour la caractérisation fonctionnelle

Tableau 1. Liste d'espèces composant 85% du recouvrement de la communauté végétale dans chaque zone.

Zone 1	% recouvrement	Zone 2	% recouvrement
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	79,36	<i>Agrostis araucana</i> Phil.	51,59
<i>Senecio culcitoides</i> Sch. Bip.	15,87	<i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & M.O. Dillon	15,71
<i>Senecio formosus</i> Kunth	4,36	<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec	6,8
		<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	4,92
		<i>Senecio formosus</i> Kunth	4,73
Zone 3	% recouvrement	Zone 4	% recouvrement
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	33,79	<i>Agrostis araucana</i> Phil.	34,03
<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	29,12	<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec	14,41
<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	10,98	<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	13,34
<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec	9,34	<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	9,07
<i>Arenaria digyna</i> Schltldl.	8,79	<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	7,2
		<i>Pentacalia andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	6,67
Zone 5	% recouvrement	Zone 6	% recouvrement
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	16,48	<i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud.	28,94
<i>Hypericum lancioides</i> Cuatrec.	9,38	<i>Hypericum lancioides</i> Cuatrec.	10,15
<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	6,78	<i>Diplostephium schultzei</i> Wedd.	6,42
<i>Baccharis caespitosa</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	6,36	<i>Espeletia hartwegiana</i> Cuatrec.	6,26
<i>Calamagrostis cf. mollis</i> Pilg.	6,07	<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	5,55
<i>Lachemilla nivalis</i> (Kunth) Rothm.	5,75	<i>Plantago rigida</i> Kunth	4,6
<i>Lupinus microphyllus</i> Desr.	5,02	<i>Carex bonplandii</i> Kunth	4,12
<i>Diplostephium schultzei</i> Wedd.	4,4	<i>Pentacalia andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	3,33
<i>Senecio rhizocephalus</i> Turcz.	3,34	<i>Festuca procera</i> Kunth	2,38
<i>Halenia campanulata</i> Cuatrec.	3,24	<i>Halenia campanulata</i> Cuatrec.	2,3
<i>Baccharis rupicola</i> Kunth	3,03	<i>Agrostis araucana</i> Phil.	1,9
<i>Luzula racemose</i> Desv.	2,82	<i>Azorella aretioides</i> (Spreng.) DC.	1,74
<i>Gentianella dasyantha</i> (Gilg) Fabris	2,82	<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	1,58
<i>Hieracium avilae</i> Kunth	2,19	<i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & M.O. Dillon	1,42
<i>Lupinus alopecurioides</i> Desv.	2,09	<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec	1,26
<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	1,99		
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	1,72		
<i>Eryngium humile</i> Cav.	1,56		

6.3 Relevés floristiques

Parcelle	1-01	1-02H	1-03H	1-04	1-05	1-06	1-07	1-08	1-09	1-10	1-11H	1-12H	1-13H	1-14	1-15
Pente	12	4	7	12	23	8	7	14	12	22	22	11	12	9	10
Altitude	4694	4681	4680	4687	4698	4707	4709	4710	4713	4700	4688	4716	4703	4681	4680
Humidité moyenne	4,38	7,36	7,20	8,18	11,80	3,33	3,47	3,15	1,70	3,15	4,22	20,17	10,72	3,90	3,00
% Matière organique	1,00	-	-	0,93	0,83	1,01	1,08	1,01	1,11	1,25	-	-	-	1,43	1,02
pH	6,26	-	-	6,36	6,28	5,67	6,22	6,42	5,84	5,61	-	-	-	5,65	6,96
Croûte biologique	3	65	15	5	0	0,1	1,5	1	20	2	1,5	35	25	30	75
% Dalles	0	0	45	10	80	40	20	55	30	95	35	40	20	90	0
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	1	3	4,5	5	1	3	1	2	-	1	2	5	1,5	1	5
<i>Senecio culcitoides</i> Sch. Bip.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-
<i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & M.O. Dillon	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-
<i>Senecio formosus</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	0,5	-	0,5	-	4	-	-	0,1	-
<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,1	-	-	-
<i>Rumex acetosella</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-

Parcelles	2-01	2-02H	2-03	2-04H	2-05	2-06H	2-07	2-08	2-09	2-10H	2-11	2-12H	2-13	2-14	2-15
Pente	16	10	15	10	28	9	13	14	7	3	4	16	12	14	5
Altitude	4674	4677	4673	4673	4675	4673	4676	4672	4669	4665	4671	4664	4675	4678	4681
Humidité moyenne	5,25	7,78	5,27	5,42	7,33	25,56	3,30	2,65	2,68	11,48	2,33	8,46	3,13	5,10	4,15
Matière organique	1,03	-	1,09	-	1,09	-	0,93	1,38	1,33	-	1,43	-	0,84	1,27	1,05
pH	6,08	-	6,35	-	5,97	-	6,92	5,62	6	-	5,41	-	5,64	5,79	5,23
Croûte biologique	70	65	40	70	35	70	65	45	60	60	45	30	45	60	40
% Dalles	45	0	55	0	35	10	35	0	20	0	55	0	25	25	35
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	8	4	6	3	15	40	12	25	15	25	6	15	6	12	5
<i>Senecio calcitoides</i> Sch.															
Bip.	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Belloua radicans</i> (Benth.) Sagást. & M.O. Dillon	-	-	3,5	-	13	22	-	5	12	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio formosus</i> Kunth	0,1	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	7	-
<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Quatrez	-	6	-	-	9	15	-	-	-	-	1,5	-	-	-	4
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	-	-	0,1	-	-	4	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	-	1,5	-	4	4	-	-	-	5	4	-	6	-	-	-
<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	-	-	-	3	-	-	-	3	-	-	1,5	-	-	6	-
<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	-	-	-	1	-	-	-	3	4	2	1,5	-	-	-	-
<i>Lachemilla</i> <i>holosericea</i> (L.M. Perry) Rothm.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Valeriana ascendens</i> Turcz.	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-
<i>Arenaria digna</i> Schtdl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	-	2,5	-	-	-
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-

