

# Réponse et résilience de la biodiversité des forêts tropicales après perturbation

Ariane Mirabel

Version : 2018-09-05



A Maryse, merci.



UMR Écologie des forêts de Guyane  
<http://www.ecofog.gf>

Les opinions émises par les auteurs sont personnelles et n'engagent ni l'UMR  
EcoFoG ni ses tutelles.

Photographie en couverture : Hadrien Lalagüe



Thèse



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

Discipline : *Sciences et Technologies*  
Spécialité : *Écologie*

---

Présentée et soutenue publiquement le Novembre 2018 par :  
Ariane Mirabel

---

Réponse et résilience de la biodiversité des forêts tropicales après perturbation

---

JURY

OLIVIER HARDY	Professeur d'Université	Rapporteur
PRENOM NOMJURY2	Professeur d'Université	Membre du Jury
ERIC MARCON	Chercheur	Directeur de thèse
BRUNO HÉRAULT	Chercheur	Co-directeur de thèse

---

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



# Table des matières

<b>Table des matières</b>	<b>v</b>
<b>Remerciements</b>	<b>1</b>
<b>1 Introduction générale</b>	<b>3</b>
1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels . . . . .	3
1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales . . . . .	5
1.3 Diversité et assemblage des communautés . . . . .	6
Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés . . . . .	6
Les règles d'assemblage des communautés . . . . .	7
1.4 Comment mesurer la diversité biologique ? . . . . .	8
Composition et dissimilarité . . . . .	8
Assemblage et structure des communautés . . . . .	9
Les composantes de la diversité . . . . .	10
Résolution du biais d'échantillonnage . . . . .	12
Diversité fonctionnelle . . . . .	12
1.5 La Guyane Française et l'exemple de la station de Pa- racou . . . . .	16
Le contexte Guyanais . . . . .	16
Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne .	17
Méthodes d'inventaires . . . . .	17
1.6 Problématique et plan de la thèse . . . . .	18
<b>2 Des inventaires forestiers aux trajectoires de diver- sité, le problème universel de l'incertitude</b>	<b>21</b>
2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques . . . . .	21
2.2 Application de l'estimateur aux inventaires de Paracou	22
Profils d'incertitude taxonomique . . . . .	22
2.3 Application de l'estimateur au cas des inventaires pré- exploitation . . . . .	24
Inescapable Taxonomists : Workable Biodiversity Manage- ment Based on a Minimum Field Work . . . . .	25

<b>3 Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés</b>	<b>27</b>
<b>4 Conclusion et perspectives</b>	<b>29</b>
4.1 Des communautés régies entre déterminisme et sto-	30
chasticité . . . . .	30
Un modèle de succession défini . . . . .	30
Une succession fonctionnelle déterministe . . . . .	31
Les trajectoires taxonomique . . . . .	32
4.2 Vers une gestion durable intégrant la préservation de	
la biodiversité . . . . .	33
Quels critères de restauration ? . . . . .	34
Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle .	35
4.3 Vers l'intégration des trajectoires de biodiversité aux	
modèles de dynamique forestière . . . . .	35
Modèle empirique : prédire la diversité en fonction de	
l'intensité d'exploitation . . . . .	36

# Remerciements

Pour ce travail et tout ce qu'il a apporté de connaissances, d'expériences et de rencontres je remercie mes directeurs de thèse Eric Marcon et Bruno Hérault. Je suis consciente de la chance que j'ai eu d'avoir été leur étudiante, merci pour vos conseils avisés, votre patience inébranlable et tout votre soutien. Merci surtout de m'avoir accordé votre confiance de m'avoir offert ces trois belles années.

Merci aux rapporteurs de ma thèse et aux membres du jury d'avoir accepté de consacrer leur temps à la relecture et à l'évaluation de mon travail.

Merci au Labex Ceba qui a financé ma thèse et largement contribué au cadre scientifique qui l'a accompagnée. Merci au Cirad et à tous ceux qui ont travaillé et travaillent encore à Paracou pour faire de ce coin de paradis une telle source de connaissances. A Pascal, Michel, Martinus, Frits, Petrus, Onoefé, Richard, Lindon, Aurélie, Géraldine et tous ceux qui ont permis l'existence de Paracou, merci pour votre travail titan-esque. En particulier, merci Pascal pour ta patience et ta gentillesse, j'attends avec impatience de retourner sur le terrain.

