

Vulnérabilité des ptéridophytes au changement climatique et implications pour leur conservation au Togo (Afrique de l'Ouest)

Komla Elikplim Abotsi^{1,*}, Kouami Kokou¹, Germinal Rouhan² & Vincent Deblauwe^{3,4,5}

¹Laboratoire de Recherche Forestière, Université de Lomé, 01 BP 1515, Lomé, Togo

²Institut Systématique Evolution Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS, Sorbonne Université, EPHE, 57 rue Cuvier CP 39, F-75231, Paris cedex 05, France

³International Institute of Tropical Agriculture, BP 2008, Yaoundé, Cameroon

⁴Center for Tropical Research, Institute of the Environment and Sustainability, University of California, Los Angeles, Los Angeles, CA 90095, USA

⁵Herbarium et Bibliothèque de Botanique africaine, Université Libre de Bruxelles, CP 265, Boulevard du Triomphe, B-1050 Bruxelles, Belgique

*Corresponding author: abotsikomlaelikplim@yahoo.fr

Contexte et objectifs – La conservation durable de la biodiversité requiert une bonne compréhension des causes de son déclin. Mis à part les activités humaines, les changements climatiques se révèlent comme la principale menace qui pèse sur la biodiversité au 21^{ème} siècle. Notre étude vise à déterminer l'impact du changement climatique sur les Ptéridophytes au Togo.

Méthodologie – En se basant sur 2865 occurrences de Ptéridophytes couvrant toute l'Afrique de l'Ouest et regroupés en 5 groupes écologiques, les distributions actuelle et future des Ptéridophytes ont été modélisées grâce à Maxent. La capacité de conservation des aires protégées du Togo vis-à-vis de ces plantes a été évaluée.

Résultats clés – Nos résultats montrent que 9,81% du pays peut abriter simultanément l'ensemble des groupes de ptéridophytes. Les précipitations des périodes sèches, l'isothermalité et la saisonnalité de la température sont les variables climatiques qui contraignent le plus leurs niches en Afrique de l'Ouest et particulièrement au Togo. Exceptés les taxons thermophiles dont les zones climatiquement favorables devraient quasiment doubler à l'horizon 2070, les niches des autres groupes devraient se restreindre drastiquement au Togo. Seules les aires protégées du tiers sud des Monts Togo pourront garantir la conservation des niches climatiques actuelles et futures des ptéridophytes dans le pays.

Conclusions – Le sud des Monts Togo constituera probablement un refuge climatique pour les ptéridophytes au Togo. Toutefois, la faiblesse de l'étendue des aires protégées dans cette partie du pays pourrait constituer une source de vulnérabilité pour ces plantes.

Vulnerability of pteridophytes to climate change and implications for their conservation in Togo (west Africa)

Background and aims – The sustainable conservation of biodiversity requires a good understanding of the causes of its decline. Apart from human activities, climate change is the major threat to global biodiversity during the 21st century. Our study aims to determine the impact of climate change on pteridophytes in Togo.

Methods – Based on 2865 occurrences of pteridophytes covering West Africa and grouped into 5 ecological groups, current and future distributions of pteridophytes were modeled using Maxent. The conservation capacity of Togolese protected areas for these plants was assessed.

Key results – Our results show that 9.81% of the country can shelter simultaneously all groups of pteridophytes. Precipitations of the driest periods, isothermality and temperature seasonality are the climatic variables which constrain the most their niche in West Africa and particularly in Togo. Apart from thermophilic taxa whose climatically suitable niche is expected to nearly double by 2070, niche of all other group should be drastically restricted in Togo. Only protected areas in the southern third of Togo Mountains would guarantee current and future climatic niches for pteridophytes in the country.

Conclusions – Southern Togo Mountains will probably constitute a climatic refugium for Pteridophytes in Togo. However, the small extent of protected areas in this part of the country would be a source of vulnerability for these plants.

Keywords – Pteridophytes; climatic niche; climate change; vulnerability; protected area; Togo; West Africa.

INTRODUCTION

La principale menace qui pèse actuellement sur la biodiversité en Afrique de l'Ouest est la perte des habitats, imputable aux activités humaines et au changement climatique (Millennium Ecosystem Assessment 2005 ; Leadley et al. 2010 ; IUCN & UNEP 2015). Il est de ce fait indispensable de mieux appréhender la niche écologique des espèces et d'évaluer leur vulnérabilité aux changements climatiques et aux perturbations anthropiques afin de prendre des décisions adéquates pour leur conservation.

L'un des groupes taxonomiques le moins bien documenté est celui des Ptéridophytes (PPG I 2016). Ces plantes constituent pourtant un groupe taxonomique majeur avec plus de 12000 espèces connues (PPG I 2016), avec des potentialités et des usages multiples (Thomas 1999 ; Bergeron & Pellerin 2014).

Au Togo, pays situé dans la zone d'endémisme guinéenne, de récentes études ont permis d'améliorer les connaissances sur la diversité et la distribution de ces plantes (Abotsi et al. 2015, 2018). En effet, 122 espèces natives de Ptéridophytes y ont été recensées à ce jour (Abotsi et al. 2018). Cependant les collectes botaniques demeurent par nature ponctuelle. Récemment, les techniques de modélisation de la niche des espèces à partir de leurs occurrences connues ont permis de prédire efficacement la distribution actuelle et future des espèces (Elith et al. 2006 ; Baldwin 2009). Grâce à la qualité croissante des projections climatiques (Fick & Hijmans 2017), la modélisation de la distribution potentielle des espèces se révèle comme une approche efficace pour prédire l'impact du changement climatique sur la biodiversité mondiale et identifier les zones à préserver prioritairement (Araújo et al. 2004 ; Van Zonneveld et al. 2009). A l'image des autres composantes de la biodiversité, les Ptéridophytes sont-elles vulnérables aux changements climatiques au Togo ? La majeure partie des espèces verront probablement leur niche se restreindre à des zones relictuelles, essentiellement dans les forêts humides des Monts Togo, zone ayant déjà joué ce rôle au cours de la dernière ère glaciaire (Aldasoro

et al. 2004). Les aires protégées devraient pouvoir jouer un rôle crucial dans la sauvegarde des niches résilientes grâce au cadre de protection qu'elles offrent (Le Saout et al. 2013). Les aires protégées du Togo seront-elles effectivement en mesure de préserver durablement les niches des Ptéridophytes au sein du pays ? Avec un réseau couvrant environ 10,21% du pays (MERF 2014), le système national des aires protégées du Togo devrait pouvoir aider à la préservation de l'essentiel des taxons du pays.

L'objectif général de cette étude est d'évaluer la vulnérabilité des Ptéridophytes du Togo au changement climatique, dans l'optique d'une meilleure prise en compte du changement climatique dans les stratégies de conservation de la biodiversité en Afrique de l'Ouest. Spécifiquement, elle vise à : (i) analyser la niche climatique actuelle des Ptéridophytes au Togo ; (ii) évaluer l'impact des changements climatiques sur la projection future de cette niche et ; (iii) évaluer l'efficacité du rôle de conservation actuelle et future des aires protégées du pays vis-à-vis de ces plantes.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Zone d'étude

Cette étude couvre le Togo, pays situé dans le Golfe de Guinée en Afrique de l'Ouest (fig. 1). Le pays couvre une superficie de 56 785 km² et bénéficie d'un climat tropical avec des précipitations annuelles comprises entre 750 et 1715 mm et des températures moyennes annuelles oscillant entre 21 et 29°C (Fick & Hijmans 2017).