	3-01	3-02	3-03H	3-04H	3-05	3-06	3-07	3-08	3-09H	3-10H	3-11	3-12	3-13H	3-14	3-15
Parcelles	9	5	22	8	13	34	1	10	2	13	18	9	17	5	2
Pente	4664	4666	4659	4661	4653	4658	4654	4653	4647	4652	4664	4669	4667	4662	4661
Altitude	12,54	11,10	14,06	21,15	15,43	8,92	9,83	4,13	24,28	6,20	10,98	10,20	17,30	14,72	8,70
Humidité moyenne	1,53	1,19	-	-	1,29	1,16	1,22	1,20	-	-	1,11	1,09	-	1,29	0,98
% Matière organique	6,69	6,25	-	-	6,12	5,86	5,7	5,35	-	-	5,62	5,42	-	5,54	5,57
pH	45	50	40	70	40	35	55	25	30	45	30	55	85	65	40
Croûte biologique	15	45	0	10	5	60	45	65	0	25	5	0	0	0	50
% Dalles															
<i>Pentacalia andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	15	4	20	4	4	5	6	1,5	40	5	6	6	10	10	11
<i>Senecio culcitoides</i> Sch. Bip.	-	-	-	-	-	-	-	-	17	-	-	-	-	-	-
<i>Bellou radicans</i> (Benth.) Sagást. & M.O.	-	-	6	-	5	-	2	-	7	-	-	-	-	-	-
Dillon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio formosus</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec.	3	-	-	6	-	-	-	-	3	-	-	8	-	-	-
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	-	2,5	5	-	4	1	-	1,5	30	4	-	7	4	4	-
<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	4	1	18	2	9	12	2	-	-	-	6	4	-	13	-
<i>Hypochaeris sessiflora</i> Kunth	-	-	1	1,5	1,5	0,5	-	-	9	-	-	-	-	3	-
<i>Arenaria diagna</i> Schtdl.	0,5	-	-	1,5	12	-	-	-	-	0,5	-	-	-	2	-
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Lucilia kunthiana</i> (DC.) Zardini	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-
<i>Aphanactis piloselloides</i> Cuatrec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-

Parcelles	4-01	4-02H	4-03	4-04	4-05H	4-06	4-07	4-08H	4-09	4-10	4-11H	4-12H	4-13	4-14	4-15H
Pente	11	5	9	23	3	19	2	1	14	12	11	20	12	22	5
Altitude	4647	4646	4656	4654	4658	4653	4652	4645	4648	4655	4650	4641	4642	4644	4659
Humidité moyenne	16,62	26,85	31,10	13,58	26,80	14,36	15,20	20,62	10,12	12,45	17,30	25,14	21,62	15,26	27,98
% Matière organique	3,57	3,60	2,67	2,99	-	1,85	1,40	-	1,21	1,43	-	-	2,43	1,85	-
pH	5,44	-	5,45	5,57	-	5,41	5,49	-	-	5,36	-	-	5,25	5,49	-
Croûte biologique	60	50	45	30	95	60	50	90	40	25	45	35	45	80	95
% Dalles	0	40	0	35	0	35	50	0	45	70	0	30	10	5	0
<i>Pentacalia andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplostegium schultzii</i> Wedd.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	12	18	30	4	15	5	12	15	4	6	12	15	10	20	3,5
<i>Bellou radicans</i> (Benth.) Sagast. & M.O.	-	-	2	-	8	-	-	1	-	-	1	6	-	-	-
Dillon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
<i>Senecio formosus</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec	-	-	9	20	10	-	-	-	-	5	-	-	15	25	-
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	4	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-
<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	7	1	9	-	-	4	1,5	4	-	4	20	8	6	-	1,5
<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	15	8	6	5	10	3	1	10	1,5	-	12	11	2	-	15
<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	1,5	-	5	10	-	-	1	10	2	-	3	1,5	3	-	3
<i>Lachemilla holosericea</i> (L.M. Perry) Rothm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-
<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arenaria digna</i> Schtdl.	-	-	-	-	15	-	-	7	-	-	1,5	7	-	-	0,1
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25
<i>Senecio niveoauratus</i> Cuatrec.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-
<i>Calamagrostis</i> cf. <i>mollis</i> Pilg.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio rhizocephalus</i> Turcz	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aphanactis piloselloides</i> Cuatrec.	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Parcelles	5-01	5-02H	5-03	5-04H	5-05	5-06	5-07H	5-08	5-09	5-10	5-11H	5-12	5-13	5-14H	5-15
Pente	19	14	17	7	7	16	7	6	15	14	3	10	7	9	8
Altitude	4343	4342	4341	4338	4337	4339	4338	4342	4344	4349	4346	4352	4357	4342	4330
Humidité moyenne	30,60	47,14	38,78	43,02	28,96	39,18	40,36	29,86	28,80	33,38	62,64	25,80	37,33	19,28	28,98
% Matière organique	19,14	-	20,43	-	4,46	7,72	-	16,44	6,94	15,90	-	22,67	5,04	-	5,47
pH	4,83	-	4,5	-	5,83	5,31	-	4,82	5,02	4,52	-	5,59	5,36	-	5,87
Croûte biologique	20	20	40	40	30	10	20	30	10	35	10	20	20	10	15
% Dalles	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pentacalia andicola</i> (Turcz.) Quatrec.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diplostegium schultzei</i> Wedd.	-	-	-	-	-	-	-	-	40	2	-	-	-	-	-
<i>Hypericum lancioides</i> Quatrec.	-	45	6	-	20	12	18	10	3	-	25	25	-	35	14
<i>Diplostegium eriophorum</i> Wedd. erigeon	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-
<i>Agrostis araucana</i> Phil.	1,5	-	-	-	1	3	10	-	-	3	7	-	-	-	-
<i>Belloua radicans</i> (Benth.) Sagást. & M.O.	-	3	-	15	3	-	20	-	-	-	7	-	-	6	1
Dillon	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Senecio formosus</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	1,5	4	-	5	-	3	2	-	-	12	7	-	-	-	-
<i>Rumex acetosella</i> L.	4	-	-	-	-	4	3	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erigeron chionophylus</i> Wedd.	-	4	-	-	-	-	2	-	-	-	6	-	-	1	-
<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	9	2	4	4	7	20	5	7	9	3	-	-	3	4	3
<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	4	1	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	8	4	-	-	1	9	2	3	5	1	-	-	2	2	1
<i>Lucilia kunthiana</i> (DC.) Zardini	-	-	-	1	5	-	1	-	3	-	-	-	-	-	1
<i>Senecio niveoaurus</i> Quatrec.	-	-	-	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Calamagrostis cf. mollis</i> Pilg.	-	1	2	5	10	30	35	2	3	1	-	-	3	2	7
<i>Cerastium arvense</i> L.	3	-	-	-	-	-	5	3	4	-	2	-	-	-	-
<i>Calamagrostis recta</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	4	-	-	-	3	5	-	-	-	-	27	-	-	10	-
<i>Halenia campanulata</i> Quatrec.	10	-	-	-	2	7	7	7	1	-	-	-	-	-	4
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	15	8	-	7	7	5	-	4	30	40	-	2	40	15	15
<i>Hieracium aviaae</i> Kunth	8	-	2	1	-	-	-	5	2	2	-	-	2	-	-
<i>Bromus lanatus</i> Kunth	0,1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bartisia pedicularoides</i> Benth.	1,5	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

