



Thèse



En vue de l'obtention du grade de
Docteur de l'Université de Guyane

Discipline : *Sciences et Technologies*
Spécialité : *Ecologie*

Présentée et soutenue publiquement le 1er janvier 2018 par :
Ariane Mirabel

Trajectoires de biodiversité en forêt tropicale
exploitée

JURY

PRENOM NOMJURY1	Professeur d'Université	Membre du Jury
PRENOM NOMJURY2	Professeur d'Université	Membre du Jury
PRENOM NOMJURY3	Professeur d'Université	Membre du Jury
PRENOM NOMJURY4	Professeur d'Université	Membre du Jury
PRENOM NOMJURY5	Professeur d'Université	Membre du Jury
PRENOM NOMJURY6	Professeur d'Université	Membre du Jury
PRENOM NOMJURY7	Professeur d'Université	Membre du Jury

École doctorale °587 : *Diversités, santé et développement en Amazonie*

Table des matières

Table des matières	iii
1 Introduction générale	1
1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels	1
1.2 Conservation et protection des forêts tropicales	2
1.3 Diversité et assemblage des communautés	3
Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés	4
Les règles d'assemblage des communautés	4
1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?	6
Composition et dissimilarité entre communautés	6
Assemblage et structure des communautés	7
Les composantes de la diversité	8
Résolution du biais d'échantillonnage	10
Diversité fonctionnelle	10
1.5 La Guyane Française et l'exemple de la station de Pa- racou	14
Le contexte Guyanais	14
Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne .	15
Méthodes d'inventaires	16
1.6 Problématique et plan de la thèse	16
2 Article 1 : Des inventaires forestiers aux trajectoires de diversité : le problème universel de l'incertitude	19
2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques	19
2.2 Article 1 _ Inescapable Taxonomists : Workable Bio- diversity Management Must Base on a Minimum Field Work	21
2.3 La recherche et les suivis à long terme : application de la méthode de propagation aux inventaires de Paracou	21
Profils d'incertitude taxonomique	21
Cas particulier de Paracou	22
3 Article 2 : trajectoires de diversité des parcelles	23

4 Article 3 : Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés	25
5 Conclusion et perspectives	27
5.1 L'enfer vert, le déterminisme aléatoire (c'est n'importe quoi comme titre)	27
Trajectoires fonctionnelles	28
Trajectoires taxonomiques	29
5.2 Vers une gestion plus durable intégrant la préservation de la biodiversité	30
Quels critères de restauration ?	30
Choix des traits et limite sde l'approche fonctionnelle .	31
5.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux modèles de dynamique forestière	31
Prédire les variations de diversité en fonction de l'intensité d'exploitation	32
Simuler la perturbation à partir des trajectoires temporelles	33

CHAPITRE 1

Introduction générale

Les forêts couvrent 30% de la surface terrestre et assurent de nombreux biens et services environnementaux, économiques et sociaux indispensables à l'équilibre planétaire. Elles régulent le climat, la qualité de l'eau, de l'air et des sols et abritent une diversité biologique exceptionnelle. Elles subviennent aux besoins alimentaires de la population mondiale et permettent son développement économique en tant que source de matières premières, de revenus et d'opportunités de développement. Enfin, indispensables au bien être des populations, elles représentent des valeurs historiques, culturelles et patrimoniales irremplaçables.¹ Malgré leur importance les forêts sont aujourd'hui extrêmement menacées dans le contexte actuel de changements globaux.

1. **FRA2015 ; Tilman2014.**

1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels

Par "forêt" ou "écosystème forestier" on entend les assemblages de plantes, animaux et microorganismes avec leur environnement qui définissent une unité fonctionnelle, et dont les arbres sont les composants essentiels.² Les forêts portent de forts enjeux de conservation, en restant les régions les moins anthroposées et en accueillant la diversité animale et végétale et les taux d'endémisme les plus importants du globe.³

2. **FRA2000.**

A l'échelle locale, les forêts entretiennent les cycles de l'eau et des nutriments (azote, phosphore, etc), et régulent le climat et la fertilité des sols.⁴ A l'échelle globale, elles régulent les émission de gaz à effet de serre (*GES*) en compensant les émissions en tant que puits de carbone de $1.1 \pm 0.8 \text{ PgC.yr}^{-1}$, mais sont également une source potentielle de GES lorsque elles sont dégradées et libèrent le carbone stocké dans leur biomasse.⁵

3. **Myers2000 ; Mittermeier2003.**

Les forêts assurent directement la subsistance de 500 millions de

4. **Malhi2008 ; Isbell2017.**

5. **Pan2011 ; Roy2017.**

personnes en tant que source de nourriture (par la chasse et la collecte de produits forestiers non ligneux comestibles), d'eau, de matériaux de construction, et d'énergie (par l'utilisation du bois de chauffage et de cuisson). Elles sont de plus indispensables au bien-être des populations et possèdent d'importantes dimensions culturelle, spirituelle et patrimoniale. Enfin, l'exploitation forestière correspond à de forts enjeux économiques : elle représente ~ 1% du PIB mondial, une part importante de l'emploi et rsete l'une des principales sources d'énergie.⁶

6. **CBDdiversity2011;**
FAO2014.

7. **FAO2009.**

8. **Pachauri2014.**

Indispensables et irremplaçables, les forêts disparaissent ou sont dégradées à une vitesse croissante : entre 2013 et 2015 par exemple leur surface globale a diminué de 3%.⁷ Elles subissent de fortes pressions anthropiques allant des changements d'usage des terres, tels que le déboisement pour l'élevage ou l'agriculture, à l'exploitation du bois légitime ou illégale, à la chasse ou à l'introduction d'espèces invasives. Elles subissent également les changements climatiques globaux qui augmentent la fréquence des événements extrêmes tels que les sécheresses, les incendies, ou les inondations....⁸

Une prise de conscience globale de ces pressions diverses a été entérinée par la conférence des nations unies sur l'environnement et le développement à Rio en 1992. De nombreux engagements politiques de surveillance, de conservation de la biodiversité et de préservation du fonctionnement des forêts ont pris mais les menaces persistent ou s'accroissent malgré tout.⁹

9. **Summit1992;**
Schlaepfer2000 ; Dirzo2003a ;
Morales-Hidalgo2015.

10. **Dirzo2003a ; Hansen2013.**

11. **Gentry1988 ; FAO2011.**

12. **Asner2009.**

13. **Vitousek1997 ;**
Cardinale2012.

Dans ce contexte les forêts tropicales sont particulièrement menacées. Les bassins forestiers tropicaux représentent 19.6 million de km² et représentent des enjeux économiques et de préservation primordiaux au niveau mondial.¹⁰ Ils accueillent la diversité biologique la plus élevée au monde et sont les plus grandes forêts n'ayant jamais connu de forte perturbation anthropique.¹¹ Historiquement peu peuplées, ces régions connaissent cependant une croissance démographique moyenne de près de 1,4% par an qui entraîne des pressions anthropiques croissantes et rendent leur devenir incertain.¹² Nombre d'espèces des écosystèmes forestiers ont déjà disparu aujourd'hui, engendrant une "érosion" de la biodiversité qui participe à ce qui est déjà qualifié de sixième extinction de l'ère moderne.¹³

1.2 Conservation et protection des forêts tropicales

14. **Sist2015.**

La conservation des forêts tropicales est aujourd'hui un enjeu majeur, mais la seule désignation d'aires protégées ne suffit pas à maintenir leur immense biodiversité et leur fonctionnement complexe.¹⁴ Dans ce contexte, l'exploitation forestière est centrale car elle as-

sure à la fois des profits économiques et sociaux tout en préservant la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes comme dans le cas de l'exploitation sélective. L'exploitation sélective correspond à l'exploitation de quelques espèces cibles dont les individus à exploiter sont désignés à l'avance. L'exploitation sélective implique des trouées éparses de la canopée et l'ouverture d'un réseau important de dessertes pouvant impacter la biodiversité des forêts.

L'exploitation sélective, moins préjudiciable au fonctionnement de l'écosystème que de nombreuses autres activités anthropiques, est appliquée aujourd'hui sur environ 20% de la surface des forêts tropicales et représente 12% de la production mondiale de bois d'oeuvre.¹⁵ Bien qu'ayant un potentiel important pour la préservation des forêts, l'exploitation sélective peut avoir des conséquences significatives et entraîner par exemple des changements dans la composition et la diversité des communautés, voire l'extinction locale d'espèces.¹⁶ Les pratiques de gestion forestière, définies principalement par le diamètre minimum de coupe et par le temps de récupération après exploitation,¹⁷ sont aujourd'hui essentiellement calibrées en vue de la reconstitution du stock de bois d'oeuvre. Elles tendent cependant de plus en plus à intégrer des enjeux de conservation en visant la restauration de la diversité en espèces ou du fonctionnement de l'écosystème. La gestion durable des forêts est en effet définie par l'ITTO (*International Tropical Timber Organization*) comme devant maintenir la production des produits et services forestiers sans entraîner de préjudice à l'intégrité et la productivité future des forêts ni de dommages environnementaux ou sociaux collatéraux.¹⁸ Dans ce contexte, clarifier l'impact de l'exploitation sur la diversité et la composition des forêts est primordial à toute réflexion sur la durabilité et l'amélioration de la gestion sylvicole.

1.3 Diversité et assemblage des communautés

Les arbres sont les éléments essentiels des écosystèmes forestiers. Leur diversité reflète celle des autres groupes floristiques et faunistiques et détermine largement le fonctionnement des forêts.¹⁹ Individuellement, chaque espèce a une valeur intrinsèque pour le patrimoine naturel global et, selon ses caractéristiques biologiques, peut avoir un rôle clé dans la communautés comme pour les espèces *clé de voûte*.²⁰ A l'échelle de la communauté, les processus et la productivité de l'écosystème sont définis par les interactions entre individus et avec l'environnement et dépendent de la diversité et de la composition de l'assemblage d'espèces.²¹ De même la diversité détermine la stabilité et la résilience des communautés, une diversité élevée paliant l'impact des maladies, des espèces invasives et des variations

15. Martin2015.

16. Gibson2011.

17. Sist2015.

18. ITTO2005.

19. Guitet2017.

20. Jones1994; Power1996;
Gardner2007.

21. Begon2006.

22. Elmquist2003.

environnementales.²²

L'érosion de la biodiversité impacte donc nécessairement le fonctionnement des écosystèmes mais le détail de la réponse des communautés et des conséquences de cette érosion reste mal connu.

Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés

Une perturbation correspond à des changements dans l'environnement biotique (interactions entre individus) et abiotique (ensoleillement, flux d'eau, de nutriments et de matière) des communautés. La réponse des communautés aux perturbations a été décrite comme une succession temporelle de processus écologiques consécutifs à ces changements environnementaux. Les modèles de succession identifiés correspondent dans un premier temps au recrutement d'espèces pionnières, meilleures acquéreuses des ressources rendues disponibles après perturbation. Dans un deuxième temps, suivant la croissance des premiers recrutés, la disponibilité en ressources diminue, la compétition augmente et exclut finalement la disparition des espèces les moins compétitives. Les pionnières installées dans un premier temps, sénescentes ou exclues par la compétition, sont alors remplacées par les espèces de succession tardive qui correspondent en forêt tropicale à des espèces de croissance lente mais ayant une longue durée de vie. Cette succession restaure de façon déterministe une communauté de succession tardive via la combinaison de processus démographiques de mortalité (disparition), et de recrutement (apparition) d'espèces dans la communauté.²³

23. Denslow2000.

Le recrutement correspond à la suite d'événements de production, de dissémination et de germination des graines, puis de survie et de croissance des plantules jusqu'à un seuil de recrutement. Ce seuil est un diamètre minimum, représentatif de la taille et de la biomasse de l'arbre, à partir duquel l'individu est considéré comme assez développé pour participer au fonctionnement de l'écosystème et pour intégrer les inventaires. Les processus écologiques qui régulent le recrutement des espèce déterminent donc la réponse des communautés aux perturbations et leur résilience en termes de diversité, de composition et de fonctionnement.²⁴

24. Denslow1980 ; Schnitzer2001 ; Asner2004.

Les règles d'assemblage des communautés

Expliciter et comprendre la réponse des forêts aux perturbations nécessite d'expliquer les processus écologiques sous-jacents. Plusieurs hypothèses sur les processus d'assemblage des communautés sont débattues aujourd'hui, notamment quant au rôle des processus stochastiques et déterministes. Les processus déterministes sélectionnent les espèces de la communauté selon leur performance dans l'environne-

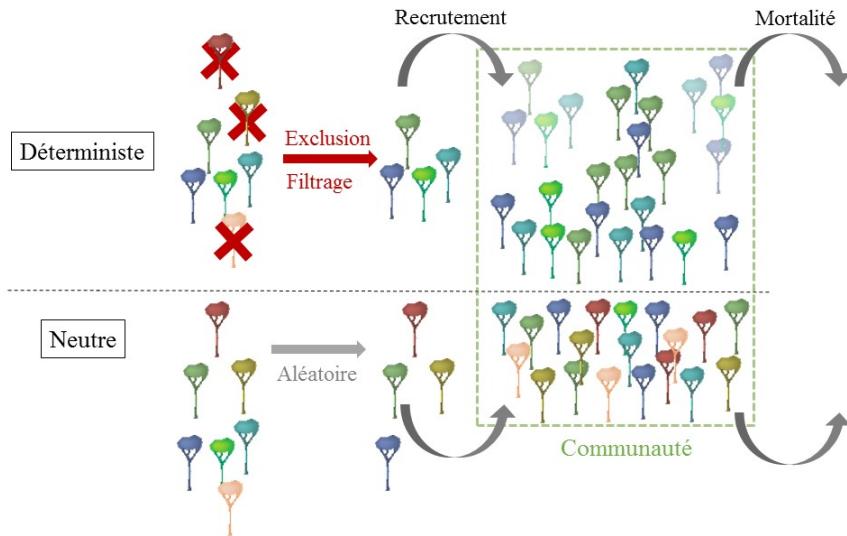


FIG. 1.1 : Schéma des processus déterminant la réponse des communautés végétales aux perturbations. Les processus déterministes (partie haute) sélectionnent les espèces recrutées dans la communauté selon leurs préférences environnementales et leur compétitivité, tandis que les processus stochastiques (partie basse) reviennent à une sélection aléatoire.

ment biotique et abiotique de la communauté , définie par leurs caractéristiques biologiques.²⁵ Les processus stochastiques, qui relèvent de la théorie neutre, supposent un assemblage aléatoire dépendant uniquement de l'histoire de la communauté et des limitations physique de dispersion ou de croissance (barrière à la dispersion, ordre d'arrivée des espèces) 1.1.²⁶

Le débat quant au rôle respectifs des processus stochastiques et déterministes est matérialisé dans le cas des forêts tropicales par la controverse sur la théorie des perturbations intermédiaires (*Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH* en anglais). Cette théorie suppose la prépondérance de processus déterministes d'exclusion compétitive et de filtrage des espèces et prédit que, sous un certain seuil, la diversité est d'autant plus élevée que le milieu est perturbé.²⁷ Un tel régime de perturbations intermédiaires ferait varier les conditions environnementales sans engendrer de modification drastique. Cette variabilité permettrait à un large panel d'espèces de s'installer ou de s'imposer lorsque les conditions environnementales leur deviennent favorables ou qu'elles deviennent plus compétitives relativement au reste de la communauté. Au delà d'un seuil d'intensité de perturbation en revanche les processus de sélection excluent plus d'espèces qu'ils n'en favorisent et la diversité des communautés diminue.²⁸

A l'inverse la théorie neutre suppose que les espèces sont équiva-

25. Molino2001.

26. Hubbell2001.

27. Molino2001.

28. Chesson2000 ; Kariuki2006a ; Berry2008a.

lentes et que leur abondance ne dépend pas de leurs caractéristiques biologiques. L'abondance des espèces dépendrait plutôt de processus aléatoires de dispersion, de croissance et de survie qui résultent en un assemblage stochastique des communautés.²⁹

Bien que débattues les hypothèses déterministe et stochastique ne sont cependant pas incompatibles et ont montré pouvoir prédire la structure des communautés à différentes échelles et à différents niveaux de richesse. Il est vraisemblable que les communautés résultent de combinaisons variables de processus déterministes et stochastiques, et la question se porte alors sur les facteurs qui influencent l'importance relative de ces processus.³⁰

^{29.} Hubbell2001.

^{30.} Chave2004.

1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?

Les processus démographiques et les règles d'assemblage d'espèces déterminent la structure, la composition et la diversité des communautés. Prédire et gérer l'avenir des forêts et en particularité de leur précieuse diversité biologique nécessite de comprendre le rôle des ces différents processus dans la définition de la diversité biologique dans tous ses aspects. La biodiversité est définie de l'échelle du gène à celle de l'écosystème considère la diversité des plantes, animaux, champignons et microorganismes qui constituent les écosystèmes, de leur variabilité génétique et phénotypique, et de la variabilité de leurs assemblages.³¹ La biodiversité est souvent réduite à celle de richesse en espèces, mais tient compte en réalité des multiples aspects de richesse, d'homogénéité, de disparité et d'interactions entre les éléments du vivant qui constituent les communautés. Appréhender les différents aspects de la biodiversité permet d'identifier les mécanismes écologiques fondamentaux qui régissent les écosystèmes et leurs dynamiques spatiales et temporelles.³²

^{31.} Loreau2005.

^{32.} Purvis2000 ; Loreau2005.

Composition et dissimilarité entre communautés

De nombreuses mesures permettent d'estimer ce turnover, qui prennent en compte ou non l'abondance des espèces.³³ Nous avons choisis ici de mesurer le taux de remplacement d'abondance, ou similitude de Bray-Curtis, qui représente dans quelle mesure une communauté est le sous-ensemble d'une plus grande. En pratique, si la communauté recrutée après exploitation répond aux mêmes lois que la communauté initiale elle sera équivalente à une communauté qui en aurait été tirée au hasard. La similitude de Bray-Curtis mesure la somme des abondances d'une communauté remplacées par une espèce différente, normalisée par l'abondance totale partagée entre les deux communautés (1.1).

^{33.} Podani2013.

$$T_{ab} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_i^a - x_i^b| - \left| \sum_{i=1}^n x_i^a - \sum_{i=1}^n x_i^b \right|}{\sum_{i=1}^n \max(x_i^a; x_i^b)} \quad (1.1)$$

Assemblage et structure des communautés

Une communauté, qu'elle soit végétale, animale ou microbienne, est constituée d'espèces aux effectifs différents : certaines sont très abondantes, d'autres moyennement communes et d'autres encore, souvent la majorité, sont rares. La façon la plus simple et immédiate de décrire une communauté est de donner la distribution d'abondance de ses espèces, qui représente les proportions d'espèces abondantes rapport aux espèces communes ou rares. Cette distribution bien que variable d'une communauté à l'autre, est régie par des lois écologiques lui donnant invariablement une courbe en creux 1.2.³⁴

^{34.} McGill 2007.

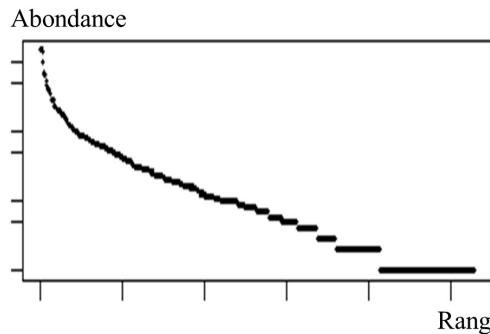


FIG. 1.2 : Exemple de distribution d'abondance pour une communauté d'arbres en forêt tropicale humide

Cette uniformité des distributions d'abondance a motivé le développement de modèles proposant des relations mathématiques entre le nombre d'espèces et leur abondance. Ces modèles reflètent le lien entre l'importance d'une espèce dans la communauté et la quantité de ressources qu'elle mobilise pour son développement : plus une espèce est compétitive, plus elle sera abondante. Ce lien s'établit vis à vis de la ressource limitante, qui peut être la lumière, l'eau disponible, les nutriments du sol, l'espace, etc.³⁵ Prédire une distribution d'abondance revient à prédire la répartition de la ressource limitante entre les espèces de la communauté. De nombreux modèles prédictifs ont été proposés, des modèles statistiques divisant aléatoirement la ressource selon une loi de probabilité donnant les effectifs de chaque espèce, aux modèles mécanistes divisant la ressource selon une formule prédéterminée, par exemple en la divisant successivement selon une fraction constante.³⁶

^{35.} Silvertown 2004 ; ter Steege 2006.