Le Togo abrite une biodiversité estimée en 2014 à 4002 espèces végétales, 170 espèces de champignons et 4019 espèces animales, avec une grande variété d'écosystèmes (SCBD 2018). Ces forêts connaissent une dégradation continue et croissante depuis de nombreuses décennies (Cotillon 2017).

Méthodologie

Données d'occurrence – Les occurrences proviennent des collectes réalisées entre 2013 et 2018 au Togo (Abotsi 2018), des données de l'Herbier de Lomé, et de la base de données RAINBIO (Dauby et al. 2016) pour la sous-région ouest-africaine. Au total, 2865 occurrences représentant les groupes écologiques de Ptéridophytes définis par Aldasoro et al. (2004) ont été utilisées à savoir 1830 occurrences pour le Groupe 1, 109 pour le Groupe 2, 487 pour le Groupe 3, 115 pour le Groupe 4 et 324 pour les *Asplenium*. Le Groupe 1 correspond aux taxons thermophiles (*Arthropteris*, *Blottiella*, *Bolbitis*, *Christella*, *Diplazium*, *Lepisorus*, *Lomariopsis*, *Loxogramme*, *Microsorium*, *Nephrolepis*, *Oleandra*, *Platyce-rium*, *Pneumatopteris*, *Pteris*, *Selaginella*, *Tectaria* et *Triplo-phyllum*) ; le Groupe 2 aux taxons tolérants au froid (*Anemia*, *Dryopteris*, *Hymenophyllum*, *Lycopodiella* et *Phlegmariu-rius*) ; le Groupe 3 aux taxons tolérants à la sécheresse (*Ac-tiniopteris*, *Adiantum*, *Isoëtes*, *Marsilea*, *Ophioglossum*, *Pellaea* et *Pityrogramma*) et le Groupe 4 aux taxons presque

ou entièrement endémiques à Madagascar et ses régions voi-sines (*Alsophila*, *Ctenitis* et *Doryopteris*).

Données climatiques – Les données climatiques ont été ob-tenues à partir de World Clim (<http://worldclim.org/>). Elles ont été acquises à une résolution de 2,5 arc-minutes sur l'em-prise 15°00'00"W à 15°00'00"E de longitude et 0°00'00"N à 15°00'00"N de latitude (fig. 1) pour toutes les 19 variables bio-climatiques grâce à la librairie *raster* du logiciel R (Hij-mans 2019). Les données climatiques actuelles sont issues des moyennes des observations entre 1970 et 2000 (Fick & Hijmans 2017). Les projections climatiques futures sur les années 2050 et 2070 pour les scénarios extrêmes RCPs 2.6 et 8.5 du modèle BCC-CSM 1-1 (Beijing Climate Center-Cli-mate System Model) ont été obtenues à partir des données calibrées disponibles depuis World Clim (Hijmans et al. 2005).

Modélisation des niches des groupes de Ptéridophytes – La modélisation de la niche des groupes de Ptéridophytes a été réalisée à l'aide du logiciel Maxent version 3.4.1 (Phil-

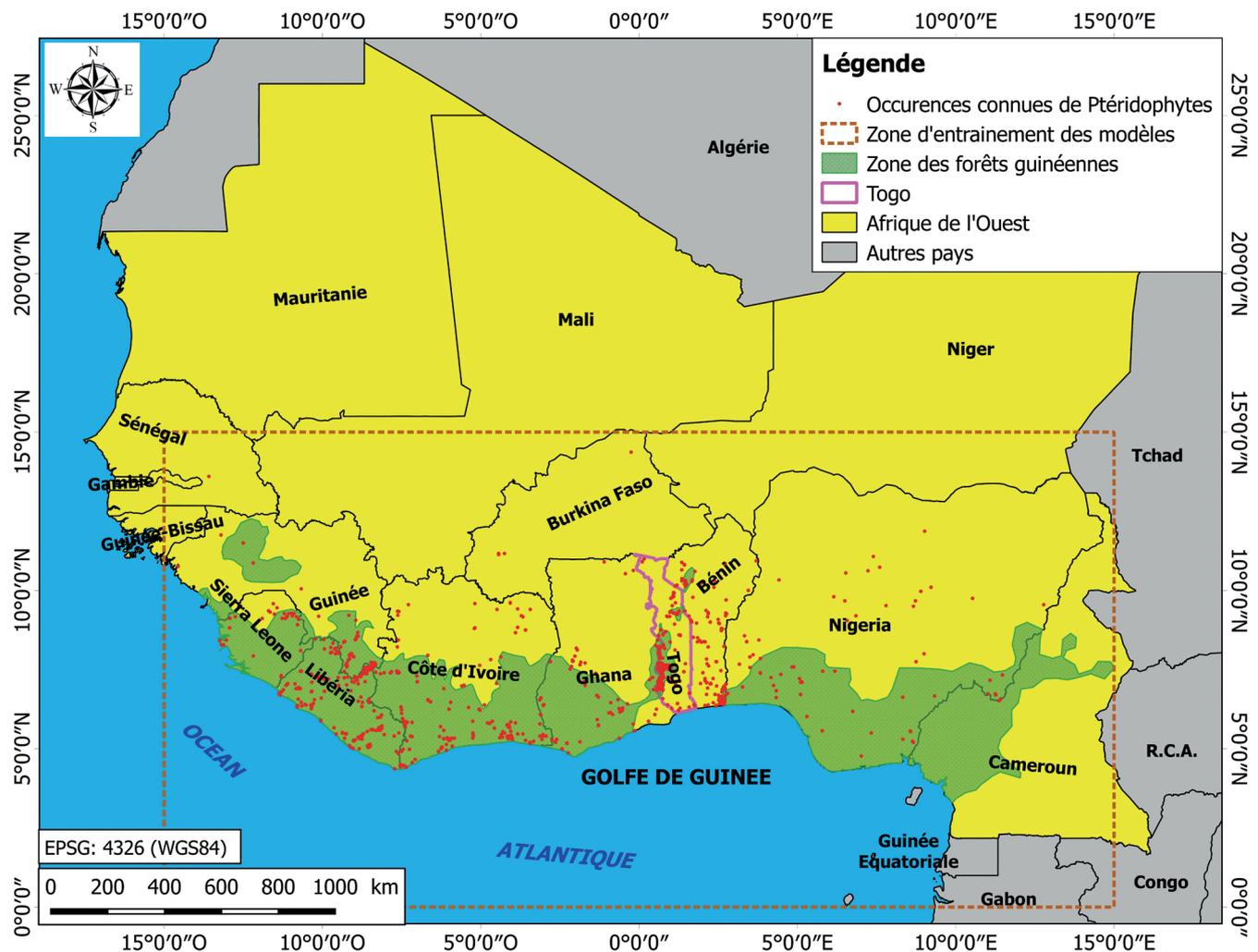


Figure 1 – Zone d'étude montrant la position du Togo au sein de la zone de hotspot de biodiversité du golfe de Guinée, la zone d'entraînement des modèles et les occurrences connues de Ptéridophytes en Afrique de l'Ouest. La carte a été éditée grâce au logiciel QGIS version 3.4 (<http://www.qgis.org>). Les occurrences proviennent des données de terrain des auteurs et de la base de données RAINBIO (Dauby et al. 2016). Les limites administratives des états sont issues de DIVA (<http://www.diva-gis.org>), l'emprise des forêts guinéennes de l'Afrique de l'Ouest est tirée de IUCN & UNEP (2015).