	Parcelles														
	5-01	5-02H	5-03	5-04H	5-05	5-06	5-07H	5-08	5-09	5-10	5-11H	5-12	5-13	5-14H	5-15
<i>Lachenilla nivalis</i> (Kunth) Rothm.	-	1	7	2	3	5	-	-	15	5	-	20	-	5	-
<i>Baccharis caespitosa</i> (Ruiz & Pav.) Pers.	-	4	-	-	20	10	2	4	10	-	-	10	-	15	7
<i>Calamagrostis recta</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	-	8	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gentianella dasycantha</i> (Gilg) Fabris	-	4	15	1	-	2	8	6	-	-	-	-	4	7	-
<i>Orithophium limnophilum</i> (Sch. Bip.) Quatrec.	-	10	-	-	-	-	3	-	-	-	15	-	-	1	-
<i>Aa colombiana</i> Schltr.	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cotula mexicana</i> (DC.) Cabrera	-	1	-	10	-	-	1	-	-	-	2	-	-	1	-
<i>Lachenilla hispida</i> (L.M. Perry) Rothm.	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-
<i>Baccharis rupicola</i> Kunth	-	4	4	-	-	5	4	6	-	1	-	-	-	-	13
<i>Lupinus micropophyllus</i> Desr.	-	-	6	-	9	5	3	10	-	3	-	-	5	5	10
<i>Gentiana scabra</i> Kunth	-	-	1	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orithophium peruvianum</i> (Lam.) Quatrec.	-	-	4	10	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2	-
<i>Aphanactis piloscloides</i> Quatrec.	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Festuca glumosa</i> Hack. ex E.B. Alexeev	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colobanthus quitensis</i> (Kunth) Bartl.	-	-	1	2	-	-	2	-	-	-	2	-	-	-	-
<i>Werneria pygmaea</i> Gillies ex Hook. & Arn.	-	-	-	4	-	-	4	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Eryngium humile</i> Cav.	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15
<i>Senecio rhizocephalus</i> Turcz.	-	-	-	-	10	7	-	-	-	-	-	-	-	-	15
<i>Calamagrostis recta</i> (Kunth) Trin. ex Steud.	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	25	-	-	-	-
<i>Belloa cf. longifolia</i> (Quatrec. & Aristeg.) Sagást. & M.O.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Festuca procera</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lupinus cf. colombiensis</i> C.P. Sm.	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-
<i>Castilleja fissifolia</i> L.f.	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
<i>Lupinus alopecuroides</i> Desv.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-
<i>Geranium sibbaldoides</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	15	-	-	-	-	-
<i>Carex bonplandii</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Distichia muscoides</i> Nees & Meyen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-
<i>Plantago rigida</i> Kunth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-

Parcelles	6-01	6-02	6-03	6-04	6-05H	6-06	6-07H	6-08H	6-09	6-10	6-11	6-12H	6-13	6-14	6-15
Pente	6	3	4	6	18	10	12	9	6	13	7	12	6	4	9
Altitude	4324	4327	4327	4329	4323	4325	4326	4312	4320	4318	4320	4319	4324	4329	4333
Humidité moyenne	21,70	25,88	22,50	29,60	18,52	22,18	28,08	20,12	28,66	22,04	30,34	24,80	36,28	21,60	25,94
% Matière organique	22,55	6,66	18,46	38,83	-	24,36	-	-	37,36	-	32,43	-	26,80	19,79	45,12
pH	4,28	5,93	5,79	4,52	-	4,72	-	-	4,51	-	4,6	-	4,88	5,01	5,19
Croûte biologique	20	15	10	30	15	2	10	30	3	12	2	5	2	3	10
% Dalles	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pentacalia andicola</i> (Turcz.) Cuatrec.	2	-	-	-	-	-	6	6	-	-	30	15	-	-	10
<i>Diplostophium schultzei</i> Wedd.	15	7	-	-	-	2	-	1	25	-	-	1	-	2	30
<i>Hypericum lanceoides</i> Cuatrec.	3	20	5	4	8	3	35	10	-	-	2	20	8	4	30
<i>Diplostophium eriophorum</i> Wedd. erigeon	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-
<i>Espeletia hartwegiana</i> Cuatrec.	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30
<i>Ayrostis araucana</i> Phil.	20	-	-	-	5	-	-	7	-	-	5	15	-	-	4
<i>Bellaa radicans</i> (Benth.) Sagást. & M.O. Dillon	-	17	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio formosus</i> Kunth	2	-	-	-	3	4	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Senecio canescens</i> (Humb. & Bonpl.) Cuatrec.	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Xenophyllum humile</i> (Kunth) V.A. Funk	-	20	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rumex acetosella</i> L.	-	-	-	-	9	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cerastium floccosum</i> Benth.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Erigeron chionophilus</i> Wedd.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth	-	-	2	2	1	-	2	2	-	-	-	5	-	-	-
<i>Lachenilla holosericea</i> (L.M. Perry) Rothm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Valeriana adscendens</i> Turcz.	-	2	7	7	-	-	4	-	15	-	-	6	-	25	2
<i>Arenaria digna</i> Schltndl.	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	3	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	2	-	-	-
<i>Lucilia kunthiana</i> (DC.) Zardini	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Cerastium arvense</i> L.	-	-	-	-	-	3	-	6	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis recta</i> (Kunth) Trin. ex Steudl.	-	-	-	-	-	-	-	20	3	15	-	-	-	-	-
<i>Halenia campanulata</i> Cuatrec.	3	-	4	15	7	-	3	2	-	-	3	10	-	-	5
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	4	6	-	-	4
<i>Hieracium avilae</i> Kunth	3	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-

6.4 Organisme d'accueil

Le stage « Opportunités et contraintes à l'installation de nouveaux écosystèmes tropicaux alpins après retrait glaciaire dans un contexte de réchauffement climatique accéléré » réalisé du 10 mars 2019 au 17 août 2019 à Bogotá (Colombie) a été rendu possible grâce au laboratoire mixte BIO-INCA. Ce laboratoire fait le lien entre l'Universidad de los Andes, l'Institut de Recherche pour le Développement et la Pontificia Universidad Católica de Ecuador dans le but de favoriser de projets de recherche pour la conservation et l'utilisation durable des ressources naturelles dans les Andes tropicales, afin de développer des connaissances et des technologies dans ce domaine. Plus de 50 chercheurs sont engagés dans ce projet dont font partie les maîtres de ce stage : Gwendolyn Peyre, Universidad de los Andes (organisme d'accueil), et Fabien Anthelme, Institut de Recherche pour le Développement.