Merci également aux membres de mon comité de thèse, Adeline Fayolle, Sandrine Pavoine, Stéphane Guitet, Bart Haegeman, et Chris Baraloto pour leurs conseils avisés et leurs encouragements.

Enfin, à tous ceux qui ont rendu ces trois années aussi incroyables, les mots sont difficiles à trouver mais les faits parlent d'eux-mêmes : j'ai découvert la Guyane, je suis revenue, je suis restée et maintenant je ne veux plus en partir. Pa Moli !



# 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. Malgré leur importance les forêts sont aujourd'hui extrêmement menacées dans le contexte de changements globaux actuel.

### 1.1 Les forêts tropicales, au cœur des enjeux actuels

Par “forêt” ou “écosystème forestier” on entend les assemblages de plantes, animaux et microorganismes au sein de leur environnement définissant une unité fonctionnelle. Les arbres sont les composants essentiels de ces écosystèmes forestiers.<sup>1</sup> Les forêts sont les régions les moins anthroposées du globe et portent de forts enjeux de conservation en accueillant la diversité animale et végétale et les taux d’endémisme les plus importants du globe.<sup>2</sup>

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.<sup>3</sup> A l’échelle globale ce sont des éléments centraux dans la régulation des gaz à effet de serre (*GES*), en tant que puits de carbone de  $1.1 \pm 0.8 \text{ PgC.yr}^{-1}$  qui compensent une partie des émissions de *GES*, mais également en tant que sources potentielles lorsque leur dégradation libère le carbone stocké dans leur biomasse.<sup>4</sup>

Les forêts assurent directement la subsistance de 500 millions de 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.<sup>5</sup> Enfin, l'exploitation forestière correspond à de forts enjeux économiques : elle représente ~ 1% du PIB mondial,

1. **FRA2000.**

2. **Myers2000 ; Mittermeier2003.**

3. **Malhi2008 ; Isbell2017.**

4. **Pan2011 ; Roy2017.**

5. **FRA2015 ; Tilman2014.**

<sup>6.</sup> **FAO2014.**

**CBDdiversity2011;**

une part importante de l'emploi et reste l'une des principales sources d'énergie.<sup>6</sup>

<sup>7.</sup> **FAO2009.**

Indispensables et irremplaçables, les forêts sont néanmoins dégradées ou disparaissent à une vitesse croissante : entre 2013 et 2015 leur surface globale a diminué de 3%.<sup>7</sup> Elles subissent de fortes pressions anthropiques allant des changements d'usage des terres via déboisement pour l'élevage ou l'agriculture, à l'exploitation du bois légal ou illégal, la chasse ou 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.<sup>8</sup>

<sup>8.</sup> **Pachauri2014.**

<sup>9.</sup> **Barlow2018.**

<sup>10.</sup> **Gentry1988 ; FAO2011.**

<sup>11.</sup> **Asner2009.**

<sup>12.</sup> **Cardinale2012.**

**Vitousek1997;**

Dans ce contexte les forêts tropicales, représentant 19.6 million de km<sup>2</sup>, sont les régions à la fois les plus menacées et celles aux enjeux les plus importants.<sup>9</sup> Les forêts tropicales accueillent la diversité biologique la plus élevée au monde et sont les plus grandes forêts n'ayant jamais connu de forte perturbation anthropique.<sup>10</sup> Historiquement peu peuplées, ces régions connaissent cependant une croissance démographique moyenne de près de 1,4% par an qui s'accompagne d'un développement économique proportionnel.<sup>11</sup> L'impact de ces pressions anthropiques est de plus exacerbé par le contexte économique de nombreuses zones tropicales, où les investissements, les politiques de conservation et les capacités de recherche et de développement sont moindres. Les impacts de ces pressions locales s'ajoutent aux changements globaux et entraînent des modifications importantes des écosystèmes, allant souvent vers une diminution de la diversité biologique. Ces changements correspondent à la disparition locales d'espèces qui peut entraîner des changements écosystémiques plus profonds selon le rôle des espèces dans la communauté. Ces disparitions, qui constituent l'érosion actuelle de la biodiversité, sont telles qu'elles ont déjà été qualifiées de "sixième extinction de l'ère moderne".<sup>12</sup>