Tableau 1 – Statistiques des modèles de prédiction de la niche actuelle des groupes étudiés.

L'AUC correspond à la surface incluse sous la courbe. Il correspond à la probabilité qu'un point de présence choisi au hasard soit situé dans une maille avec une plus grande probabilité d'occurrence du taxon qu'un point généré aléatoirement.

Groupe	Points de présence	Points de fausse absence	AUC	Gain du modèle	Seuil de sélection	Fraction d'aire prédite	Taux d'omission
Genre <i>Asplenium</i>	145	10135	0,9612	2,0538	0,1943	0,1205	0,0966
Groupe 1	507	10483	0,9265	1,3845	0,3015	0,1763	0,0986
Groupe 2	48	10044	0,9695	2,3454	0,2033	0,0762	0,0833
Groupe 3	285	10270	0,8765	0,9670	0,2653	0,3285	0,0982
Groupe 4	62	10059	0,9890	3,0111	0,2607	0,0248	0,0968

lips et al. 2017, 2018). Ce programme a été largement utilisé avec succès dans la prédiction de la niche écologique des espèces et les projections futures de ces niches en fonction des conditions climatiques futures, même dans les régions assez peu inventoriées (Elith et al. 2006 ; Wisz et al. 2008).

La transformation « Cloglog » (Phillips et al. 2017) a été utilisée pour évaluer la probabilité de la présence de chaque groupe à partir de son modèle prédictif au seuil de 10% des points de présence. La qualité des modèles a été évaluée grâce aux valeurs de la surface incluse sous la courbe (AUC) et du taux d'omission du modèle (Merow et al. 2013). L'AUC correspond à la probabilité qu'un point de présence choisi au hasard soit situé dans une maille avec une plus grande probabilité d'occurrence du taxon qu'un point généré aléatoirement (Phillips et al. 2006). Le taux d'omission du modèle correspond quant à lui au pourcentage de points de présence omis par le modèle. Swets (1988) recommande de qualifier les modèles comme : « Excellent » si $AUC > 0,90$; « Bon » si $0,80 < AUC < 0,90$; « Acceptable » si $0,70 < AUC < 0,80$; « Mauvais » si $0,60 < AUC < 0,70$ et « Invalide » si $0,50 < AUC < 0,60$. Le taux d'omission a été apprécié au seuil maximal de 10% des points de présence. Plus ce taux est faible, plus le modèle est efficace. Des tests de Jackknife ont été appliqués aux variables afin d'évaluer leur importance dans la définition de la niche potentielle des groupes étudiés. Enfin, les plages de tolérance climatique des groupes ont été identifiées sur la base de leur modèle prédictif.

Les modèles des niches actuelles ont ensuite été projetés sur les prévisions des conditions climatiques futures du modèle BCC-CSM1-1 suivant les scénarios RCPs 2.6 et 8.5 pour 2050 et 2070. Les projections futures des niches climatiques des groupes, ainsi obtenues grâce à Maxent, ont été superposées à la distribution actuelle de leurs niches respectives dans Quantum GIS 2.14, permettant ainsi d'identifier, après soustraction de la couche de présence actuelle de celle de la présence future, les zones (i) impactées par les changements climatiques, (ii) non impactées par les changements climatiques, (iii) nouvellement propices et (iv) toujours non propices aux taxons étudiés.

Analyse de l'efficacité du rôle de conservation des aires protégées du Togo – L'efficacité du rôle de conservation des Ptéridophytes par les aires protégées du Togo a été évaluée suivant deux critères à savoir (i) leur capacité actuelle à conserver le plus grand nombre possible de taxons en leur sein et (ii) leur capacité à préserver la niche écologique des

taxons dans le futur face au changement climatique. Cette analyse a été effectuée grâce au logiciel Quantum GIS.

Pour évaluer le premier critère, une analyse d'intersection de couches a été réalisée entre toutes les niches potentielles afin d'identifier les zones potentiellement propices à un, deux, trois, quatre ou à tous les 5 groupes. La maille de redondance de niches obtenue a été superposée à l'étendue des aires protégées du pays afin de déterminer la capacité de chaque aire à abriter l'un ou l'ensemble des groupes, témoignant ainsi de son importance pour la conservation actuelle des Ptéridophytes. Pour le critère de résilience, les projections futures des niches potentielles des groupes ont été superposées à l'étendue des aires protégées. Les aires qui se situent dans des zones fortement impactées sont alors considérées comme potentiellement inaptes à la conservation des groupes considérés dans le futur alors que les zones faiblement impactées et les nouvelles niches sont considérées comme étant écologiquement aptes. Par ailleurs, les aires qui demeurent hors de la niche potentielle des groupes d'espèces n'ont pas d'intérêt particulier pour les Ptéridophytes.

RÉSULTATS

Niches climatiques actuelles des Ptéridophytes au Togo

Les modèles prédictifs de la niche potentielle des groupes de Ptéridophytes sont tous valides et d'une excellente qualité prédictive. Ils présentent tous des AUC supérieurs à 0,8 et des taux d'omission inférieurs à 10% (tableau 1).

Le test de Jackknife sur l'importance des variables bioclimatiques a révélé que les précipitations du mois le plus sec constituent la variable qui explique le mieux la distribution de tous les groupes étudiés à l'exception du Groupe 3. Ces dernières sont quant à elles plus influencées dans leur distribution par l'isothermalité. Par ailleurs, les variables qui complètent le mieux ces variables dans la prédiction de la niche des groupes sont respectivement les précipitations de la saison la plus sèche pour le genre *Asplenium* et le Groupe 1, la température moyenne de la saison la plus fraîche de l'année pour les Groupes 2 et 4, la saisonnalité de la température pour le Groupe 3.

Il ressort des tests de corrélations sur ces variables que la distribution potentielle du Groupe 1 tout comme celle des *Asplenium* est négativement impactée par la diminution des

précipitations de la saison la plus sèche. Celles des Groupes 2 et 4 est négativement impactée par l'augmentation de la température moyenne de la saison la plus fraîche de l'année. Les taxons du Groupe 3 sont pour leur part tolérants à l'augmentation de la saisonnalité de la température au-delà des valeurs seuils tolérables par les autres groupes.

L'analyse de l'enveloppe climatique des groupes montre qu'excepté le Groupe 3 qui peut tolérer des précipitations an-

nuelles de 900 mm, tous les autres groupes requièrent des précipitations supérieures à 1250 mm, voire 1400 mm pour le Groupe 2. La niche du Groupe 1 se distingue nettement de celle des *Asplenium* par une parfaite tolérance de ces derniers à des températures inférieure à 15,5°C. Par contre, la niche du Groupe 4 est incluse dans celle du Groupe 2. En effet, la probabilité d'occurrence du Groupe 4 commence par décliner à partir de 2100 mm de pluviométrie annuelle tandis