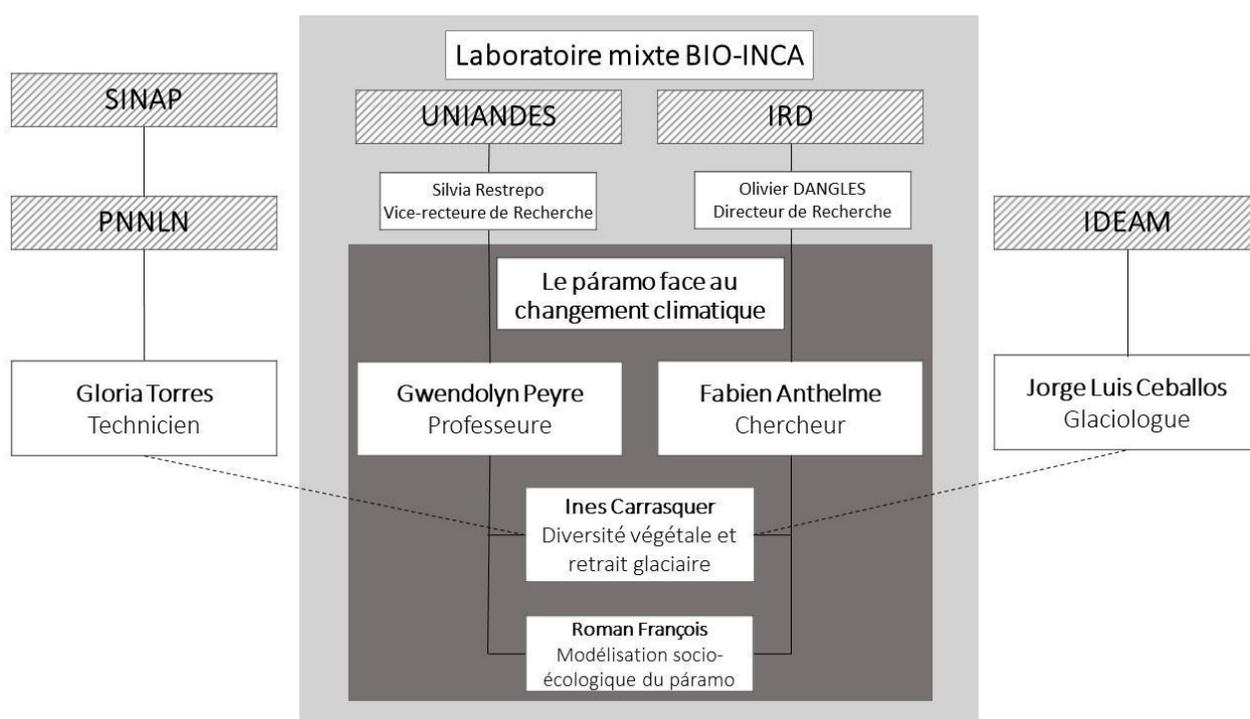


Figure supplémentaire 6. Organigramme de l'organisme d'accueil et des différents partenaires. Acronymes : Parque Nacional Natural de Los Nevados (PNNLN), Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP), Universidad de los Andes (UNIANDES), Institut de Recherche pour le Développement

D'un côté, l'Universidad de los Andes est une université privée fondée en 1948 située à la capitale colombienne, Bogotá. Pour le déroulement du stage, l'université a mis à disposition toutes les installations et moyens techniques, telles que le bureau de travail, l'herbier UNIANDES et les différents laboratoires pour le traitement des échantillons végétaux et du sol. Gwendolyn Peyre, biologiste spécialisée dans le domaine de la diversité, la conservation et les services écosystémiques du páramo, est professeure assistante dans le département de génie civil et environnemental où s'inscrit le stage.

De l'autre côté, l'Institut de Recherche pour le Développement est un établissement public français à caractère scientifique et technologique. Il s'agit d'un organisme de travail à l'échelle internationale grâce aux accords signés entre la France et certains pays en développement, comme le projet BIO-INCA. L'Institut de Recherche pour le Développement a financé la plupart du budget de stage (Tableau supplémentaire 1). Actuellement, Fabien Anthelme, biologiste spécialisé dans le domaine de l'écologie d'haute montagne tropicale, se trouve à l'Universidad de los Andes pour un période de 2 ans dans le cadre du projet BIO-INCA.

Tableau supplémentaire 1. Budget du stage : en haut, l'argent dépensé pour les sorties du terrain ; en bas, le coût du matériel.

<i>Sortie</i>	<i>Logement</i>	<i>Nourriture</i>	<i>Transport dans le Parque</i>	<i>Transport au Parque</i>
2-4 avril	41	62	430	206
3-6 mai	0	57	429	206
17-21 juin	0	38	0	69
11-16 juillet	62	62	343	56
<i>Totale = 2.059 €</i>				

<i>Etiquetes</i>	17
<i>Cinte metrique</i>	3
<i>Photo aeriennes</i>	31
<i>Cahiers, impresions et crayons</i>	14
<i>Tubes en PVC</i>	7
<i>Totale = 72 €</i>	

Les partenaires principaux de ce projet ont été et l'Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales et le Parque Nacional Natural de Los Nevados

L'Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales entité gouvernementale colombienne dépendant du Ministère de l'Environnement, du Logement et du Développement territorial. Il est chargé du maniement de l'information scientifique et technologique sur l'environnement en Colombie. Dans la structure, Jorge Luis Ceballos, ingénieur géographe, est le responsable de la surveillance des glaciers colombiens. Sa maîtrise sur l'état des glacier colombiens, sur les contraintes du terrain et son savoir-faire avec les autorités environnementales colombiennes ont fait de lui l'un des acteurs essentiels pour mener à terme ce projet, prenant le rôle de manière naturelle du troisième maître de stage.