<sup>13.</sup> **Schlaepfer2000 ;**  
**Summit1992 ;**  
**Dirzo2003a ;**  
**Morales-Hidalgo2015.**

<sup>14.</sup> **Sist2015.**

Une prise de conscience globale de la situation globale a été entérinée par la conférence des nations unies sur l'environnement et le développement à Rio en 1992. De nombreux engagements politiques ont été pris vis à vis de la surveillance et de la conservation de la biodiversité et de la préservation du fonctionnement des forêts mais les menaces persistent voire grandissent malgré tout.<sup>13</sup> Ces engagements doivent être maintenus et améliorés aujourd'hui. Plusieurs approches ont été adoptées pour assurer la conservation de la biodiversité. La première s'appuie sur la création d'aires protégées, de plus en plus étendues aujourd'hui, mais dont les surfaces demeurent insuffisantes pour pallier l'érosion globale de la biodiversité.<sup>14</sup> La seconde approche propose d'intégrer à la gestion des écosystèmes les enjeux à la fois environnementaux, économiques et humains. Cela se

traduit par l'intégration des services écosystémiques comme enjeu de gestion grâce à leur valorisation économique, via la création de systèmes de paiement, de programmes comme le REDD+ ou de divers labels.<sup>15</sup> Cette approche se traduit également par la mise en place de modes de gestion fondés sur les interactions entre nature et société, via par exemple la gestion communautaire des forêts impliquant les populations locales.<sup>16</sup>

15. Agrawal2011 ; Barlow2018.

16. Liu2015.

## 1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales

L'une des approches les plus intuitives et courantes pour la conservation des forêts tropicales est la désignation d'aires protégées exemptes de toute activité anthropique. Cette approche seule ne suffit cependant pas pour maintenir l'incroyable biodiversité de ces forêts et leur fonctionnement complexe.<sup>17</sup> Pour cela l'exploitation forestière joue aujourd'hui un rôle central en permettant à la fois le maintien du fonctionnement des forêts et un développement économique et social, sous réserve d'une gestion adéquate.

17. Sist2015.

L'exploitation sélective est l'exploitation de quelques espèces cibles dont les individus exploités sont désignés à l'avance. Elle concerne environ 20% de la surface des forêts tropicales et représente 12% de la production mondiale de bois d'œuvre.<sup>18</sup> Cette exploitation crée des trouées éparses et nécessite l'ouverture d'un réseau important de dessertes modifiant la structure de la canopée. L'exploitation sélective peut impacter le fonctionnement des communautés mais reste néanmoins bien moins préjudiciable que de nombreuses autres activités anthropiques. Bien gérée, l'exploitation sélective représente un potentiel de conservation important car elle allie développement économique et préservation du fonctionnement des forêts, mais peut également avoir des impacts négatifs comme par exemple des changements de composition et de diversité, voire l'extinction locale d'espèces.<sup>19</sup> L'impact de l'exploitation sélective en forêt tropicale dépendra des pratiques de gestion. Ces pratiques sont définies principalement par le diamètre minimum de coupe et par le temps de récupération après exploitation,<sup>20</sup> et sont aujourd'hui essentiellement calibrées en vue de la reconstitution du stock de bois d'œuvre. Elles intègrent cependant de plus en plus des enjeux de conservation en visant le maintien de la production sans entraîner de préjudice à l'intégrité et la productivité des forêts, ni de dommages environnementaux ou sociaux.<sup>21</sup> La gestion durable des forêts, définie par l' ITTO (*International Tropical Timber Organization*), doit ainsi permettre la restauration de la diversité en espèces et du fonctionnement de l'écosystème après exploitation. Dans ce contexte, toute réflexion sur la durabilité et l'amélioration

18. Martin2015.

19. Gibson2011.

20. Sist2015.

21. ITTO2005.

de la gestion sylvicole nécessite de bien connaître l'impact de l'exploitation sur la diversité et la composition des forêts .