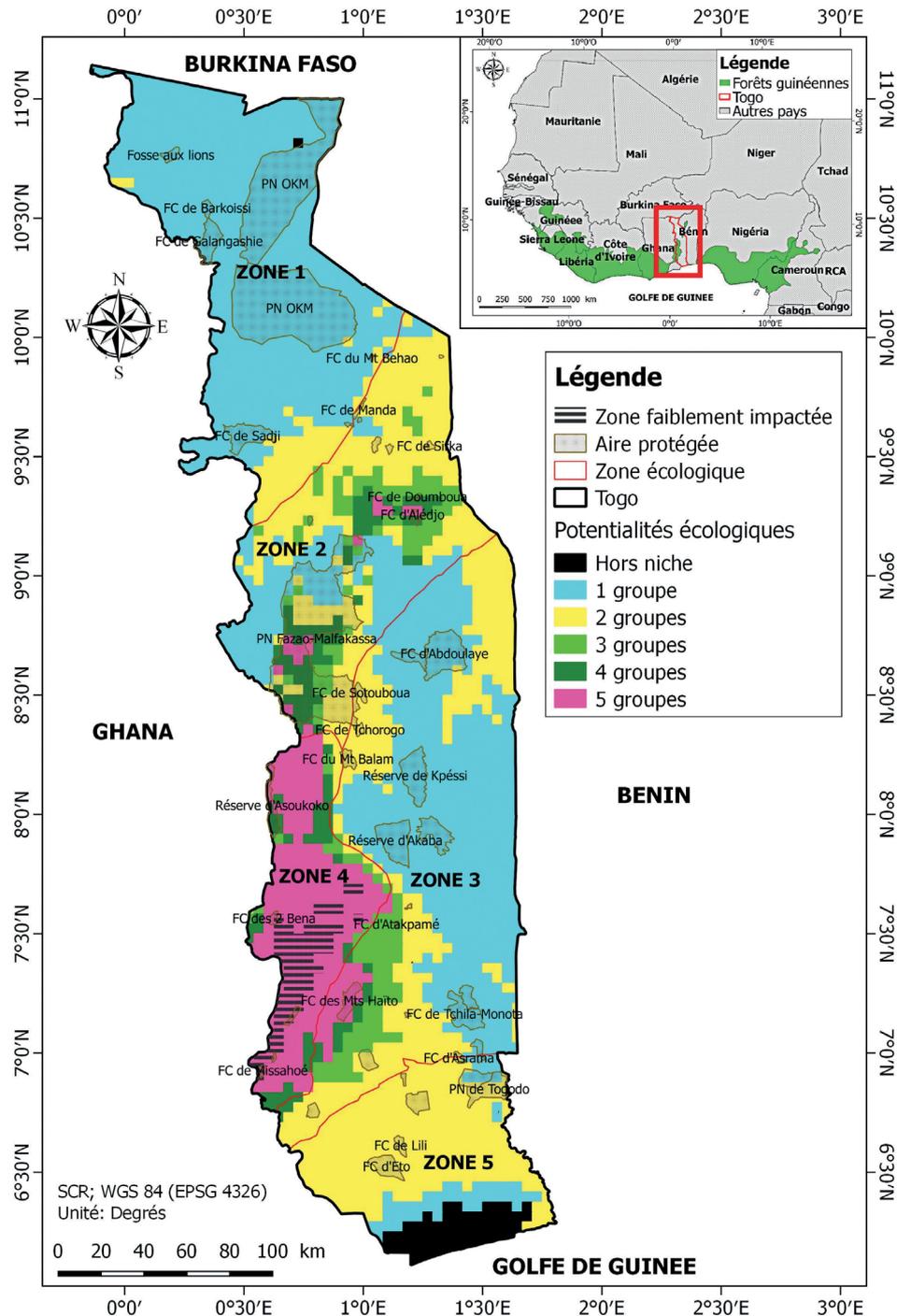


Figure 2 – Importance des aires protégées dans la conservation actuelle et future de la niche potentielle des groupes de Ptéridophytes au Togo. Les Zones 1 à 5 correspondent aux zones écologiques du Togo (Ern 1979). Cartes réalisées à l'aide du logiciel Maxent version 3.4.1 (Phillips et al. 2017, 2018).

Tableau 2 – Incidence des projections futures du climat sur les niches climatiques des groupes de Ptéridophytes au Togo.

RCP2.6, scénario climatique optimiste ; RCP8.5, scénario climatique pessimiste ; Les valeurs négatives correspondent à une perte et les valeurs positives à une expansion de la niche climatique des groupes écologiques de ptéridophytes par rapport à l'étendue de leur niche initiale dans le contexte climatique actuel.

Groupe	Projections sur 2050		Projections sur 2070	
	RCP 2.6	RCP 8.5	RCP 2.6	RCP 8.5
Niche commune	-62,88%	-72,71%	-42,37%	-79,53%
Groupe <i>Asplenium</i>	-47,98%	-48,29%	-15,72%	-70,73%
Groupe 1	+55,95%	+81,39%	+72,83%	+99,31%
Groupe 2	-51,29%	-60,21%	-25,22%	-59,29%
Groupe 3	-21,73%	-19,52%	-16,45%	-3,01%
Groupe 4	-63,87%	-59,78%	-40,37%	-80,86%