Étant donné que le glacier de Santa Isabel fait partie du Parque Nacional Natural de Los Nevados, le projet s'est déroulé en collaboration avec le Sistema Nacional de Áreas

Protegidas. L'institution est chargée de l'administration des parcs nationaux colombiens et de veiller à la bonne mise en œuvre de la législation sous la tutelle du ministère de l'Environnement, du Logement et du Développement territorial. La licence d'échantillonnage et collecte au sein du Parque Nacional Natural de Los Nevados a été délivrée par l'office centrale tandis que le siège administratif situé à Manizales, notamment Gloria Torres, a donné support logistique en termes de sécurité et logement et a veillé à ce que les travaux déroulés dans le Parc ne dépassent pas les limites établies par la licence.

6.5 Tâches et missions réalisées

Le stage a inclus différents tâches et mission à réaliser qui peuvent être regroupées dans les suivantes catégories (pourcentage relatif dans la figure supplémentaire 7) :

- *Bibliographie* : La revue de la littérature précédente du sujet a permis avoir une bonne connaissance de l'état de l'art du sujet à niveau global et tropical afin de pouvoir identifier les différentes méthodologies et aborder la problématique.

- *Création du protocole* : Le protocole été entièrement créée par la stagiaire et les maîtres de stages, Gwendolyne Peyre et Fabien Anthelme. Au début du stage, il y avait quatre objectifs auxquels le protocole devait répondre : la caractérisation taxonomique et fonctionnel des communautés végétaux, les interactions positives de facilitation interspécifiques et l'étude de la capacité de dispersion des espèces au long de la chronoséquence. Néanmoins, puisque la zone d'étude fait partie d'un Parque Nacional Natural colombien, la demande officielle au Sistema Nacional de Áreas Protegidas d'une licence d'échantillonnage et récolte au Parque Nacional de los Nevados a été nécessaire. Étant donné que la démarche administrative a pris beaucoup plus longtemps que prévu (trois mois et demi), malgré l'aide de l'Universidad de los Andes, il a fallu adapter le protocole au temps disponible et jeter les deux derniers objectifs. Pour la création du protocole, d'autres contraintes ont été prises en compte. En premier lieu le protocole devait obtenir des données pour s'adresser aux questions principales du projet. Deuxièmement, il devait être bien adapté aux contraintes du terrain aux Parque Nacional Natural de los Nevados, telles que l'accessibilité compliqué à la région, la fatigue produit pour l'altitude ou les heures de lumière et de travail disponibles. Finalement, c'était convenient qu'il soit reproductible à d'autres glaciers en Colombie, mais aussi aux Alpes afin de construire une base de données plus large.

- *Création de la chronoséquence* : Dans un premier temps, les limites du glacier ont été fournies par l'Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). Cependant, au moment de leur validation sur le terrain, grâce aux marques réalisés par l'équipe de glaciologie depuis les années 1980, nous avons pu découvrir que les couches *shape*, sauf pour la limite des années 1850, étaient décalées et que ne pouvaient pas être utilisées en l'état. Don, j'ai consulté, acquis et géoréférencée des photographies aériennes disponibles à l'Instituto Geográfico Agustín Codazzi du Nevado de Santa Isabel, dans le but de délimiter glacier à différentes années, tel que décrit dans la méthodologie, donnant un aspect plus multidisciplinaire au stage.

- *Sorties du terrain et mise en place du protocole* : Une première sortie de terrain a été conduite afin de reconnaître le terrain et les espèces végétales avec le maître de stage, Fabien Anthelme. Ensuite, le protocole a été calibré à l'Universidad de los Andes, et il a pu être appliqué sur le terrain en 3 sorties de 3-4 jours de terrain sur place Le terrain étant situé dans un Parc National colombien à plus de 7 heures de bus de l'Universidad de los Andes, j'ai du effectuer des démarches logistiques et administratives relativement complexes, qui incluent une demande d'autorisation de travail et de collecte auprès des parcs nationaux colombiens, des réservations de

transport et d'hébergement sur place, l'achat de denrées alimentaires pour les missions, ainsi que la gestion et direction du groupe de travail lorsque j'étais leader de la sortie. J'ai eu aussi l'opportunité de prendre part à la campagne d'échantillonnage du projet "Modèles de distribution et associations d'espèces envahissantes à des conditions environnementales et des perturbations anthropiques dans le páramo", menée par Alexandre Gonzalez, étudiant à l'Universidad de los Andes. Les sorties terrain ont été réalisées en partenariat avec le département de glaciologie de l'Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales qui travaille sur le glacier de Conejeras.

- *Traitement des échantillons* : Concernant les échantillons végétaux, d'un côté les échantillons récoltés pour l'identification des espèces ont été séchés au four de l'herbier de l'Universidad de los Andes et stockés en boîtes après leur identification. De l'autre côté, les échantillons récoltés pour la caractérisation fonctionnelle des communautés ont été observés au stéréoscope, pesés, séchés au four et pesés encore une fois, tel qu'il a été décrit dans la méthodologie. Après ils ont été aussi stockés à l'herbier de l'Universidad de los Andes. Concernant les échantillons du sol, le pH et le pourcentage de matière organique des échantillons a été mesuré au laboratoire du département de génie civil et environnemental, où ils ont été stockés ultérieurement.

- *Traitement de données* : le traitement des données a été fait entièrement sur le logiciel R. D'autres analyses qui n'ont pas été incluses dans le rapport ont été faites, telle que des analyses multivariées type Analyse Factorielle des Correspondances ou Analyse des Composant Principaux ont été réalisées ou des analyses de la diversité bêta y alpha des groupes créés par *K-means*.

- *Rédaction du rapport* : J'ai réalisé la rédaction du rapport scientifique en complet, dans le but de valoriser les résultats de l'étude obtenus.

- *Assises Franco-Colombiennes* : J'ai eu l'opportunité d'assister aux Assises Franco-Colombiennes qui ont eu lieu le 12-14 juin à l'Université EAFIT (Medellin). Colifri, l'Association franco-colombienne de chercheurs, a été chargé de l'organisation de cet événement qui avait comme but principale mettre en valeur les différents projets réalisées en collaboration franco-colombienne et la création de nouvelles collaborations potentielles entre chercheurs de domaines divers comme l'économie et l'étude et conservation de la biodiversité.