^{36.} Fisher 1943 ; Motomura 1932 ; Tokeshi 1993 ; Magurran 1988.

Ces modèles testés pour de nombreuses communautés, ont démontré pouvoir représenter correctement les communautés réelles et révéler les règles écologiques qui en régissent l'assemblage. Ce sont des outils adéquats pour comparer les communautés et en interpréter les différences, mais manipuler une distribution d'abondance reste compliqué car il s'agit d'une représentation en 2D et ne permet pas de quantifier les différences entre communautés. En revanche, les paramètres de ces distributions et des modèles proposés pour les représenter permettent de quantifier le nombre d'espèces, la forme de la distribution, ou encore l'homogénéité des abondances. Ces indicateurs sont les indices de diversité, résument de façon quantifiable les caractéristiques des distributions d'abondance.

Les composantes de la diversité

Si la biodiversité d'une communauté est souvent assimilée à sa richesse en espèces, elle englobe en réalité le nombre, l'abondance, la composition et les interactions entre les espèces. L'abondance en particulier est essentielle : une espèce dominante n'apportera pas la même contribution à l'écosystème qu'une espèce rare. Ainsi une communauté dominée par une ou deux espèces très abondantes sera intuitivement moins diverse qu'une autre avec autant d'espèces mais aux abondances équivalentes. L'homogénéité des abondances dans une population, ou *équitabilité*, peut être bien plus révélatrice du fonctionnement des écosystèmes que leur richesse ou leur composition. Cette idée est illustrée par l'hypothèse du ratio de biomasse selon laquelle les espèces dominantes sont bien plus déterminantes du fonctionnement des écosystèmes que les espèces rares. Les espèces peu communes n'ont une influence qu'à long terme, en tant que potentielles futures espèces dominantes si l'environnement change, ou pas d'influence si elles sont transitoires et ne persistent pas dans l'écosystème.³⁷

La richesse, simplement le nombre d'espèces recensées, et l'équitabilité, la régularité de distribution d'abondance des espèces, sont donc les deux composantes de la diversité taxonomique d'une communauté [1.3](#).³⁸

^{37.} Grime 1998.

^{38.} Whittaker 1965 ; Magurran 2004.

Mesurer la diversité ne revient donc pas à une mesure unique mais plusieurs indices de diversité qui combinent différemment les composantes de la diversité. Plusieurs familles d'indices de diversité ont été développées et regroupent les indices mesurés selon une même formule dont les déclinaisons accordent un poids variables aux composantes de la diversité. La famille des indices de diversité de Réyni par exemple, judicieuse pour l'étude des communautés végétales, rassemble les indices mesurés selon l'équation [\(1.2\)](#) modulée par un paramètre q appelé "ordre de diversité" qui correspond au

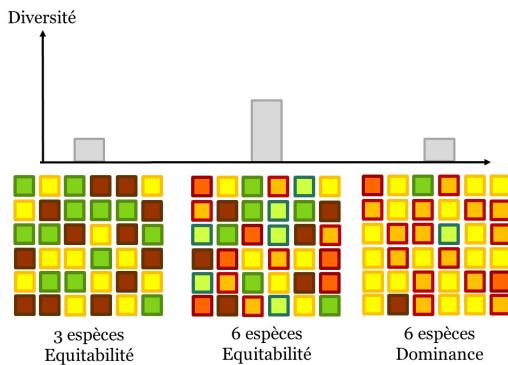


FIG. 1.3 : Les deux composantes de la diversité taxonomique : richesse (nombre d'espèces) et équitabilité (homogénéité de répartition)

poids des espèces rares par rapport aux espèces abondantes.³⁹ Plus l'ordre de diversité est élevé, plus les espèces rares sont négligées par rapport aux espèces abondantes.

39. Mendes2008.

$$^qH = \frac{1}{q-1} \left(1 - \sum_{s=1}^S p_s^q \right) \quad (1.2)$$

Dans cette famille d'indices de diversité se retrouvent les indices les plus utilisés dans la littérature : l'ordre 0 où chaque espèce contribue de la même façon correspond à la richesse spécifique, l'ordre 1 où richesse et équitabilité sont également prises en compte correspond à l'indice de Shannon, et l'ordre 2 pour lequel les espèces rares sont presque négligées correspond à l'indice de Simpson (parfois appelé "diversité en espèces abondantes").⁴⁰

Ces indices, mathématiquement corrects et représentatifs des différentes composantes de la diversité, ne donnent cependant pas un nombre intelligible qui permettent de comparer facilement différentes communautés. Les indices de diversité doivent être traduits en *nombre équivalent d'espèces* qui correspond au nombre d'espèces qu'aurait la communauté étudiée si toutes les espèces avaient la même abondance. Ce nombre équivalent d'espèces, ou *nombre de Hill*, est obtenu par transformation des valeurs obtenues par une exponentielle à base q.⁴¹

40. Shannon1948 ;
Simpson1949 ;
Tothmeresz1995. Patil1982 ;

Les mesures de diversité choisies sont donc la traduction intelligible en nombre équivalent d'espèces d'une déclinaison d'indices combinant richesse et équitabilité de différentes façons pour capter toute structure de diversité.

41. Hill1973.

Résolution du biais d'échantillonnage

En pratique aucun inventaire n'est exhaustif et l'étude de la diversité se heurte aux biais d'échantillonnage qui sous-estiment la richesse et faussent l'abondance des espèces. Corriger ce biais nécessite d'estimer les abondances réelles à partir des observations et des relations mathématiques reliant les abondances des différentes espèces. La première méthode développée correspond à la formule des fréquences de Turing⁴² où l'abondance réelle * s_v * d'une espèce observée v fois dans un échantillonnage de n individus dépend du nombre d'espèces observées également v fois et de celles d'espèces observées $v+1$ fois @ref{eq=formGoodTuring} :

$$\alpha_v = \frac{(v+1)}{n} \frac{s_{v+1}^n}{s_v^n} \quad (1.3)$$

Les singltons (espèces observées une seule fois) et les doubletons (espèces observées deux fois) sont alors particulièrement intéressants car il permettent d'estimer le nombre \hat{s}_0 d'espèces observées zéro fois ($s_0^n = \frac{s_1^n}{n}$) qui ont été manquées dans l'inventaire et peuvent être ajoutées aux observations pour corriger le biais d'échantillonnage de la richesse.

De nombreuses méthodes ont repris cette relation en y intégrant notamment la notion de *taux de couverture* qui quantifie l'effort d'échantillonnage d'un inventaire réel et permet de savoir quelle proportion de la communauté est échantillonnée.⁴³ La correction la plus adéquate a pu être déterminée selon le taux de couverture de l'inventaire et les estimateurs de la diversité sont aujourd'hui très fiables.⁴⁴

⁴². Good1953.

⁴³. Dauby2012.

⁴⁴. Chao2015 ; Marcon2015b.

Diversité fonctionnelle

Les mesures de diversité décrites précédemment, appelées diversité neutre, considèrent toutes les espèces de la même façon que celles-ci aient ou non des caractéristiques biologiques ou phylogénétiques proches. Ces diversités peuvent cependant facilement intégrer les caractéristiques des espèces en mesurant leur similarité et une communauté sera d'autant plus diverse que les espèces qui la constituent sont différentes. Pour des communautés végétales la diversité phylogénétique considère les distances entre espèces dans un arbre phylogénétique et la diversité fonctionnelle considère leurs différences morphologiques ou physiologiques 1.4.

Ces similarités sont ensuite intégrées aux indices de diversité, au même titre que la richesse et l'équitabilité, sous la forme d'une matrice de distances entre espèces calculée sur la base de leur phylogénie ou de leurs traits fonctionnels.

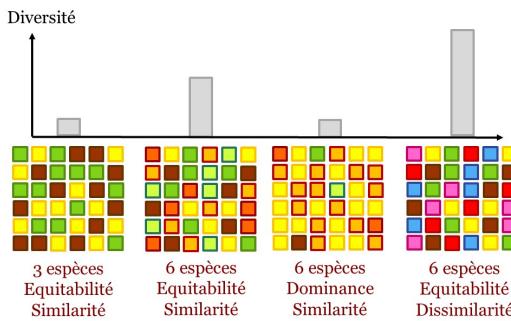


FIG. 1.4 : Troisième composante de la diversité : la similarité entre espèces basée sur des distances phylogénétiques ou taxonomiques

Les traits fonctionnels sont les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques des espèces, ils déterminent le fonctionnement des individus, leur performance de croissance et de survie, et leurs interaction avec l'environnement.⁴⁵ L'approche fonctionnelle décrivant les espèces et les individus selon leurs caractéristiques biologiques a été largement adoptée en écologie. D'une part, cette approche réduit la dimensionnalité des communautés, indispensable pour l'étude d'écosystèmes aussi riches que les forêts tropicales et permet de comparer les communautés quelle que soit leur composition en espèces.⁴⁶ D'autre part, composition et diversité fonctionnelle sont interprétables en termes d'utilisation des ressources et de flux de matière et d'énergie, et relient directement la diversité des communautés à leur fonctionnement. Enfin, cette approche appréhende la signature fonctionnelle des perturbations et permet d'identifier et de quantifier les processus déterminant la dynamique des communautés.⁴⁷ La définition des processus déterministes est qu'ils n'impliquent pas les espèces de la même façon selon leurs caractéristiques biologiques : l'exclusion abiotique d'espèces non adaptées à l'environnement se traduiront par une aggrégation de la communauté dans l'espace des traits fonctionnels et une diminution de sa diversité fonctionnelle, tandis que l'exclusion compétitive limitant les similarités entre espèces se traduira par une dispersion des traits fonctionnels de la communauté et une diversité fonctionnelle élevée.⁴⁸

L'approche fonctionnelle nécessite de choisir judicieusement les traits intégrés aux indices de diversité. Une vaste littérature a permis d'identifier les traits clés représentatifs de l'écologie et de la croissance des espèces et de leur influence sur le fonctionnement de l'écosystème.⁴⁹ Les traits foliaires tout d'abord, qui déterminent la stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources lumineuses, définissent un "spectre économique foliaire" qui oppose les espèces à larges feuilles fines ayant une forte capacité photosynthétique per-

45. Violle 2007b.

46. Begon 2006 ; Scheiter 2013 ; Mouillot 2013a ; Sakschewski 2016.

47. Funk 2017.

48. McGill 2006 ; Kunstler 2012.

49. Reich 2014.

50. Chave2009;
Valverde-Barrantes2017.

51. Reich1997; Wright2004.

52. Westoby1998; Herault2011.

53. .