### 1.3 Diversité et assemblage des communautés

Comprendre et anticiper la réponse aux perturbations des forêts tropicales passe par l'étude des communautés d'arbres, qui en sont les éléments principaux, et en particulier par leur diversité et leur composition. La diversité des communautés d'arbres reflète celle des autres groupes floristiques et faunistiques et détermine largement le fonctionnement des communautés.<sup>22</sup> Individuellement, chaque espèce a une valeur intrinsèque pour le patrimoine naturel global et en fonction de ses caractéristiques biologiques peut avoir un rôle clé dans la communauté, comme c'est le cas pour les espèces *clé de voûte*.<sup>23</sup> A l'échelle de la communauté la diversité et la composition des communautés détermine les interactions entre individus et avec l'environnement, et déterminent donc le fonctionnement et la productivité des écosystèmes.<sup>24</sup> La diversité détermine également la stabilité et la résilience des communautés en atténuant l'impact des maladies, des espèces invasives et des variations environnementales.<sup>25</sup> Toute perturbation ou changement susceptible de modifier la biodiversité et la composition des communautés impacte donc le fonctionnement des écosystèmes, mais le détail de ces impacts et de leurs conséquences reste mal connu.

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

Une perturbation correspond à des changements de l'environnement biotique (interactions entre individus) et abiotique (ensOLEILlement, flux d'eau, de nutriments et de matière). La réponse des communautés aux perturbations a été décrite comme une succession temporelle de processus écologiques consécutifs à ces changements environnementaux.<sup>26</sup> Les modèles de succession identifiés impliquent dans un premier temps le recrutement d'espèces pionnières, meilleures acquéreuses des ressources rendues disponibles après perturbation. Dans un deuxième temps la croissance de ces premiers recrutés diminue la disponibilité en ressources et augmente la compétition, excluant du recrutement les espèces les moins compétitrices. Les pionnières recrutées en premier lieu deviennent alors sénescentes ou exclues par la compétition, et sont petit à petit remplacées par les espèces de succession tardive qui correspondent en forêt tropicale à des espèces de croissance lente mais à longue durée de vie.

<sup>22.</sup> Guitet2017.

<sup>23.</sup> Jones1994 ; Power1996 ; Gardner2007.

<sup>24.</sup> Begon2006.

<sup>25.</sup> Elmquist2003.

<sup>26.</sup> Clements1916.

Ce modèle de succession correspond à différentes combinaisons de processus de mortalité (disparition) et de recrutement (apparition) d'espèces dans la communauté et restaure ainsi de façon déterministe une communauté typique de succession tardive.<sup>27</sup> Le recrutement est ainsi un élément clé de la réponse des communautés aux perturbations. Le recrutement regroupe l'ensemble des processus de production, de dissémination et de germination des graines, et 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 significativement au fonctionnement de l'écosystème et est intégré aux inventaires. Les nombreux processus écologiques qui régulent les différentes étapes du recrutement sont donc des déterminants majeurs de la réponse des communautés aux perturbations.<sup>28</sup>

27. Denslow2000.

28. Denslow1980 ; Schnitzer2001 ; Asner2004.

### Les règles d'assemblage des communautés

La réponse des communautés aux perturbations résulte d'un ensemble de processus d'assemblage et de maintien des espèces. Plusieurs hypothèses quant à ce processus sont débattues aujourd'hui, notamment vis à vis de l'importance des processus stochastiques et déterministes. Les processus déterministes sélectionnent les espèces de la communauté sur la base de leurs caractéristiques biologiques, en fonction de leurs performance dans l'environnement biotique et abiotique.<sup>29</sup> Les processus stochastiques, qui relèvent de la théorie neutre, supposent un assemblage aléatoire des espèces 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) ??<sup>30</sup>

29. Molino2001.

30. Hubbell2001.

Le débat quant au rôle respectif des processus stochastiques et déterministes est matérialisé par la controverse sur la théorie des perturbations intermédiaires (*Intermediaite Disturbance Hypothesis, IDH* en anglais). Cette théorie suppose la prépondérance de processus déterministes d'exclusion compétitive et prédit une diversité maximale pour des régimes de perturbation réguliers et d'intensité moyenne évitant la dominance de quelques espèces.<sup>31</sup> Un tel régime de perturbations intermédiaires permet en effet une variabilité des conditions environnementales qui permet à un large panel d'espèces de s'installer lorsque les conditions environnementales leur deviennent favorables, puis de persister dans la communauté. Au delà d'un seuil d'intensité de perturbation en revanche un trop grand nombre d'espèces sont exclues et les quelques espèces favorisées deviennent dominantes, si bien que la diversité diminue.<sup>32</sup>