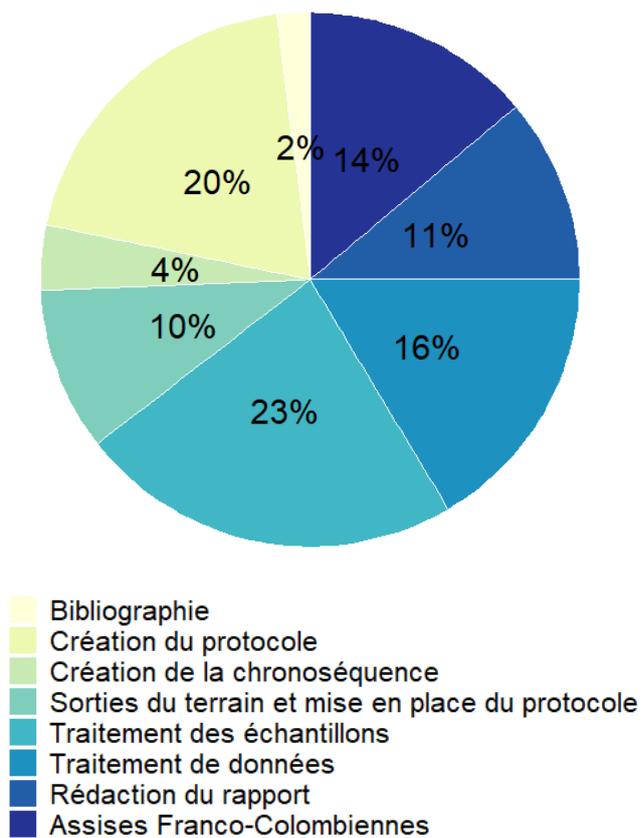


Figure supplémentaire 7. Pourcentage relatif du temps pris par chaque tâche pendant le stage.

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier vivement mes maîtres de stage, madame Gwendolyn Peyre et monsieur Fabien Anthelme, de l'Université des Andes et de l'Institut de Recherche pour le Développement respectivement, pour l'accueil, la disponibilité, la qualité de son encadrement et le partage de son expertise. Grâce aussi à sa confiance j'ai pu aboutir à la finalisation de mon étude. Merci également à Jorge Luis Ceballos et toute l'équipe de glaciologie de l'Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales pour leur expertise et savoir-faire sur le terrain.

J'adresse mes remerciements à mes professeurs, madame Monique Burrus et monsieur Laurent Pélozuelo de l'Université Toulouse III Paul Sabatier, qui m'ont beaucoup aidé dans ma recherche de stage, m'ont permis de postuler dans ce projet et m'ont donné le soutien nécessaire aux moments plus délicats. Je tiens à remercier aussi à mon monsieur André Pornon, de l'Université Toulouse III Paul Sabatier, pour ses conseils sur la rédaction de mon rapport de stage.

Je souhaite remercier également tous les collègues pour leur aide sur le terrain et leur esprit d'équipe, en particulier Alexander Gonzalez, Roman François, Alberto Lagen, Sebastian Tirado et Kevin Fonseca.

Enfin, je voudrais exprimer ma reconnaissance envers les amis et famille qui m'ont apporté leur soutien moral et intellectuel tout au long de mon stage. Un grand merci à Amalia Pallares Carrasquer..

Bibliographie

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. In Selected Papers of Hirotugu Akaike. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6), 716–723.
- Anthelme, F., Cavieres, L. A., & Dangles, O. (2014). Facilitation among plants in alpine environments in the face of climate change. *Frontiers in Plant Science*, 5(August), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00387>
- Boucher, F. C., Lavergne, S., Basile, M., Choler, P., & Aubert, S. (2016). Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 20, 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.03.002>
- Breen, K., & Lévesque, E. (2007). Proglacial succession of biological soil crusts and vascular plants: biotic interactions in the High Arctic. *Canadian Journal of Botany*, 84(11), 1714–1731. <https://doi.org/10.1139/b06-131>
- Breen, K., & Lévesque, E. (2008). The influence of biological soil crusts on soil characteristics along a High Arctic glacier foreland, Nunavut, Canada. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 40(2), 287–297.
- Buytaert, W., Cuesta-Camacho, F., & Tobón, C. (2011). Potential impacts of climate change on the environmental services of humid tropical alpine regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20(1), 19–33. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00585.x>
- Buytaert, W., Sevink, J., & Cuesta, F. P. (2014). Cambio climático: la nueva amenaza para los páramos. In F. Cuesta, J. Sevink, L. D. LLambi, B. 506, & J. Posner (Eds.), *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos* (pp. 505–525). Lima: CONDESAN. Retrieved from <http://www.un.org/es/sections/issues-depth/climate-change/index.html>
- Caccianiga, M., & Andreis, C. (2004). Pioneer herbaceous vegetation on glacier forelands in the Italian Alps. *Phytocoenologia*, 34(1), 55–89. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0055>
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R. M., & Cerabolini, B. (2006). The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112(1), 10–20. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14107.x>
- Cannone, N., Diolaiuti, G., Guglielmin, M., & Smiraglia, C. (2008). Accelerating climate change impacts on alpine glacier forefield ecosystems in the European Alps. *Ecological Applications*, 18(3), 637–648. <https://doi.org/10.1890/07-1188.1>
- Carlson, B. Z., Georges, D., Rabatel, A., Randin, C. F., Renaud, J., Delestrade, A., ... Thuiller, W. (2014). Accounting for tree line shift, glacier retreat and primary succession in mountain plant distribution models. *Diversity and Distributions*, 20(12), 1379–1391. <https://doi.org/10.1111/ddi.12238>
- Ceballos, J. L., Euscátegui, C., Ramírez, J., Cañon, M., Huggel, C., Haeblerli, W., & Machguth, H. (2006). Fast shrinkage of tropical glaciers in Colombia. *Annals of Glaciology*, 43, 194–201. <https://doi.org/10.3189/172756406781812429>
- Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24, 78–87.
- Cuesta, F., Llambí, L. D., Huggel, C., Drenkhan, F., Gosling, W. D., Muriel, P., ... Tovar, C. (2019). New land in the Neotropics: a review of biotic community, ecosystem, and landscape transformations in the face of climate and glacier change. *Regional*