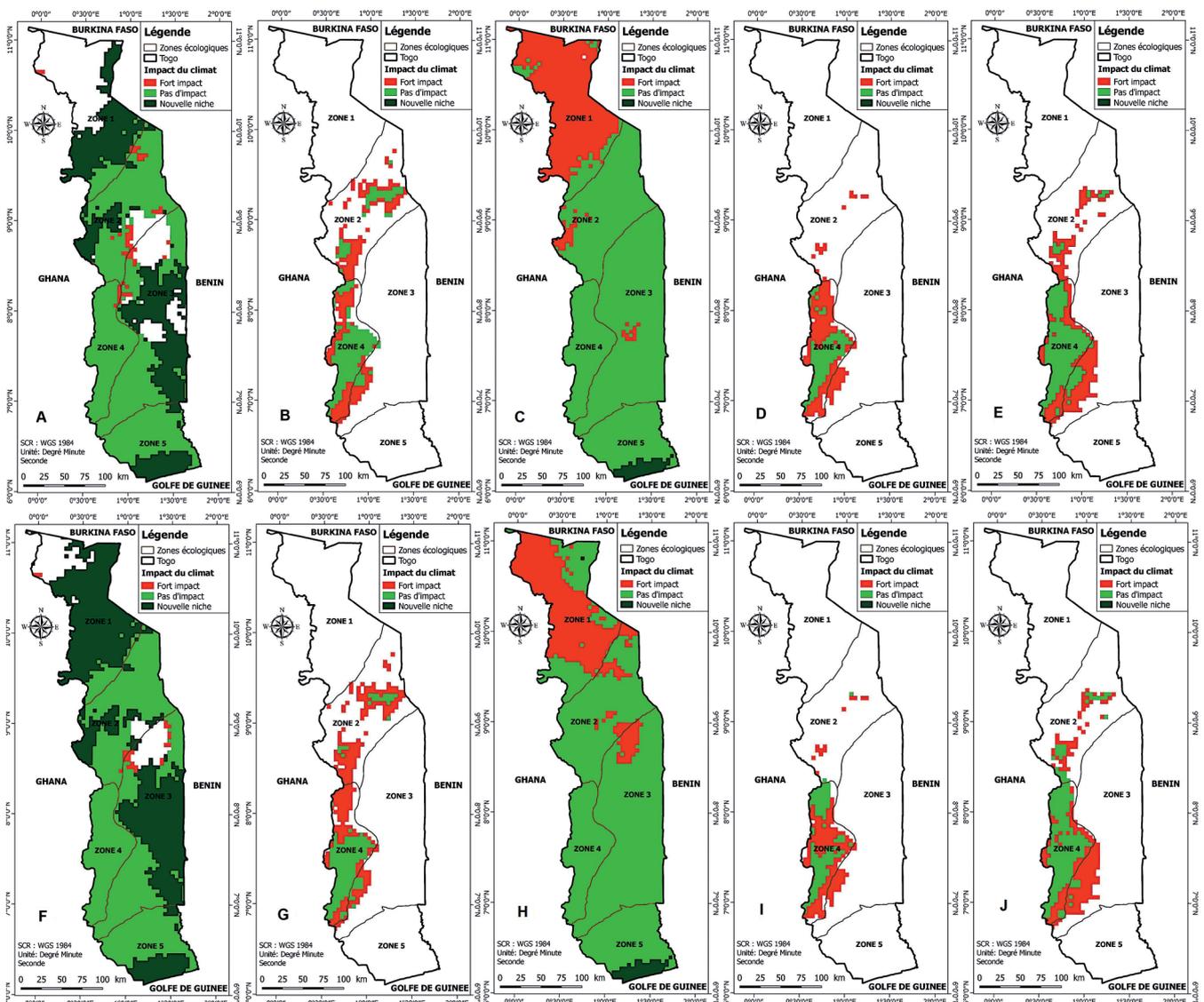


Figure 3 – Impact probable des changements climatiques sur la projection spatiale des niches des groupes de Ptéridophytes au Togo à l’horizon 2050 (vert = niche conservée ; vert sombre = niche gagnée ; rouge = niche perdue ; blanc = hors niche). Projections spatiale selon le scénario RCP 2.6 pour le Groupe 1 (A), le Groupe 2 (B), le Groupe 3 (C), le Groupe 4 (D), et les *Asplenium* (E) ; Projections spatiale selon le scénario RCP 8.5 pour le Groupe 1 (F), le Groupe 2 (G), le Groupe 3 (H), le Groupe 4 (I), et les *Asplenium* (J). Cartes réalisées à l’aide du logiciel Maxent version 3.4.1 (Phillips et al. 2017, 2018).

qu'elle s'accroît à l'inverse pour le Groupe 2 à partir de cette valeur seuil. De plus, les taxons du Groupe 4 ne supportent pas les niches dont la température minimale est supérieure à 24,4°C. Le Groupe 3 est celui qui tolère les niches les plus arides et les plus chaudes.

Environ 9,81% du territoire togolais est propice à la présence simultanée de tous les groupes étudiés. Toutefois, quasiment tout le pays (98,02%) peut abriter au moins un des groupes étudiés. Respectivement 50,12%, 19,34% et 13,84% du territoire togolais peut abriter au moins 2, 3 ou 4 groupes à la fois. Pouvant croître dans tout le pays, le Groupe 3 possède la niche potentielle la plus étendue avec environ 97,98% du territoire, suivie du Groupe 1, du genre *Asplenium*, des Groupes 2 et 4 qui peuvent occuper respectivement 50,15%, 16,65%, 15,86% et 10,49% du pays. Les plaines du pays

(zones écologiques 1, 3 et 5) sont généralement moins propices à la croissance des Ptéridophytes que les régions submontagnardes des Monts Togo, équivalentes aux zones écologiques 2 et 4 (fig. 2). Ainsi, excepté les Groupes 1 et 3 qui peuvent croître également dans les plaines, les niches des autres groupes tiennent essentiellement sur les Monts Togo.

Projections futures des niches climatiques des Ptéridophytes au Togo

Excepté le Groupe 1 dont la niche potentielle pourrait quasiment doubler à l'horizon 2070 quel que soit le scénario considéré, tous les autres groupes verront leur niche se restreindre assez drastiquement à cause du changement climatique (tableau 2, figs 3, 4). Le Groupe 4 est celui qui sera le plus sévèrement impacté par ces changements. Leur niche

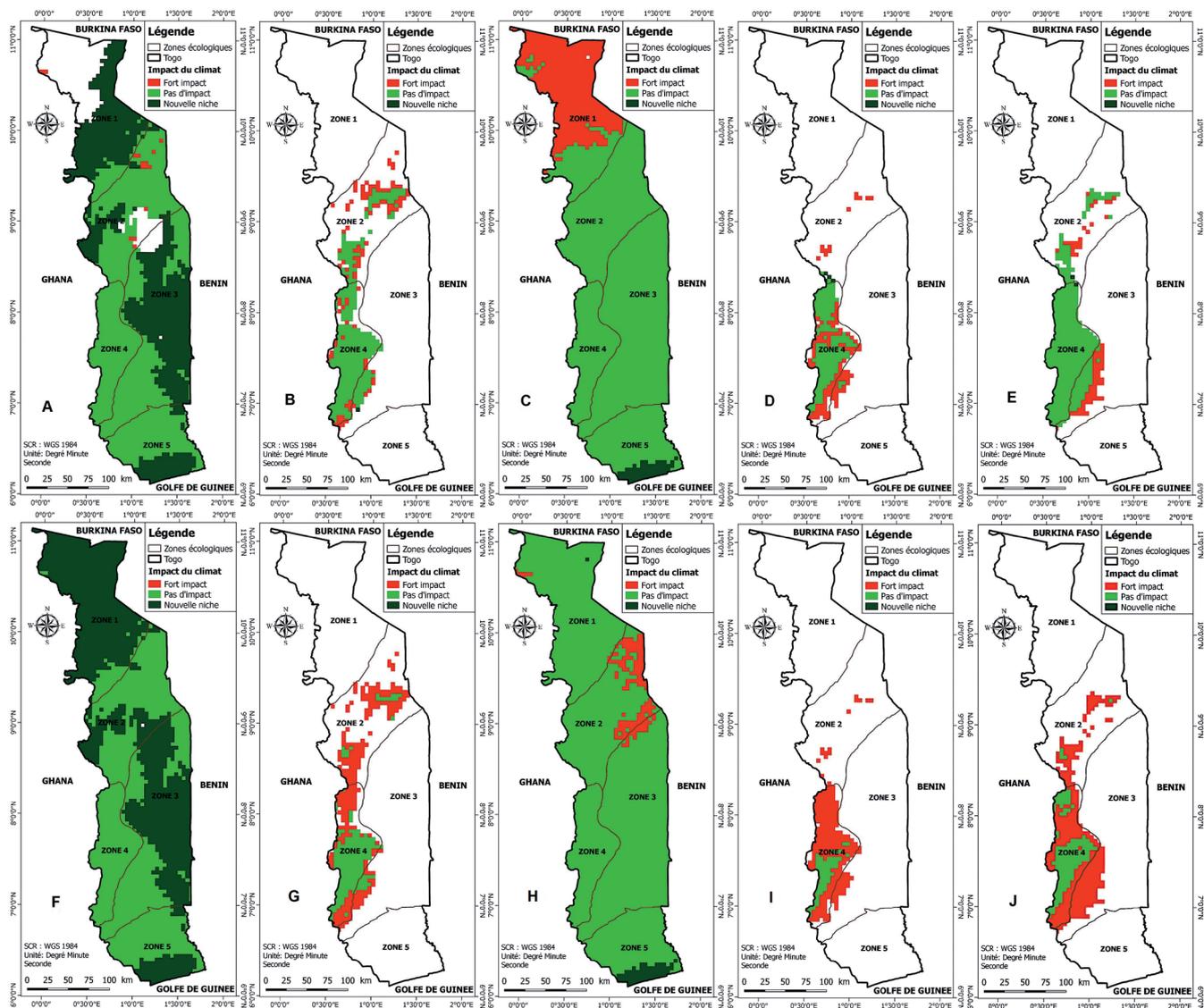


Figure 4 – Impact probable des changements climatiques sur la projection spatiale des niches des groupes de Ptéridophytes au Togo à l’horizon 2070 (vert = niche conservée ; vert sombre = niche gagnée ; rouge = niche perdue ; blanc = hors niche). Projections spatiale selon le scénario RCP 2.6 pour le Groupe 1 (A), le Groupe 2 (B), le Groupe 3 (C), le Groupe 4 (D), et les *Asplenium* (E) ; Projections spatiale selon le scénario RCP 8.5 pour le Groupe 1 (F), le Groupe 2 (G), le Groupe 3 (H), le Groupe 4 (I), et les *Asplenium* (J). Cartes réalisées à l’aide du logiciel Maxent version 3.4.1 (Phillips et al. 2017, 2018).