54. .

55. <http://www.ecofog.gf/Bridge/>

56. Grime1998.

mettant une acquisition rapide des ressources, aux espèces à petites feuilles coriaces et résistantes. Un gradient similaire s'applique aux traits racinaires et aux propriétés du bois, opposant les espèces aux tissus légers à courte durée de vie permettant une croissance rapide à celles aux tissus denses plus résistants et mobilisant plus de ressources.⁵⁰ Les stratégies d'acquisition des ressources déterminent la stratégie de croissance des espèces : les espèces “acquisitives” auront une croissance rapide et une courte durée de vie tandis que les espèces “conservatives” auront une croissance plus lente mais une meilleure résistance aux conditions environnementales éprouvantes.⁵¹ A ces traits fonctionnels mesurables à l'échelle de l'individus s'ajoutent des *traits d'histoire de vie* mesurables à l'échelle de l'espèce. Parmi ces traits la masse des graines et la hauteur moyenne maximale des arbres à l'âge adulte ont montré être particulièrement représentatifs des stratégies de croissance, de survie et de reproduction.⁵² La combinaison de l'ensemble de ces traits spécifique, foliaires, racinaires et du bois appréhende la stratégie fonctionnelle des espèces, leurs préférences écologiques et leur performance de croissance et de survie. L'engouement récent de l'écologie pour l'approche fonctionnelle a de plus permis la création de bases de données fonctionnelles conséquentes et standardisées qui rendent possibles l'approche fonctionnelle à l'échelle des communautés [Kattge2011⁵³; Perez-Harguindeguy2013⁵⁴; ⁵⁵]

L'approche fonctionnelle considère la diversité des communautés mais également leur composition fonctionnelle mesurable par les valeurs moyennes de traits pondérées par l'abondance des espèces (*Community Weighted Means, CWM* en anglais). L'abondance des caractéristiques fonctionnelles détermine à la fois le fonctionnement des communautés et leur résilience. D'après la théorie du “ratio de biomasse”,⁵⁶ le rôle d'un individu dans l'écosystème dépend de la fraction de biomasse qu'il représente et le fonctionnement des communautés repose sur les espèces dominantes tandis que les espèces rares ont peu d'influence.

Par ailleurs la répartition d'abondance des traits fonctionnels amène à la notion de redondance fonctionnelle qui quantifie le nombre d'espèces partageant les mêmes valeurs de traits. La redondance fonctionnelle, souvent élevée en forêt tropicale, permet aux communautés de perdre des espèces sans nécessairement voir disparaître leur rôle dans l'écosystème : la redondance détermine en partie la résilience des communautés et atténue l'impact des perturbations. L'organisation de la redondance dans l'espace des traits d'une communauté renseigne sur les assemblages les plus stables qui se dégageraient le plus probablement après de nouvelles perturbations. La redondance fonctionnelle d'une communauté peut se mesurer dans l'espace fonctionnel à partir de la densité de probabilité de traits (*Traits Density*

*Probability, TDP en anglais) de chaque espèce.*⁵⁷ Les densités des espèces d'une communauté pondérées par leur abondance sont additionnées pour donner la redondance fonctionnelle sur l'ensemble de l'espace fonctionnel ou sur un espace restreint, comme nous le ferons par la suite quand on s'intéressera à la redondance fonctionnelle dans l'espace de la communauté de départ 1.5.

57. Carmona2016.

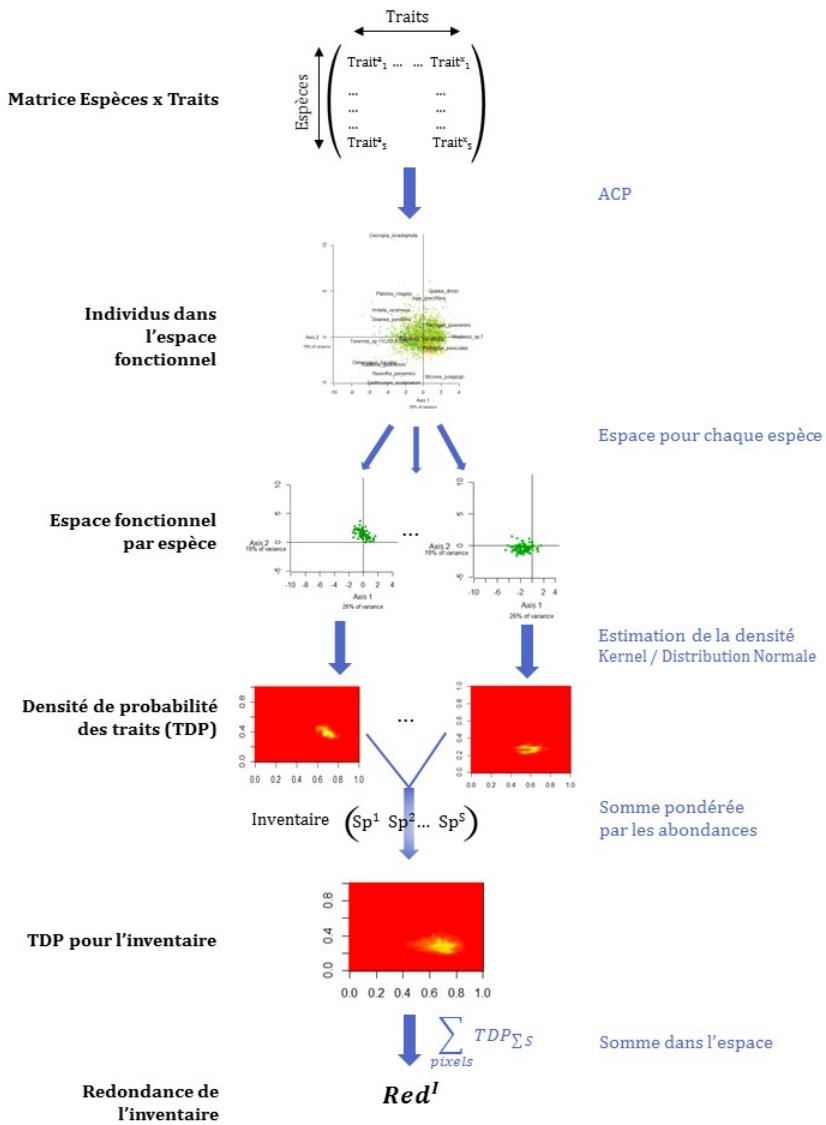


FIG. 1.5 : La redondance fonctionnelle est la somme des chevauchement entre espèces dans l'espace fonctionnel. Les individus de la base de données fonctionnelle sont représentés dans un espace à 2 dimensions grâce à une analyse en composantes principales (ACP). Une estimation par noyau estime ensuite la densité de probabilité des traits (TDP) de chaque espèce. La somme de ces densités pondérées par l'abondance des espèces donne enfin la redondance fonctionnelle de la communauté, interprétable comme le nombre d'espèces qui peuvent disparaître sans diminuer l'espace fonctionnel de la communauté.

1.5 La Guyane Française et l'exemple de la station de Paracou

Le bassin Amazonien est la plus riche des trois principales régions de forêt tropicale humide⁵⁸ et la Guyane française en est une région de 83 846 km² recouverte à 95% forestière au Nord-Est du continent sud-américain entre le Surinam et le Brésil.

^{58.} Gentry1988.

Le contexte Guyanais

La région appartient au bouclier des Guyanes qui s'étend de l'Amapa au Brésil jusqu'au delta de l'Orénoque au Venezuela. Formé il y a plus de 2 milliards d'années, le bouclier des Guyanes est un assemblage d'unités géomorphologiques façonnées par une succession d'épisodes géologiques, climatiques et marins. Ces unités correspondent à des conditions pédologiques, climatiques et topographiques déterminant la composition et la diversité du couvert végétal et les processus écologiques qui les régissent, tels que les migrations et le filtrage environnemental.⁵⁹

^{59.} Guitet2015.

Le relief Guyanais est une grande diversité topographique qui alterne entre des collines allant jusqu'à 50m d'altitude, et des bas-fonds humides. Les sols sont des Acrisols recouvrant une couche de saprolite transformée peu perméable qui entraîne un drainage latéral des précipitations. La profondeur des sols, leur composition et leur capacité de rétention et de drainage de l'eau sont très hétérogènes.⁶⁰

^{60.} Ferry2010 ; Robert2003.

Le climat est un climat tropical humide, davantage marqué par le régime des précipitations que par celui des températures. La température moyenne est 26°C et reste constante au cours de l'année tandis les précipitations moyennes annuelles varient de 2 000 à 4 000 mm.an⁻¹ et montrent une grande variabilité spatiale et temporelle. Les précipitations suivent un gradient décroissant marqué d'est en ouest et une forte variabilité au cours de l'année, avec une saison humide entre novembre et avril et une saison sèche d'avril à mi-juillet durant laquelle les précipitations sont inférieures à 50 mm.⁶¹

^{61.} Wagner2011.

La forêt Guyanaise est une forêt équatoriale sempervirente ombrophile de plaine. D'une richesse incroyable, elle accueille plus de 7 000 espèces végétales (hors champignons) dont 1 500 espèces d'arbres et une richesse faunistique toute aussi incroyable.⁶² La composition taxonomique des arbres est très variable sur le territoire. Plusieurs patrons de composition ont été mis en évidence selon un gradient du nord-ouest où dominent les familles botaniques des *Lecythidaceae* et *Cesalpinaeae*, au sud-est où dominent *Burseraceae* et *Mimosaceae*. Ces patrons suivent en particulier par une combinaison de gradients topographique et pédologique.⁶³

^{62.} DeNoter2008.