- Environmental Change*. <https://doi.org/10.1007/s10113-019-01499-3>
- De Cáceres, M., & Jansen, F. (2016). Package ‘indicpecies’ for R: Relationship Between Species and Groups of Sites. *CRAN*.
- Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366.
- Erschbamer, B., Kneringer, E., & Niederfriniger Schlag, R. (2001). Seed rain, soil seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. *Flora*, 196(4), 304–312. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30059-2](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30059-2)
- Evans, R. D., & Johansen, J. R. (1999). Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 18(2), 183–225
- Florez, A. (2003). *Colombia: evolución de sus relieves y modelados*. (U. N. de Colombia, Ed.). Bogota: Unibiblos.
- François, R. (2019). *Mémoire de fin d'études: Modèle socio-écologique du Páramo Andin*. Ecole Supérieure d'Agro-Développement International.
- Garibotti, I. A., Pissolito, C. I., & Villalba, R. (2011). Vegetation Development on Deglaciated Rock Outcrops from Glaciar Frías, Argentina. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 43(1), 35–45. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-43.1.35>
- Glausen, T. G., & Tanner, L. H. (2019). Successional trends and processes on a glacial foreland in Southern Iceland studied by repeated species counts. *Ecological Processes*, 8(1). <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0165-9>
- Gómez, C. A. L. (2009). *El agua como eje del desarrollo regional, estudio de caso: región abastecida por el Páramo de Chingaza*. (Thèse doctoral, Uniandes)
- Hedberg, O. (1964). Features of Afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* 49, 1–1444.
- Herzog, S. K., Martínez, R., Jørgensen, P. M., & Tiessen, H. (2011). *Climate change and biodiversity in the tropical Andes*. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE). <https://doi.org/10.13140/2.1.3718.4969>
- Hooghiemstra, H., & Van Der Hammen, T. (2004). Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: Developing an understanding of our legacy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1442), 173–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., ... Wardle, D. A. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- IDEAM. (2017). *Informe del estado de los glaciares colombianos*.
- IPCC. (2018). *Summary for Policymakers*. In: *Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming*. Retrieved from <https://www.ipcc.ch/>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). Package “factoextra” for R: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. *CRAN*. Retrieved from <http://www.sthda.com/english/rpkgs/factoextra%0ABugReports>
- Körner, C. (2018). Concepts in empirical plant ecology. *Plant Ecology and Diversity*, 11(4), 405–428. <https://doi.org/10.1080/17550874.2018.1540021>
- Jaccard, P. (1901). Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. *Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles* 37, 241–272.

- Jane, A. Å., & John, A. (2009). Pioneer vegetation on glacier forelands in southern Norway : emerging communities ? *Journal of Vegetation Science*, (2005), 889–902.
- Jaramillo, D. (2002). *Introducción a la ciencia del suelo*. (U. Na. de Colombia, Ed.). Medellín. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(2), 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Keith, S. A., Newton, A. C., Herbert, R. J. H., Morecroft, M. D., & Bealey, C. E. (2009). Non-analogous community formation in response to climate change. *Journal for Nature Conservation*, 17(4), 228–235. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2009.04.003>
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(January), 299–305.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., ... Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Luteyn, J. L. (1999). *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature* (Memoirs of).
- Mason, N. W., & De Bello, F. (2013). Functional diversity: a tool for answering challenging ecological questions. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), 777–780.
- Matthews, J. A. (1992). *The ecology of recently-deglaciated terrain: a geoecological approach to glacier forelands*. (Cambridge University Press, Ed.).
- Matthews, J. A., & Vater, A. E. (2015). Pioneer zone geo-ecological change: Observations from a chronosequence on the Storbreen glacier foreland, Jotunheimen, southern Norway. *Catena*, 135, 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.07.016>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Morán-Tejeda, E., Ceballos, J. L., Peña, K., Lorenzo-Lacruz, J., & López-Moreno, I. J. (2018). Recent evolution and associated hydrological dynamics of a vanishing tropical Andean glacier: Glaciar de Conejeras, Colombia. *Hydrology and Earth System Sciences*, 22(10), 5445–5461. <https://doi.org/10.5194/hess-22-5445-2018>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2018). Package “vegan” for R: Community Ecology Package. *CRAN*.
- Ozenda, P. (1982). *Végétaux dans la biosphère*. Doin Editeurs.
- Pakeman, R. J., & Quested, H. M. (2007). Sampling plant functional traits: what proportion of the species need to be measured?. *Applied Vegetation Science*, 10(1), 91–96.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2016). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 64(8), 715. https://doi.org/10.1071/bt12225_co
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741–758.
- Peyre, G., Balslev, H., Martí, D., Sklenář, P., Ramsay, P., Lozano, P., ... Font, X. (2015). VegPáramo, a flora and vegetation database for the Andean páramo. *Phytocoenologia*, 45(1–2), 195–201. <https://doi.org/10.1127/phyto/2015/0045>
- Pickett, S. T. (1989). *Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies*. In