commune va également subir une régression de 62,88% à 72,71% en 2050 (fig. 3) et de 42,37% à 79,53% à l'horizon 2070 (fig. 4). Cette niche commune se limitera, à l'horizon 2050, exclusivement à la moitié sud de la zone 4, équivalent à peine à 2,01% de la superficie du pays en considérant le scénario le plus pessimiste (fig. 2), ou 5,65% en considérant le scénario le plus optimiste.

Efficacité et durabilité du rôle de conservation des aires protégées du Togo

En plus de toutes les aires protégées de la zone écologique 4, le Parc National Fazao-Malfakassa (PNFM), les forêts classées d'Alédjo, de Kéméni (zone 2) et des Monts Haïto (zone 3) sont les seules à fournir actuellement les conditions bioclimatiques nécessaires à la présence de l'ensemble des groupes de Ptéridophytes au Togo (fig. 3). Outre ces aires d'importance écologique majeure pour les Ptéridophytes, la forêt classée de Doumboua (zone 2) peut abriter localement jusqu'à quatre groupes. Seules les taxons du Groupe 4 ne peuvent potentiellement pas y croître. Les aires protégées situées dans les basses plaines des zones écologiques 1 et 3 sont d'un intérêt limité pour les Ptéridophytes. Quant à leur résilience aux changements climatiques, avec en tout environ 5800 ha à peine (soit environ 0,71% du réseau national des aires protégées du pays), seules les aires protégées de Misahoé, Assimé, Damétui et des 2 Bena pourront garantir des conditions climatiques idoines pour la survie de l'ensemble des groupes au moins jusqu'à l'horizon 2070, quel que soit le scénario envisagé.

DISCUSSION

Notre étude a permis d'améliorer nos connaissances sur les facteurs climatiques qui sont les plus déterminants pour la présence et la survie des Ptéridophytes en Afrique de l'Ouest. Elle met en exergue le rôle déterminant du déficit hydrique, correspondant à l'importance des périodes sèches, sur la présence potentielle des Ptéridophytes en Afrique de l'Ouest. Plus important encore, notre étude souligne l'importance des aires protégées dans la préservation de la niche actuelle et future des Ptéridophytes au Togo aussi bien face au changement climatique qu'aux pressions humaines. Ainsi, même si tout le pays est potentiellement propice à la présence d'au moins un des groupes de Ptéridophytes définis par Aldasoro et al. (2004), seulement environ 9,81% du territoire togolais est propice à leur présence simultanée. Cette partie, la plus humide et la plus fraîche du pays, est également celle qui conservera des conditions climatiques nécessaires à la survie de ces plantes dans le futur, quel que soit le scénario considéré.

Le déficit hydrique : principale contrainte à la présence des Ptéridophytes

Il ressort de notre étude que l'ampleur des périodes sèches est la principale contrainte à la présence des Ptéridophytes en Afrique de l'Ouest. Jones et al. (2013) avaient également tiré des conclusions similaires quant à la niche des Ptéridophytes dans les Caraïbes. Pour ces auteurs, la durée de la saison sèche et la saisonnalité sont les principaux facteurs qui

contraindraient la distribution des plantes vasculaires dans cette région du globe. D'autres études ont également souligné le rôle majeur de la disponibilité de l'eau pour les Ptéridophytes (Hawkins et al. 2003 ; Krefl & Jetz 2007 ; Krefl et al. 2010) et pour l'ensemble de la biodiversité, surtout dans les zones tropicales et tempérées chaudes (Hawkins et al. 2003). Notre étude montre que même si certaines espèces du Groupe 3 peuvent tolérer des précipitations assez modestes, la particularité commune des Ptéridophytes Ouest-Africains réside dans leur préférence à des habitats humides bénéficiant annuellement d'une pluviométrie supérieure à 1250 mm d'eau. En effet, contrairement au Groupe 3 dont la présence est significativement liée à la variabilité saisonnière de la température au cours de l'année, tous les autres groupes sont quasi-systématiquement influencés par les précipitations du mois ou de la saison la plus sèche de l'année. Contrairement aux conclusions d'Aldasoro et al. (2004) nos résultats montrent qu'il est possible d'associer le genre *Asplenium* aux zones humides à saison sèche très peu marquée. Bystriakova et al. (2015) sont arrivés aux mêmes conclusions sur le rôle déterminant du déficit hydrique dans la définition de la niche climatique du genre *Asplenium*, même dans un contexte méditerranéen.

Les changements climatiques en tant que menace à la survie des Ptéridophytes

Les changements climatiques constituent au cours de ce 21^{ème} siècle une menace majeure pour la biodiversité mondiale (Leadley et al. 2010, 2014 ; Heubes et al. 2013). Nos résultats montrent qu'au Togo, à l'exception du Groupe 1 (taxons thermophiles), les changements climatiques auront des effets dévastateurs sur la niche climatique potentielle de tous les autres groupes. C'est d'ailleurs cette tolérance du Groupe 1 à des températures plus chaudes qui lui permet d'être le seul à pouvoir étendre sa niche dans le futur, dans la mesure où le changement climatique est largement assimilable à un réchauffement climatique (IPCC 2013). Les travaux de Hansen et al. (2010) ont à ce propos relevé que l'extinction des espèces est fonction du réchauffement climatique. En effet, à l'échelle du Togo, la zone réunissant les conditions climatiques nécessaires à la présence simultanée des taxons étudiés se restreindra d'environ 42,37% à 79,53% à l'horizon 2070 par rapport à son étendue initiale. Nos résultats montrent des pertes pouvant dépasser 60% pour le Groupe 2, 70% pour le genre *Asplenium*, voire 80% pour le Groupe 4. Ces restrictions drastiques des niches climatiques potentielles de ces taxons induiront inéluctablement des conséquences dévastatrices sur leur richesse spécifique. En effet, les liens entre la perte des habitats et la diversité spécifique ont été également démontrés pour toutes les composantes de la biodiversité (Brooks et al. 2002 ; Thomas et al. 2004). Toutefois, au sein de la niche climatique d'un taxon, sa présence effective au sein d'un habitat est subordonnée aux conditions micro-écologiques particulières (sol, végétation, présence de cours d'eau, etc.) régissant sa niche effective (Araújo & Guisan 2006).