^{63.} Sabatier1989 ; Sabatier1997 ; Guitet2015.

Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne

Le dispositif de Paracou, installé entre les communes de Kourou et Sinnamary ($5^{\circ}18'N$ and $52^{\circ}53'W$), a été mis en place en 1984 pour étudier l'impact de l'exploitation forestière sélective sur les peuplements forestiers. Le dispositif correspond à l'origine à 12 parcelles de 6.25 ha ayant subi en 1984 un gradient de trois intensités d'abattage, d'éclaircies et de coupe de bois de chauffage. Le traitement de perturbation a été attribué selon un dispositif aléatoire de trois répliques de 4 traitements : parcelles témoins sans intervention (T_0), traitement 1 avec coupes d'abattage (T_1), traitement 2 avec abattage et éclaircies par annélation (T_2), traitement 3 avec abattage, éclaircies et coupe de bois de chauffage (T_3) ??.

En 1990, trois parcelles de 6.25ha et une parcelle de 25ha (parcelles 13, 14, 15 et 16) ont été ajoutées au dispositif pour l'étude et le suivi de la diversité en forêt non perturbée 1.6.

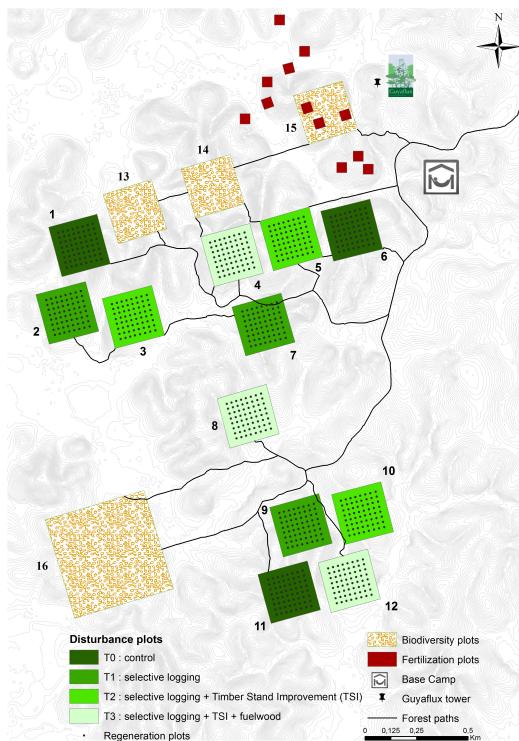


FIG. 1.6 : Dispositif expérimental de Paracou, schéma des 16 parcelles de suivi des dynamiques forestières. La couleur des parcelles indique l'intensité de perturbation appliquée à 9 des parcelles en 1984 (voir le tableau 1).

Sur l'ensemble du dispositif sont recensées 591 espèces d'arbres appartenant à 223 genre et 64 familles botaniques, principalement les *Fabaceae*, les *Chrisobalanaceae*, les *Lecythidaceae* et les *Sapotaceae*. Les températures annuelles atteignent $26^{\circ}C$ et les précipitations 2980 mm.an^{-1} de mi-août à mi-novembre, avec une saison sèche d'un

64. Wagner2011.

mois en mars.⁶⁴

Méthodes d'inventaires

Depuis la mise en place du dispositif en 1984 toutes les parcelles sont inventoriées chaque année à la saison sèche à partir de mi-juillet. Tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre à 1.30 m (diamètre à hauteur de poitrine, *DBH* en anglais) sont identifiés, numérotés et cartographiés. Les arbres morts sont relevés chaque année et notés en précisant le type mort (mort sur pied, chablis primaire ou chablis secondaire).

Lorsqu'un arbre atteint 10 cm il est *recruté* et sera mesuré chaque année. Il est identifié dans un premier temps par un nom *vernaculaire*, ou nom commun, attribué par l'équipe de terrain. En 1984, 62 espèces commerciales étaient identifiées par un nom commun propre tandis que toutes les autres espèces étaient regroupées sous deux noms vernaculaires distinguant les palmiers des espèces arborées. Cette identification en nom vernaculaire s'est précisée par la suite et aujourd'hui 235 noms vernaculaires différents sont recensés pour l'ensemble du dispositif sur les 30 ans de suivi. Des campagnes d'identification botanique au cours desquelles les arbres sont identifiés au niveau espèce botanique ont été mises en place à partir de 2003 et se poursuivent depuis tous les 5 à 6 ans.

65. Oldeman1968.

L'histoire des inventaires botaniques s'étant construite petit à petit au gré des nouveaux projets et des forces en présence, la précision et le taux d'identification botaniques sont variables au cours du temps et entre les parcelles. Ceci génère des incertitudes taxonomiques importantes, les noms vernaculaires correspondant souvent à plusieurs noms botaniques et inversement.⁶⁵ Le soucis vient alors des arbres n'ayant qu'un identification en nom vernaculaire, lorsque l'individu est mort avant d'avoir pu être identifié au cours d'une campagne botanique par exemple.

1.6 Problématique et plan de la thèse

La thèse présentée ici cherche à déterminer les processus écologiques et la réponse taxonomique et fonctionnelle après perturbation d'une forêt tropicale naturelle et à expliciter sa résilience, en vue de discuter de son maintien dans le contexte actuel des changements globaux et de la possibilité d'une sylviculture durable. Le document s'organise en trois chapitres correspondant à trois articles scientifiques en cours de soumission.

- Le premier chapitre présente un estimateur de la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés tenant compte

des incertitudes taxonomiques inhérentes aux inventaires forestiers. La méthode utilise l'association entre noms vernaculaires et noms botaniques pour reconstituer itérativement des inventaires complets théoriques à partir desquels sont estimés moyenne et l'intervalle de sûreté de la diversité. Dans un premier temps nous calibrons la méthode pour avoir l'estimation la plus précise possible en fonction des données disponibles. Dans un deuxième temps nous appliquons la méthode de propagation au cas des inventaires forestiers, qui couvrent de larges surfaces de temps et d'espace, pour les valoriser dans l'étude et la préservation des forêts tropicales. Enfin nous appliquons cette méthode aux dispositifs expérimentaux, dont les contraintes d'incertitude sont différentes, et qui sera utilisée dans la suite de ce travail.

- Dans le deuxième chapitre nous avons étudié les trajectoires de composition et de diversité taxonomique et fonctionnelle des 75ha de Paracou suivis sur 30 ans. Ces trajectoires permettent de clarifier la réponse aux perturbations de la composition et la diversité des communautés en forêts Néotropicale, d'identifier les processus écologiques sous-jacents, et de discuter de leur résilience.

Nous examinons en particulier (i) la convergence des trajectoires taxonomiques et fonctionnelles et leur implication quant au maintien des différences entre communautés après perturbation, (ii) la validité théorie des perturbations intermédiaires, débattue en forêt tropicale et rarement testée sur le long terme, et (iii) la durée et aspects de la résilience des communautés.

- Dans le troisième chapitre nous étudions spécifiquement les trajectoires de recrutement. Nous testons en particulier (i) la déclinaison des modèles classique de succession forestière pour forêts tropicales, dont la validité est questionnée par l'immense diversité des communautés, et après une perturbation modérée, qui implique la maintient d'une communauté pre-perturbation significative, et (ii) questionnons la durée de restauration du fonctionnement de l'écosystème et les implications pour la gestion forestière.

CHAPITRE 2

Article 1 : Des inventaires forestiers aux trajectoires de diversité : le problème universel de l'incertitude

Malgré les enjeux liés aux forêts tropicales et l'urgence d'en préserver l'intégrité et le fonctionnement, seule une petite fraction de leur diversité est connue. Le nombre d'espèces inventoriées sous les tropiques ne correspondant qu'à une observation unique¹ présume de l'ampleur de notre méconnaissance et rend impossible toute superposition sur la distribution des espèces et leurs dynamiques. Il est essentiel d'améliorer notre connaissance du vivant, en fournissant un plus grand effort d'échantillonnage et en valorisant toute connaissance déjà disponible.

Le coût des inventaires en temps, en main d'oeuvre et en moyens, d'autant plus important que le niveau de l'inventaire est précis, implique de travailler également à des méthodes pour valoriser tout type d'inventaires.² Dans le cas de l'étude des peuplements forestiers, les inventaires d'exploitation peu coûteux et couvrant des surfaces larges sont une source d'information incontournable.³

1. Feeley 2011.

2. Baraloto 2012.

3. terSteege 2000 ; Guitet 2014.

2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques

Ces inventaires ne sont cependant généralement pas réalisés en noms scientifiques mais noms vernaculaires, qui sont mieux connus, plus faciles à attribuer car basés sur des critères morphologiques, culturels ou d'usage et qui ne nécessitent pas de vérification botanique ultérieure à partir d'herbiers. Cette simplicité se fait cependant au détriment de la fiabilité des noms vernaculaires, qui correspondent à plusieurs espèces botaniques et varient avec le temps et les équipes

4. Oldeman 1968.

de terrain.⁴ Nous proposons ici une méthode de propagation des incertitudes taxonomiques permettant d'estimer la diversité des communautés en palliant les indéterminations botaniques. La méthode se base sur la reconstitution d'inventaires complets théoriques à partir des associations entre noms vernaculaires et botaniques.

Dans un premier temps nous avons déterminé la source la plus fiable pour calculer les associations entre noms vernaculaires et botaniques. Ces associations peuvent effectivement être estimées à partir d'inventaires réels ou à partir de dires d'experts, les ouvriers forestiers qui réalisent les inventaires et fournissent une liste des associations connues.

Dans un deuxième temps nous appliquons la méthode de propagation au cas des inventaires forestiers réels qui, réalisés à large échelle dans le cadre de l'exploitation, permettraient d'élargir l'étude de la biodiversité forestière dans le temps et l'espace s'ils étaient plus précis. La précision des inventaires peut être améliorée par la méthode de propagation des incertitudes et nous en proposons une application optimisée. Nous avons testé la précision de l'estimateur de diversité en fonction de l'effort d'identification botanique (pourcentage d'espèces identifiées) et de l'effort d'échantillonnage (pourcentage de la surface couverte), et avons déterminé une méthode d'inventaire optimale.