- Long-term studies in ecology* (pp. 110-135). Springer, New York, NY.
- Rabatel, A., Ceballos, J. L., Micheletti, N., Jondar, E., Braitmeier, M., Gonzales, J., ... Zemp, M. (2017). Toward an imminent extinction of Colombian glaciers? *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, *100*(1), 75–95. <https://doi.org/10.1080/04353676.2017.1383015>
- Rabatel, A., Francou, B., Soruco, A., Gomez, J., Cáceres, B., Ceballos, J. L., ... Wagnon, P. (2013). Current state of glaciers in the tropical Andes: A multi-century perspective on glacier evolution and climate change. *Cryosphere*, *7*, 81–102. <https://doi.org/10.5194/tc-7-81-2013>
- Ramsay, P. M., & Oxley, E. R. B. (1997). The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian paramos. *Plant Ecology*, *131*(2), 173–192. <https://doi.org/10.1023/A:1009796224479>
- Rangel, J. O. (2006). The Biodiversity of the Colombian Páramo and Its Relation to Anthropogenic Impact. In E. M. Spehn, M. Liberman, & C. Korner (Eds.), *Land Use Change and Mountain Biodiversity* (pp. 103–117). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/9781420002874.ch8>
- Rangel, J. O. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, *39*(151), 176–200. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.136>
- Rangel, J. O., Lowy, P., & Aguilar, M. (2000). *Colombia Diversidad Biótica III La región de vida paramuna*. Instituto de Ciencias Naturales. Instituto Alexander von Humboldt. Bogota. <https://doi.org/10.1088/1751-8113/44/8/085201>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., & Firth, D. (2019). Package “MASS” for R: Support Functions and Datasets for Venables and Ripley’s MASS. *CRAN*.
- Schütte, U. M. E., Abdo, Z., Bent, S. J., Williams, C. J., Schneider, M., Solheim, B., & Forney, L. J. (2009). Bacterial succession in a glacier foreland of the High Arctic. *The ISME Journal*, *3*(11), 1258–1268. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2008.10.025>
- Sklenář, P., & Lægaard, S. (2006). Rain-Shadow in the High Andes of Ecuador Evidenced by Páramo Vegetation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *35*(1), 8–17. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0008:rsitha\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0008:rsitha]2.0.co;2)
- Sklenář, P., Bendix, J., & Balslev, H. (2008). Cloud frequency correlates to plant species composition in the high Andes of Ecuador. *Basic and Applied Ecology*, *9*(5), 504–513. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.09.007>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(23), 8245–8250. https://doi.org/10.1163/9789004322714_cclc_2015-0147-002
- Tirado, S. (2018). *Désarrollo de un análisis comparativo de la diversidad funcional de plantas en gradiente altitudinales de zonas de páramo de la cordillera oriental colombiana*. Universidad de los Andes
- Troll, C. (1968). The cordilleras of the tropical Americas, aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. *Colloquium Geographicum* (Univ. Bonn) (Vol. 9, pp. 15-56).
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*(8), 2290–2301. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/18724739>

- Violle, C., & Jiang, L. (2009). Towards a trait-based quantification of species niche. *Journal of Plant Ecology*, 2(2), 87–93. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtp007>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882–892.
- Vuille, M., Carey, M., Huggel, C., Buytaert, W., Rabatel, A., Jacobsen, D., ... Sicart, J. E. (2018). Rapid decline of snow and ice in the tropical Andes – Impacts, uncertainties and challenges ahead. *Earth-Science Reviews*, 176, 195–213. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.09.019>
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725–736.
- Walther, G. R. (2010). Community and ecosystem responses to recent climate change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2019–2024. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0021>
- Wei, T. (2017). Package “corrplot” for R: Visualization of a Correlation Matrix. *CRAN*. Retrieved from <https://github.com/taiyun/corrplot> <https://github.com/taiyun/corrplot/issues>
- Wilson, P., Thompson, K., & Hodgson, J. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143(1), 155–162. Retrieved from <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1469-8137.1999.00427.x/abstract>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2)
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Gulias, J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Zimmer, A., Meneses, R. I., Rabatel, A., Soruco, Á., & Anthelme, F. (2014). Caracterizar la migración altitudinal de las comunidades vegetales altoandinas frente al calentamiento global mediante cronosecuencias post-glaciales recientes. *Ecología En Bolivia*, 49(3), 27–41.
- Zimmer, A., Meneses, R. I., Rabatel, A., Soruco, A., Dangles, O., & Anthelme, F. (2018). Time lag between glacial retreat and upward migration alters tropical alpine communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 89–102. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.05.003>

Résumé

Depuis l'accélération du réchauffement climatique dans les années 1970, les glaciers tropicaux sont en forte régression, libérant de vastes surfaces précédemment couvertes par la glace. En Colombie, le páramo, qui représente les régions alpines du nord des Andes, colonise ces zones. Cette région biogéographique constitue l'un des cinq hotspots de diversité végétale au niveau mondial et se trouve en danger à cause des pressions anthropiques croissantes et du réchauffement climatique. Aux alentours du glacier de Conejeras (Parque Nacional Natural de los Nevados), le glacier colombien dont le retrait a été le plus fort, la colonisation végétale a été étudiée du point de vue taxonomique et fonctionnel. Par ces caractéristiques, ce site permet de tester l'existence d'un gradient de perturbation et son rôle comme filtre écologique. Ces mécanismes seront alors caractérisés par l'émergence de communautés non-analogues, taxonomiquement et fonctionnellement, aux écosystèmes alpins non contraints par la présence récente de glaciers. Plus précisément on s'attend à une succession primaire végétale ralentie au niveau des zones libérées dès l'accélération du réchauffement glaciaire et une perte de la diversité fonctionnelle et des changements de traits fonctionnels. Dans ce but, j'ai identifié la limite du glacier à différentes années (depuis les années 1960 et au petit âge glaciaire), qui m'ont permis de délimiter des zones définies par leur âge de déglaciation (chronoséquence post-glaciaire). Premièrement, quatre-vingt-dix parcelles de végétation ont été réalisées afin de déterminer la composition végétale et caractériser certaines variables environnementales dans les zones. J'ai réalisé des analyses de la diversité, de clustering sur les données taxonomiques et des modèles prédictifs de changement des variables environnementales. Deuxièmement, des traits fonctionnels des espèces les plus abondantes de chaque zone ont été mesurés en rapport à leur durabilité, résistance et protection des feuilles, ainsi que leur dispersion et leur forme de croissance. J'ai calculé des indices de diversité fonctionnelle et fait de modèles de régression des traits avec l'âge de déglaciation. J'ai pu identifier un gradient de perturbation causée par le glacier ainsi que le processus de succession primaire. Au niveau des zones libérées par le glacier depuis 1970, ce processus est précoce (avant 12 années) mais il est réalisé par des communautés avec une diversité taxonomique (0,72 et 1,63 pour l'indice de Shannon respectivement) et fonctionnelle (valeurs minimales de FRic et FDis) très faible. Nous observons aussi la prévalence dans les zones les plus jeunes de certains traits fonctionnels tels que l'anémochorie et la présence de poils de protection mais aussi l'impossibilité de certaines formes de croissance propres au páramo de coloniser ces sols perturbés par le glacier. Par conséquent en quelques décennies après le retrait glaciaire nous observons le développement de communautés non-analogues par rapport aux communautés alpines voisines. Ce résultat montre qu'il existe un décalage important entre la vitesse du retrait glaciaire et la capacité limitée de colonisation du páramo, fait qui prend une importance énorme dans le scénario d'un réchauffement climatique accéléré. Dans l'avenir, ces résultats devront être validés pour d'autres glaciers colombiens afin de trouver des tendances communes.