Les aires protégées en tant que refuges pour les Ptéridophytes dans le contexte des changements climatiques

Au cours de la dernière période glaciaire, certaines régions dont les Monts Togo ont joué un rôle majeur dans la conservation des Ptéridophytes en Afrique subsaharienne, desquelles ces plantes ont recolonisé les régions environnantes avec l'amélioration des conditions climatiques (Aldasoro et al. 2004). A l'instar de la plupart de ces régions dénommées « refuges » de biodiversité, les Monts Togo risquent de ne pas pouvoir continuer à jouer ce rôle face aux changements climatiques. De plus, les changements climatiques pourraient constituer un moteur d'accentuation d'autres menaces sur la biodiversité au rang desquelles se situent les changements d'occupation du sol, la fragmentation des habitats et la surexploitation des ressources naturelles (Alkemade et al. 2009 ; Leadley et al. 2010 ; Heubes et al. 2013). Nos résultats montrent que les Monts Togo constituent une région favorable à la présence actuelle et surtout à la préservation de la niche climatique de l'ensemble des groupes de Ptéridophytes, quel que soit le scénario climatique considéré. Ayant déjà joué ce rôle de refuge par le passé (Aldasoro et al. 2004), les Monts Togo constitueront alors un refuge d'importance majeure pour les Ptéridophytes du Togo et des régions voisines du Ghana et du Bénin. Pourtant, cette partie du pays manque cruellement d'aires protégées. Il est alors crucial d'apporter des réponses appropriées pour la préservation des habitats de cette partie du pays (Carnaval et al. 2009 ; Araújo et al. 2011 ; Le Saout et al. 2013).

L'approche méthodologique de cette étude consiste à associer l'analyse des projections des niches climatiques des taxons au contexte des aires protégées, car seules ces dernières sont en mesure de garantir la préservation de la biodiversité face aux menaces d'origine anthropique au sein des refuges climatiques identifiés (Bruner et al. 2001 ; Araújo et al. 2011 ; Bellard et al. 2012). Dans les régions tropicales, les aires protégées ont largement démontré leur capacité à préserver et à restaurer les habitats naturels (Bruner et al. 2001). Ces aires protégées pourraient ainsi permettre une meilleure résilience de la biodiversité face aux changements climatiques (Mansourian et al. 2009), à travers la création et le maintien des conditions écologiques nécessaires à la présence de ces espèces, même hors de leur niche climatique théorique (Dobrowski 2011). Malheureusement, la durabilité du rôle de conservation de ces aires protégées peine encore à s'affirmer dans un environnement de plus en plus menacé par les actions anthropiques (Carey et al. 2000 ; Atsri et al. 2018).

CONCLUSION

Cette étude a cherché à répondre aux questions concernant la vulnérabilité des Ptéridophytes. Bien que partageant généralement les mêmes niches, les Ptéridophytes possèdent des particularités écologiques qui leur confèrent des degrés de vulnérabilités différents face aux changements climatiques. Nos résultats suggèrent que les taxons thermophiles seront potentiellement les seules à tirer profit des changements climatiques à venir, en colonisant des niches qui leur étaient jusqu'à présent inaccessibles. A l'opposé, les taxons presque endémiques de la région malgache seront probablement les

plus fortement impactées et se confineront dans des niches qui seront également propices pour l'ensemble des autres Ptéridophytes. Les aires protégées du pays joueront, en tant que refuges climatiques, un rôle majeur dans la survie de ces plantes face aux changements climatiques. Toutefois, la complexité des interactions entre les changements climatiques et les autres menaces sur la biodiversité soulève des questions quant à la réelle durabilité du rôle de conservation de ces aires protégées aussi bien pour les Ptéridophytes que pour le reste de la biodiversité.

Toutefois, malgré la fiabilité avérée des modèles de distribution entropiques tels que ceux générés par Maxent (Elith et al. 2006 ; Hernandez et al. 2006 ; Wisz et al. 2008), il serait intéressant d'étudier l'impact du choix du Modèle de Circulation Générale (MCG) sur la projection future de la niche des taxons étudiés. En effet, bien que le MCG utilisé dans cette étude soit approuvée par le 5^{ème} rapport du GIEC et évalué comme approprié pour la zone de l'étude (McSweeney et al. 2015), la qualité des prédictions de la projection future des niches se verrait améliorée par la combinaison d'une série de données climatiques issues de plusieurs MCG (Thuiller et al. 2019).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Dr. Ségla K.N. pour sa relecture constructive de la version préliminaire de l'article ainsi que MM. Sodjinou K.E. et Hlovor A.K.D. pour leur aide dans la collecte des données sur le terrain. Nous remercions également les reviewers anonymes dont les remarques et suggestions ont permis d'améliorer la qualité de l'article.

REFERENCES

- Abotsi K.E. (2018) The Pteridophytes from Togo (West Africa). Version 1.2. Biodiversity Data Journal. Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/jjecvf> accessed via GBIF.org on 2019-12-11.
- Abotsi K.E., Kokou K., Dubuisson J.-Y., Rouhan G. (2018) A first checklist of the Pteridophytes of Togo (West Africa). *Biodiversity Data Journal* 6: e24137. <https://doi.org/10.3897/BDJ.6.e24137>
- Abotsi K.E., Radji A., Rouhan G., Dubuisson J.-Y., Kokou K. (2015) The Pteridaceae family diversity in Togo. *Biodiversity Data Journal* 3: e5078. <https://doi.org/10.3897/BDJ.3.e5078>
- Aldasoro J.J., Cabezas F., Aedo C. (2004) Diversity and distribution of ferns in sub-Saharan Africa, Madagascar and some islands of the South Atlantic. *Journal of Biogeography* 31(10): 1579–1604. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01106.x>
- Alkemade R., Oorschot M. van, Miles L., Nellemann C., Bakkenes M., Brink B. ten (2009) GLOBIO3: A framework to investigate options for reducing global terrestrial biodiversity loss. *Ecosystems* 12(3): 374–390. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9229-5>
- Araújo M.B., Alagador D., Cabeza M., Nogués-Bravo D., Thuiller W. (2011) Climate change threatens European conservation areas. *Ecology Letters* 14(5): 484–492. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01610.x>
- Araújo M.B., Cabeza M., Thuiller W., Hannah L., Williams P.H. (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global*