Enfin, nous adaptons la méthode au contexte des dispositifs expérimentaux pour pallier la variabilité des pratiques d'inventaires. Dans le cas des inventaires forestiers pour lesquels l'ensemble des individus d'une espèce sont indéterminés. Dans le cas des dispositifs expérimentaux en revanche les indéterminations sont des individus n'ayant pas été identifié en nom botanique, que l'identification soit impossible ou qu'ils soient mort avant le passage du taxonomiste. Le degré d'indétermination correspond alors au nombre d'arbres sans identification botanique et concerne potentiellement toutes les espèces de la communauté.

2.2 Article 1 _ Inescapable Taxonomists : Workable Biodiversity Management Must Base on a Minimum Field Work

2.3 La recherche et les suivis à long terme : application de la méthode de propagation aux inventaires de Paracou

Profils d'incertitude taxonomique

A la différence des inventaires d'exploitation, dans le cas des dispositifs expérimentaux le degré d'indétermination taxonomique correspond à un pourcentage d'arbres, toutes espèces confondues, n'ayant pas été identifiés au niveau spécifique. Sur le même principe que pour les inventaires d'exploitation, nous avons simulé un gradient d'indétermination taxonomique à partir d'inventaires complets en nom botanique complets évaluer l'impact de l'incertitude taxonomique pour les mesures de diversité 2.1.

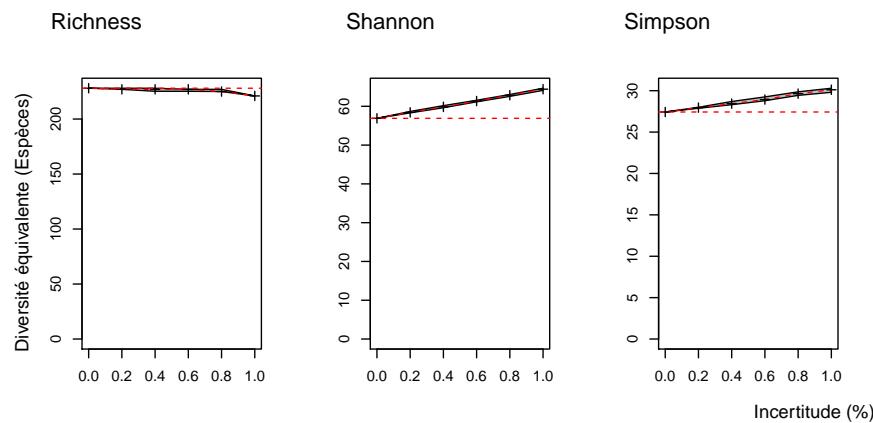


FIG. 2.1 : Profil de biais pour les diversité de Richesse, Shannon et Simpson au niveau spécifique le long d'un gradient d'indétermination correspondant au pourcentage d'individus identifiés uniquement par leur nom vernaculaire. Les profils de biais représentent la moyenne et les quantiles 0.025 et 0.975 de la distribution des diversités obtenues pour 100 simulations de tirage aléatoire et de propagation des incertitudes.

Le profil de biais obtenu montre un effet non négligeable du degré d'indétermination sur la mesure de la diversité. L'estimateur de la richesse reste peu biaisé tant que le degré d'indétermination ne dépasse pas 80%, ce qui signifie que toutes les espèces sont représentées par au moins un individu identifié au niveau botanique. En revanche les diversités de Shannon et Simpson, et donc l'équitabilité des communautés, sont significativement surestimées et ceci proportionnellement au degré d'indétermination.

La propagation des incertitudes tend donc à homogénéiser les abondances de la communauté : les individus indéterminés tirés aléatoirement ont plus de chances de correspondre à une espèce abondante (par définition plus fréquente) et d'être réattribuée par la méthode de propagation à une espèce plus commune. Le biais semble donc difficile à formaliser car il dépend de la relation entre rareté et probabilité d'indétermination des espèces, qui est déterminée par la connaissances botaniques de l'équipe d'identification.

Pour pallier ce biais nous avons choisis de nous rapporter au niveau taxonomique supérieur et d'étudier la diversité des communautés en genre botanique. Le biais de l'estimateur de diversité au niveau espèce est bien moins important, ne dépassant pas 10% de la diversité observée 2.2. Par ailleurs, les estimateurs sont peu variables et permettent de comparer correctement les communautés communautés, pourvu que leurs degrés d'indétermination soient similaires.

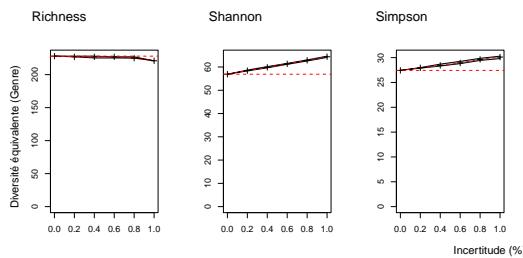


FIG. 2.2 : Profil de biais pour les diversités de Richesse, Shannon et Simpson au niveau genre le long d'un gradient d'indétermination correspondant au pourcentage d'individus identifiés uniquement par leur nom vernaculaire. Les profils de biais représentent la moyenne et les quantiles 0.025 et 0.975 de la distribution des diversités obtenues pour 100 simulations de tirage aléatoire et de propagation des incertitudes.

Cas particulier de Paracou

L'histoire de détermination botanique des parcelles de Paracou implique une grande variabilité du degré d'indétermination au cours du temps et des différences significatives entre les parcelles. Aujourd'hui tandis que les parcelles contrôle et du traitement 3 sont bien déterminées, moins de 5% des arbres 'ne sont identifiés que par un nom vernaculaire' ont pas d'identification botanique, d'autres parcelles du traitement 1 ou 2 sont encore mal déterminées et pour certaines plus de 30% des arbres n'ont pas d'identification botanique.

Jusqu'à présent le biais des estimateurs de diversité reste à résoudre, en revanche il est possible de pallier ces différences de détermination en considérant la composition et la diversité des parcelles au niveau du genre plutôt qu'au niveau de l'espèce.

CHAPITRE 3

Article 2 : trajectoires de diversité des parcelles

L'immense biodiversité des forêts tropicales est supposée déterminée et maintenue par un régime de perturbations régulier, comme l'illustre la théorie des perturbations intermédiaires. Cette théorie suppose une diversité maximale des communautés pour un régime de perturbation moyen, mais elle reste débattue dans le cas des forêts tropicales, et cette controverse conduit à questionner la résilience des communautés après perturbation.

Nous étudions dans ce chapitre les trajectoires de diversité et de composition des communautés au cours des 30 années suivant un gradient de perturbation (10 à 60% de biomasse prélevée). Nous avons analysé les trajectoires de composition, de richesse et de redondance taxonomique et fonctionnelle, en considérant 7 traits fonctionnels des feuilles, du bois et d'histoire de vie.

Les trajectoires de diversité ont mis en évidence une réponse taxonomique et fonctionnelle cyclique après perturbation, conduisant à la restauration des caractéristiques d'avant perturbation. Les différentes trajectoires ont montré d'une part la divergence taxonomique des communautés, maintenant leurs différences de composition après exploitation du fait des limites de dispersion des espèces, et d'autre part leur convergence fonctionnelle, révélant une réponse commune régie par des processus de sélection fonctionnels. La théorie des perturbations intermédiaires a pu représenter correctement l'impact des perturbations sur la diversité taxonomique, dont l'augmentation est positivement corrélé à l'intensité de la perturbation jusqu'à un certain seuil. En revanche la sélection d'espèces fonctionnellement différentes augmentait la diversité fonctionnelle après perturbation quelle qu'en soit l'intensité, l'impact négatif de la perturbation étant atténué par l'importante redondance fonctionnelle des communautés. Bien qu'effective, la restauration des caractéristiques taxonomiques et fonc-

tionnelles des communautés restait inachevée après 30 ans, suggérant un temps de restauration long de plusieurs décénies d'autant plus difficile à estimer que la restauration de la redondance fonctionnelle, déterminante de la résilience des communautés, s'est montrée ralentir au cours du temps.

CHAPITRE 4

Article 3 : Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés

La réponse des communautés aux perturbations est déterminée par les trajectoires du recrutement, reconnu pour suivre une succession déterministe régie après perturbation. Ceci reste cependant à tester dans le cas des forêts tropicales, dont l'immense biodiversité pourrait atténuer les processus déterministes, et dans le cas particulier de perturbations relativement peu intenses en comparaison des coupes rases ou de la secondarisation pour lesquels ont été observés les modèles de succession classique.

Nous étudions dans ce chapitre les trajectoires de diversité taxonomique et fonctionnelle du recrutement après exploitation pour (i) clarifier l'importance respective des processus stochastiques et déterministes au cours de la succession des processus écologiques et (ii) déterminer la résilience et la durée de restauration des processus démographiques après exploitation.

Nous avons tracé et comparé à des odèles nuls stochastiques les trajectoires de diversité et d'équitabilité taxonomique, de renouvellement des espèces par rapport à la communauté avant perturbation, et de diversité fonctionnelle.

Nous avons identifié trois phases de recrutement après perturbation, définies par l'équilibre entre les processus déterministes et stochastiques impliqués. Dans un premier temps les trajectoires sont portées par la croissance de juvéniles recrutés aléatoirement dans la communauté d'avant exploitation. Dans un deuxième temps les trajectoires reposent sur les “recrutés vrais” issus de la banque de graines et tributaires de processus d'exclusion pour la lumière favorisant les espèces héliophiles à croissance rapide. La troisième et dernière phase des trajectoires correspond au retour progressif vers un recrutement

aléatoire restorant la structure, la composition taxonomique et le fonctionnement de la communauté initiale. Si le fonctionnement du recrutement a été rapidement retrouvé, la restauration taxonomique s'est montrée longue, ce qui interroge l'intégralité de la résilience et malgré la réelle restauration de la diversité et de la composition initiale, Les différentes trajectoires ont par ailleurs confirmé une restauration de la diversité fonctionnelle rapide mais plus lente de la composition et de la diversité taxonomiques.

La trajectoire des communautés après perturbation résulte de la combinaison des processus stochastiques, majeurs avant perturbation et progressivement restaurés par la suite, et de processus déterministes d'exclusion compétitive favorisant les espèces héliophiles et à croissance rapide. La résilience de la composition et la diversité taxonomiques et fonctionnelles du recrutement a été confirmée mais longue de plusieurs décennies, et confirme le risque de trajectoires différentes dans le cas de perturbations répétées.

CHAPITRE 5

Conclusion et perspectives

Au cours de cette thèse à partir des trajectoires suivies par les parcelles de Paracou nous avons cherché à expliciter la réponse des forêts tropicales aux perturbations et les processus écologiques sous-jacents, pour mieux anticiper leur devenir dans le contexte des changements actuel et affiner les pratiques de gestion durable.

L'étude de la biodiversité est souvent limitée en temps, en espace et en précision par le coût financier et humain des inventaires botaniques et des bases de données fonctionnelles. Le premier travail de cette thèse a été de pallier les incertitudes des inventaires et des bases de données fonctionnelles en les intégrant à un estimateur de la diversité taxonomique et fonctionnelle. Cet estimateur mis au point, nous avons étudié les multiples trajectoires des communautés après un gradient de perturbation en considérant la composition, la richesse, l'équitabilité et la redondance des communautés en espèces d'arbres (diversité taxonomique), et en considérant leurs caractéristiques fonctionnelles et leur similarités (diversité fonctionnelle). Les trajectoires de diversité ont permis d'expliciter les processus écologiques sous-jacents la réponse des communautés aux perturbations, d'identifier les prédicteur de cette réponse et de clarifier le temps et les aspects taxonomiques et fonctionnels de la résilience des communautés. Ces résultats permettent de discuter de la possibilité et des modalités d'une exploitation durable. Ils ouvrent également une voie vers la modélisation de la réponse de la diversité des communautés, qui pourrait être intégrée aux modèles de simulation actuels.

5.1 L'enfer vert, le déterminisme aléatoire (c'est n'importe quoi comme titre)

Un objectif fondamental de l'écologie est d'élucider les processus régissant la coexistence des espèces et leur assemblage en communautés. Spécifiquement le débat porte sur la validité de la théorie neutre

qui prédit un assemblage aléatoire des espèces, par rapport la théorie des perturbations intermédiaires qui suppose l'existence de processus déterministes sélectionnant les espèces selon leurs caractéristiques fonctionnelles. L'implication de processus déterministes suppose la convergence des trajectoires de diversité et de composition des communautés vers leur état initial, déterminés par les caractéristiques environnementales, et le maintien de leurs différences. La théorie neutre à l'inverse suppose un assemblage des communautés dépend des contingences historiques (arrivée d'espèces, mortalité aléatoire, activité anthropique) ou géographiques (limitation de la dispersion) et résulte en une dérive aléatoire des assemblages. Les deux théories neutres et déterministes, qui se sont montrées pertinentes dans différents cas de figure, ne sont cependant pas incompatibles.¹ propose une théorie intégrative faisant intervenir les processus stochastiques comme les processus de sélection déterministes dont les différentes combinaisons dans le temps et l'espace expliquent la structure des communautés.

Dans cette étude nous avons pu décrire les trajectoires de diversité taxonomique et fonctionnelle (en termes de stratégie d'acquisition de la lumière) des communautés et en interpréter les processus sous-jacents.

Trajectoires fonctionnelles

La diversité et la composition fonctionnelles des communautés, qui représentent directement le fonctionnement des écosystèmes, ont révélé des trajectoires déterminée par la succession de différents processus de sélection des espèces émergeants après perturbation. La réponse des communautés dépend des changements biotiques et abiotiques qui accélère la croissance des arbres et augmente le taux de recrutement. Les arbres recrutés durant le 5 années suivant l'exploitation sont les juvéniles déjà en place avant perturbation et qui réagissent les premiers aux changements environnementaux. La diversité et la composition de ces premiers recutés reproduit celle de la communauté avant perturbation et aucun processus de sélection ne discrimine la croissance des espèces, si bien que la première phase de recrutement avant perturbation ne modifie pas le fonctionnement de la communauté. Dans un deuxième temps les arbres recrutés sont issus de la germination des graines de la banque du sol et soumis à l'exclusion compétitive pour la lumière. Les trajectoires fonctionnelles sont alors déterminées par l'exclusion d'espèces tolérantes à l'ombre, inféodées aux forêts non perturbées, en faveur d'espèce pionnières à croissance rapide. La diversité fonctionnelle du recrutement est restreinte aux stratégies d'acquisition et d'utilisation de la lumière les plus efficaces, en particulier après les perturbations les plus intenses qui entraînent une forte dominance de quelques espèces très pion-

¹. Chave2004.

nières, telles que *Cecropia spp.*. Malgré une diversité du recrutement plus faible, les principales espèces recrutées étaient minoritaires avant perturbation si bien qu'à l'échelle de la communauté entière l'équitabilité fonctionnelle augmente d'autant plus que la perturbation est intense. Dans un troisième temps les trajectoires révèlent un régime cyclique assurant la restauration des conditions environnementales et du fonctionnement des communautés initiales. Les processus de recrutement aléatoires propres aux communautés non perturbées et ne favorisant pas les espèces pionnières sont progressivement restaurés. Les trajectoires fonctionnelles observées conforment la théorie des perturbations intermédiaires, qui prédit une diversité élevée grâce à la variabilité dans le temps de l'environnement et des processus de sélection compétitive qui en résultent. Les trajectoires de diversité suivent un régime cyclique assurant la résilience fonctionnelle des communautés par la restauration de la diversité et de la composition et des processus de recrutement initiaux. Trentes années ont quasi-mérit permis la restauration du fonctionnement des communautés et de la dynamique du recrutement, mais l'impact de la perturbation sur la structure de redondance fonctionnelle persiste. La redondance, qui quantifie les similarités fonctionnelles entre espèces d'une communauté, n'a pas d'influence sur son fonctionnement mais sur sa résilience. Après perturbation nous avons observé une réorganisation de la redondance dans l'espace fonctionnel, plus faible dans l'espace fonctionnel initial mais plus forte pour les valeurs de traits d'acquisition et d'utilisation efficaces des ressources qui correspondent aux espèces pionnières recrutées en majorité. La restauration de la structure de redondance fonctionnelle, inachevée 30 ans après exploitation, nuance l'intégralité de la résilience des communautés.

Trajectoires taxonomiques

Les trajectoires fonctionnelles ont montré que la théorie des perturbations intermédiaires était un bon modèle prédictif de la réponse fonctionnelle des communautés aux perturbations, régie par l'émergence de processus écologiques déterministes. La théorie des perturbations intermédiaires ne prédit que médiocrement les trajectoires taxonomiques, perturbées et décorrélées des trajectoires fonctionnelles par le difficile recrutement des espèces rares.

L'impact des perturbations sur la diversité taxonomique reste débattu et une grande diversité de réponses a été observée selon l'échelle d'étude, l'écosystème considéré et les modalités de la perturbation.² Bien que les perturbations favorisent le recrutement d'espèces auparavant peu communes, ce qui augmente la richesse et de l'équitabilité de la communauté, les trajectoires taxonomiques varient entre les communautés et sont peu corrélées à l'intensité de la perturbation. Le schéma commun à toutes les communautés est en revanche une

2. refatrouver.

restauration de la composition et la structure taxonomiques initiales et donc à maintenir les différences de composition entre communautés. Cette résilience signifie la convergence des communautés vers une composition donnée, celle de la communauté avant perturbation, et le maintien à long terme de plusieurs équilibres stables. La composition et la structure taxonomique initiales orientent donc les trajectoire des communautés, ce qui explique leur forte variabilité. La structure taxonomique des communautés restait après 30 ans plus impactée par les perturbations que la structure fonctionnelle. Si les espèces dominantes dans la communauté sont restaurées rapidement, déterminant la restauration fonctionnelle de la communauté, la restoration des espèces rares est plus lente et tarde les trajectoires taxonomiques par rapport aux trajectoires fonctionnelles. La restauration des espèces rares dépend de la structure de redondance fonctionnelle. La redondance fonctionnelle, diminuée dans l'espace initial après exploitation, est restaurée progressivement et avec elle les processus de compétition qui limitent la similarité entre espèces. Les espèces rares manquant à la restauration taxonomique sont des espèces inféodées aux communautés non perturbées, fonctionnellement redondantes dans l'espace fonctionnel initial et dont le recrutement est ralenti par la compétition.

La trajectoire taxonomique des communautés est donc déterminée par la diversité et la composition de la communauté initiale et dépend de la trajectoire de redondance fonctionnelle. Trente ans après exploitation, la structure taxonomique reste impactées par la perturbation, ce qui questionne sur l'intégralité de la résilience des communautés. Ces modifications à long terme impliquent menacent de voir disparaître certaines espèces rares et supposent une réponse différente des communautés après de nouvelles perturbations.

5.2 Vers une gestion plus durable intégrant la préservation de la biodiversité

Quels critères de restauration ?

Les trajectoires de biodiversité et de composition des parcelles de Paracou ont montré un régime cyclique de restauration après perturbation, supposant la possibilité d'une exploitation soutenable à long terme.

La sylviculture ne se limite plus aujourd'hui à des objectifs de production de bois mais intègrent le maintien des services et processus écosystémiques. Les trajectoires de Paracou soulignent la nécessité d'un cycle de rotation long en comparaison de ce qui a pu être éprouvé et validé dans d'autres bassins forestiers tropicaux, notamment en Afrique. Les 30 ans de suivi s'il ont montré la résilience des forêts

Amazoniennes supposent un temps de restauration long avant de retrouver l'intégrité du peuplement initial. L'exploitation ne recherche pas nécessairement la restauration absolue de la communauté avant perturbation, qui n'a que peu de sens étant donné que les forêts non perturbées connaissent elle-mêmes une dynamique constante impliquant des variations de diversité et de composition. Une réflexion sur les critères de restauration après exploitation est nécessaire au préalable de la calibration de l'exploitation.