- Change Biology* 10(9): 1618–1626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00828.x>
- Araújo M.B., Guisan A. (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33(10): 1677–1688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x>
- Atsri H.K., Konko Y., Cuni-Sanchez A., Abotsi K.E., Kokou K. (2018) Changes in the West African forest-savanna mosaic, insights from central Togo. *PLOS ONE* 13(10): e0203999. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203999>
- Baldwin R.A. (2009) Use of maximum entropy modeling in wildlife research. *Entropy* 11(4):854–866. <https://doi.org/10.3390/e11040854>
- Bellard C., Bertelsmeier C., Leadley P., Thuiller W., Courchamp F. (2012) Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15(4): 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bergeron A., Pellerin S. (2014) Pteridophytes as indicators of urban forest integrity. *Ecological Indicators* 38: 40–49. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.10.015>
- Brooks T.M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B., Rylands A.B., Konstant W.R., Flick P., Pilgrim J., Oldfield S., Magin G., Hilton-Taylor C. (2002) Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16(4): 909–923. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00530.x>
- Bruner A.G., Gullison R.E., Rice R.E., da Fonseca G.A.B. (2001) Effectiveness of parks in protecting tropical biodiversity. *Science* 291(5501): 125–128. <https://doi.org/10.1126/science.291.5501.125>
- Bystrakova N., Peregrym M., Dragicevic S. (2015) Effect of environment on distributions of rock ferns in the Mediterranean climate: The case of the genus *Asplenium* in Montenegro. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 215: 84–91. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.07.003>
- Carey C., Dudley N., Stolton S. (2000) Squandering paradise? Gland, Switzerland, WWF International.
- Carnaval A.C., Hickerson M.J., Haddad C.F.B., Rodrigues M.T., Moritz C. (2009) Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science* 323(5915): 785–789. <https://doi.org/10.1126/science.1166955>
- Cotillon S.E. (2017) West Africa land use and land cover time series. FactSheet 2017–3004. In: USGS (ed.) U.S. Geological Survey Series No. 2017–3004. Reston, VA. Available at <http://pubs.er.usgs.gov/publication/fs20173004> [accessed 11 Nov. 2019].
- Dauby G., Zaiss R., Blach-Overgaard A., Catarino L., Damen T., Deblauwe V., Desein S., Dransfield J., Droissart V., Duarte M.C., Engledow H., Fadeur G., Figueira R., Gereau R.E., Hardy O.J., Harris D.J., de Heij J., Janssens S., Klomberg Y., Ley A.C., Mackinder B.A., Meerts P., van de Poel J.L., Sonké B., Sosef M.S.M., Stévant T., Stoffelen P., Svenning J.-C., Sepulchre P., van der Burgt X., Wieringa J.J., Couvreur T.L.P. (2016) RAINBIO: a mega-database of tropical African vascular plants distributions. *PhytoKeys* 74: 1–18. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.74.9723>
- Dobrowski S.Z. (2011) A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* 17(2): 1022–1035. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x>
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., A. Loiselle B., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., McC. Overton J.McC.M., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29(2): 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Ern H. (1979) Die Vegetation Togos. Gliederung, Gefährdung, Erhaltung. *Willdenowia* 9(2): 295–312.
- Fick S.E., Hijmans R.J. (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12): 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Hansen L., Hoffman J., Drews C., Mielbrecht E. (2010) Designing climate-smart conservation: guidance and case studies. *Conservation Biology* 24(1): 63–69. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01404.x>
- Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guégan J.-F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E., Turner J.R.G. (2003) Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84(12): 3105–3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>
- Hernandez P.A., Graham C.H., Master L.L., Albert D.L. (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29(5): 773–785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- Heubes J., Schmidt M., Stuch B., García Márquez J.R., Wittig R., Zizka G., Thiombiano A., Sinsin B., Schaldach R., Hahn K. (2013) The projected impact of climate and land use change on plant diversity: an example from West Africa. *Journal of Arid Environments* 96: 48–54. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2013.04.008>
- Hijmans R.J. (2019) raster: Geographic data analysis and modeling. (Version 2.8-19). Available at <https://CRAN.R-project.org/package=raster> [accessed 11 Dec. 2019].
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. (2005) Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- IPCC (2013) Summary for policymakers. In: Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. (eds) Climate change: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, UK & New York, USA, Cambridge University Press.
- IUCN, UNEP (2015) Ecosystem profile: Guinean forests of West Africa biodiversity hotspot. Critical Ecosystem Partnership Fund. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1724.8889>
- Jones M.M., Ferrier S., Condit R., Manion G., Aguilar S., Pérez R. (2013) Strong congruence in tree and fern community turnover in response to soils and climate in central Panama. *Journal of Ecology* 101(2): 506–516. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12053>
- Kreft H., Jetz W. (2007) Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(14): 5925–5930. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608361104>
- Kreft H., Jetz W., Mutke J., Barthlott W. (2010) Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity. *Ecography* 33(2): 408–419. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06434.x>
- Le Saout S., Hoffmann M., Shi Y., Hughes A., Bernard C., Brooks T.M., Bertzky B., Butchart S.H.M., Stuart S.N., Badman T., Rodrigues A.S.L. (2013) Protected areas and effective biodi-

- iversity conservation. *Science* 342(6160): 803–805. <https://doi.org/10.1126/science.1239268>
- Leadley P.W., Krug C.B., Alkemade R., Pereira H.M., Sumaila U.R., Walpole M., Marques A., Newbold T., Teh L.S., van Kolck J. (2014) Progress towards the Aichi biodiversity targets: an assessment of biodiversity trends, policy scenarios and key actions (Global Biodiversity Outlook 4). CBD Technical Series No. 78. Montreal, Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Available at <https://www.cbd.int/doc/publications/cbd-ts-78-en.pdf> [accessed 11 Dec. 2019].
- Leadley P.W., Pereira H.M., Alkemade R., Fernandez-Manjarrés J.F., Proença V., Scharlemann J.P.W., Walpole M. (2010) Biodiversity scenarios: projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. CBD Technical Series No. 50, Montreal, Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Available at <https://www.cbd.int/doc/publications/cbd-ts-50-en.pdf> [accessed 11 Dec. 2019].
- Mansourian S., Belokurov A., Stephenson P.J. (2009) Rôle des aires protégées forestières dans l’adaptation aux changements climatiques. *Unasylva* 60(231/232): 63–69.
- McSweeney C.F., Jones R.G., Lee R.W., Rowell D.P. (2015) Selecting CMIP5 GCMs for downscaling over multiple regions. *Climate Dynamics* 44(11): 3237–3260. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2418-8>
- MERF (2014) Stratégie et plan d’action national pour la biodiversité du Togo 2011–2020. Préparé par Ministère de l’Environnement et des Ressources Forestières. Available at http://tg.chm-cbd.net/implementation/strat_cbd/strategie-et-plan-d-action-national-pour-la-biodiversite-du-togo [accessed 14 Oct. 2018].
- Merow C., Smith M.J., Silander J.A. (2013) A practical guide to MaxEnt for modeling species’ distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36(10): 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis. Washington DC, World Resources Institute. Available at <http://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/344031> [accessed 11 Dec. 2019].
- Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair M.E. (2017) Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40(7): 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3): 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips S.J., Dudík M., Schapire R.E. (2018) Maxent software for modeling species niches and distributions. Version 3.4.1. Available at http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/ [accessed 5 Jun. 2018].
- PPG I (2016) A community-derived classification for extant lycophytes and ferns: PPG I. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- SCBD (2018) Togo - Country profile: biodiversity facts. Available at <https://www.cbd.int/countries/profile/default.shtml?country=tg#facts> [accessed 12 Jan. 2018].
- Swets J.A. (1988) Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* 240(4857): 1285–1293. <https://doi.org/10.1126/science.3287615>
- Thomas B.A. (1999) Some commercial uses of pteridophytes in Central America. *American Fern Journal* 89(2): 101–105. <https://doi.org/10.2307/1547344>
- Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F.N., Siqueira M.F. de, Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Jaarsveld A.S. van, Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L., Williams S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature* 427(6970): 145–148. <https://doi.org/10.1038/nature02121>
- Thuiller W., Guéguen M., Renaud J., Karger D.N., Zimmermann N.E. (2019) Uncertainty in ensembles of global biodiversity scenarios. *Nature Communications* 10(1): 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09519-w>
- Van Zonneveld M., Koskela J., Vinceti B., Jarvis A. (2009) Impact of climate change on the distribution of tropical pines in Southeast Asia. *Unasylva* 231(232): 24–29.
- Wisn M.S., Hijmans R.J., Li J., Peterson A.T., Graham C.H., Guisan A. (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* 14(5): 763–773. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x>
- Communication Editor: Pierre Meerts.
- Submission date: 23 Jul. 2019
Acceptance date: 8 Nov. 2019
Publication date: 26 Mar. 2020