D'une part, le rôle central de la diversité et de la composition pour le fonctionnement de l'écosystème rend indispensable leur restauration en termes taxonomiques et fonctionnels après exploitation. Par ailleurs, nos analyses ont confirmé l'importance de la redondance fonctionnelle pour la résilience des forêts tropicales et souligné son rôle dans la restauration après perturbation. La redondance fonctionnelle élevée en forêt tropicale permet, comme on l'a vu, d'atténuer l'impact de la perturbation sur la diversité et la composition fonctionnelle des communautés. Cette atténuation implique un découplage entre les trajectoires fonctionnelles et les trajectoires taxonomiques des communautés, si bien qu'il serait erroné d'appréhender leur restauration en considérant uniquement leur fonctionnement (via par exemple la hauteur maximale ou la croissance des arbres, la biomasse aérienne totale, etc).

Choix des traits et limite sde l'approche fonctionnelle

Les analyses de diversité et de composition fonctionnelles se sont toutes basées ici sur un jeu de donné considérant des traits fonctionnels clés, représentatifs de l'écologie, des performances de reproduction et de croissance des espèces, mais qui néanmoins n'englobent pas l'intégralité du fonctionnement des espèces. Nous avons pu montrer l'importance de la dispersion et de la durée de vie des graines pour la restauration des communautés. Il serait ainsi judicieux de considérer davantage de traits de dispersion et de survie des graines, en vue notamment d'expliciter l'impact des perturbations sur le résilience des communautés.

5.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux modèles de dynamique forestière

Le rôle essentiel de la biodiversité pour le fonctionnements des écosystèmes et des services qu'ils rendent plaide pour un développement de sa modélisation, pour en prédire les paramètres (richesse, équitabilité, redondance...) dans le temps et l'espace. La modélisation permet de simplifier les systèmes complexes en le limitant aux

processus essentiels qui nous intéressent. La modélisation des processus écologiques permet de prévoir le devenir des communautés en prolongeant leurs trajectoires dans le temps, et de représenter le fonctionnement d'écosystèmes différents de ceux utilisés pour calibrer le modèle.

Les forêts tropicales, systèmes complexes par excellence, sont depuis longtemps abordées sous l'angle de la modélisation via des modèles dans le temps de la structure forestière (hauteur et diamètre des arbres, densité du peuplement, biomasse, etc) et des flux (d'eau, de gaz ou de nutriments), ou des modèles dans l'espace de répartition des espèces. Plusieurs modèles de dynamiques forestière sont largement utilisés, notamment pour prédire la croissance des arbres, la productivité des communautés, et le stockage du carbone. La grande diversité des forêts tropicales rend impossible une approche de la trajectoire des communautés espèce-spécifique et impose une approche à l'échelle des communautés. Les forêts sont représentées comme une mosaïque de communautés aux caractéristiques environnementales biotiques et abiotiques données (richesse spécifique, traits fonctionnels moyens, densité d'arbres, intensité et temps écoulé depuis la perturbation, etc) à partir desquelles serait prédictive leur diversité taxonomique et fonctionnelle.

Les trajectoires tracées dans le cadre de cette thèse et leur analyse, en permettant d'expliquer les processus écologiques sous-jacents la réponse de scommunautés aux perturbations, ouvrent la voie à la modélisation de la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés.

Prédire les variations de diversité en fonction de l'intensité d'exploitation

Nous avons vu que la théorie de spéciations intermédiaire permettait de prédire l'impact des perturbations sur la diversité taxonomique du peuplement. Dans le cadre de l'exploitation forestière et plus généralement en vue d'anticiper la réponse des forêts aux perturbations actuelles il serait utile d'expliquer la relation entre l'amplitude de la variation de diversité et l'intensité de la perturbation (en % de biomasse par exemple). Notre approche temporelle a par ailleurs mis en évidence les réponses contrastées dans le temps en fonction de l'intensité d'exploitation. Plus encore que prédire la variation de diversité maximale après exploitation, nous pourrions envisager d'expliquer la variation de diversité au cours du temps sous forme de régression polynomiale par exemple. Intégrer cette dimension temporelle apporterait une grande précision à la gestion forestière et serait facilement intégrable au modèles de dynamique forestière.

Simuler la perturbation à partir des trajectoires temporelles

Les trajectoires de diversité taxonomique et fonctionnelle ont permis d'expliciter la déclinaison dans le temps de la théorie des perturbations intermédiaires. Les trajectoires correspondent ainsi à une succession de processus de recrutement déterministes balançant les processus stochastiques propres aux forêts matures, en fonction de l'intensité d'exploitation.

Au vu des trajectoires de diversité après perturbation, notre première idée a été de les considérer comme des courbes d'accumulation. Les courbes d'accumulation, traditionnellement utilisées dans l'espace, représentent le nombre d'espèces découvertes en fonction de l'effort d'échantillonnage.³ Ces courbes ont ensuite été affinées en les lissant par les courbes de raréfaction qui correspondent au nombre moyen d'espèces rencontrées en sous échantillonnant des effectifs de taille variable dans la communauté considérée.⁴ Dans le cas de perturbation relativement peu intense en revanche, correspondant par exemple au changements du climat ou à l'exploitation sélective, les trajectoires de diversité ne correspondent pas à de telles courbes d'accumulation. Ni les trajectoires de recrutement ni celles à l'échelle de la communauté ne correspondent à un tirage aléatoire des individus établis après exploitation dans une population donnée.

Les communautés après exploitation ont la particularité de combiner les arbres survivants d'avant exploitation et la communauté des recrutés établis après perturbation. La communauté des recrutés à son tour combine (i) les recrutés issus des processus de recrutement de forêt mature, reflétant la composition et la diversité de la communauté initiale, et (ii) les recrutés issus des processus de recrutement spécifiques à la perturbation, reflétant la composition et la diversité des espèces pionnières d'Amazonie. Les trajectoires de diversité après perturbation ne correspondent donc pas à la courbe de raréfaction d'une communauté unique, mais combinent les courbes de raréfactions des deux communautés de survivants et de pionnières. La combinaison de ces courbes dépend de l'intensité de la perturbation. L'intensité de la perturbation détermine d'une part l'importance relative de la communauté d'avant exploitation par rapport à la communauté recrutée, et d'autre part l'importance relative des arbres recrutés par les processus stochastiques propres aux communautés matures, par rapport aux pionnières recrutées par les processus déterministes propres aux perturbations.

Modéliser la réponse de la diversité taxonomique comme fonctionnelle des communautés après exploitation pourrait correspondre au résultat de deux tirages aléatoires dans la population pré-exploitation d'une part et dans la population des espèces pionnières d'autre part.

3. Gotelli2001.

4. Ugland2003.

L'enjeu sera au préalable de déterminer à l'aide des trajectoires réelles la pondération respective des tirages et leur évolution au cours du temps. De tels modèles pourraient d'une part être intégrés aux modèles de dynamique forestière existants et d'autre part permettre de simuler les conséquences de perturbations répétées, comme c'est le cas pour l'exploitation forestière.

Résumé : La biodiversité des forêts, dans les arbres sont les éléments essentiels, est garante de leur fonctionnement, de leur résilience et des biens et services environnementaux, sociaux et économiques qu'elles rendent. Dans le contexte des changements actuels l'avenir des forêts est incertain, en particulier sous les tropiques où les forêts, qui accueillent la majeure partie de la biodiversité terrestre, sont les plus menacées. Comprendre le fonctionnement des écosystèmes forestiers pour anticiper leur réponse aux changements actuels et ajuster leur gestion durable à long terme est aujourd'hui un enjeu incontournable. Dans cet objectif, cette thèse cherche à expliciter la réponse des forêts tropicales dans le contexte de changements actuel, à en comprendre les processus sous-jacents, et à en discuter les perspectives pour le maintien des forêts et de leur fonctionnement. Nous proposons une analyse de la réponse des forêts tropicales aux perturbations à partir des trajectoires de diversité et de composition suivies pendant 30 ans après un gradient de perturbation par les parcelles du dispositif de Paracou en Guyane française. Dans un premier temps nous avons établi un estimateur de la diversité tenant compte des incertitudes de détermination inhérentes aux inventaires forestiers. Cet estimateur a été appliqué d'une part au contexte de l'exploitation forestière pour proposer une méthode d'inventaire optimisée vis à vis du coût (humain et temporel) des estimateurs et de leur précision. D'autre part il a été appliquée au contexte expérimental tel que celui de Paracou, et sera appliquée par la suite au tracé des trajectoires de diversité et de composition. Dans un deuxième temps nous avons analysé les trajectoires de diversité et de composition taxonomique et fonctionnelle des communautés après perturbation, à partir du suivi des parcelles de Paracou et d'un large jeu de données fonctionnel comprenant des traits des feuilles, du bois et des traits d'histoire de vie. Ces trajectoires ont montré la convergence fonctionnelle des communautés, illustrant une réponse commune régie par des mécanismes déterministes de sélection, et leur divergence taxonomique, illustrant le maintien de leurs différences de composition taxonomique régi par de processus aléatoires de limites de dispersion. Les trajectoires de diversité ont par ailleurs validé la théories des perturbations intermédiaires au regard de la diversité taxonomique, maximisée après une perturbation d'intensité moyenne. L'impact des perturbations sur la diversité fonctionnelle s'est en revanche montré atténué par la redondance fonctionnelle importante des communautés, impliquant une augmentation de la diversité fonctionnelle quelle que soit l'intensité de la perturbation mais un temps de restauration long de plusieurs décennies. Enfin l'analyse plus précise des trajectoires du recrutement ont montré une succession déterministe des communautés, similaire aux modèles de succession reconnus en forêt tempérée, régie par l'émergence de processus de sélection fonctionnelle balançant processus stochastiques de recrutement inhérents aux communautés matures. Cette succession a confirmé la résilience du fonctionnement et des caractéristiques taxonomiques et fonctionnelles des communautés, mais démontre la diminution de la résilience des communautés et interroge sur la possibilité d'une exploitation répétée et durable.

Mots clés : Biodiversité, Forêts Neotropicales, Perturbation, Ecologie des Communautés, Trajectoires dynamiques, Résilience.

Abstract: To be coming

Keywords: Biodiversity, Neotropical forests, Perturbation, Communities Ecology, Dynamic trajectories, Resilience.