31. Molino2001.

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

32. Chesson2000 ; Kariuki2006a ; Berry2008a.

lentes et que leur abondance ne dépend pas de leurs caractéristiques biologiques. Les espèces favorisées suite aux perturbations seraient alors variables, l'abondance des espèces dépendrait uniquement de processus aléatoires de dispersion, de croissance et de survie résultant en un assemblage stochastique des communautés.<sup>33</sup>

33. Hubbell2001.

Bien que débattues les hypothèses déterministe et stochastique ne sont pas incompatibles et peuvent prédire la structure des communautés à différentes échelles et pour différents niveaux de richesse. Il est vraisemblable que les règles d'assemblage des communautés soient une combinaison variable de processus déterministes et stochastiques, et la question se pose alors des facteurs qui déterminent ces combinaisons.<sup>34</sup>

34. Chave2004.

## 1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?

Mesurer la diversité des communautés, déterminante du fonctionnement et du maintien des écosystèmes, est essentiel pour prédire et gérer l'avenir des forêts. La diversité est cependant une notion complexe qui englobe la diversité génétique et phénotypique des individus, et la variabilité de leurs assemblages.<sup>35</sup> La biodiversité, souvent réduite à la notion de richesse spécifique, prend donc également en compte des aspects de richesse, d'équitabilité d'abondance, de similarité entre espèces. En plus de quantifier la diversité des communautés, ces différents aspects permettent d'appréhender les mécanismes écologiques régissant les écosystèmes et leurs dynamiques spatiales et temporelles.<sup>36</sup>

35. Loreau2005.

36. Purvis2000 ; Loreau2005.

### Composition et dissimilarité

Comparer des communautés ou suivre leur évolution au cours du temps implique dans un premier temps de comparer leur composition et de quantifier le turnover des espèces. De nombreuses mesures permettent d'estimer ce turnover, prenant en compte ou non l'abondance des espèces.<sup>37</sup> Dans la suite de cette thèse nous avons choisi de mesurer le taux de remplacement d'abondance, ou similarité de Bray-Curtis, qui estime dans quelle mesure une communauté est le sous-ensemble d'une autre. Si le turnover des espèces entre deux communautés est faible, l'une d'elles sera comme le sous-échantillonnage de l'autre, comme si elle en avait été tirée au hasard. La similarité de Bray-Curtis est la somme des abondances d'une communauté qui correspondent à une espèce différente dans l'autre communauté, normalisée ensuite par l'abondance totale partagée entre les deux communautés (1.1).

37. 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

Outre la composition en espèce l'étude de la biodiversité est l'étude de la diversité des communautés, comprenant la richesse et la distribution d'abondance. Une communauté est constituée d'espèces aux effectifs différents : certaines sont très abondantes, d'autres communes et d'autres encore, souvent la majorité, sont rares. La façon la plus simple et immédiate de décrire une communauté est de donner les proportions d'espèces abondantes rapport aux espèces communes ou rares, représentées par la distribution d'abondance de la communauté. Cette distribution d'abondance est régie par des lois écologiques et, moyennant quelque variations, prend invariablement la forme d'une courbe en creux 1.1.<sup>38</sup>

38. McGill2007.

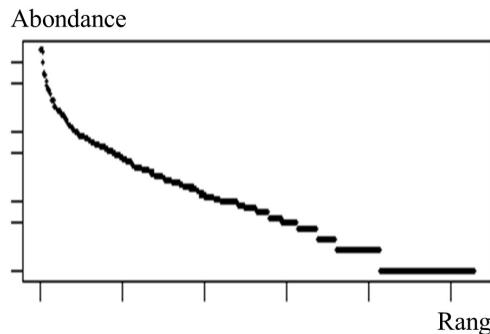


FIG. 1.1 : Exemple de distribution d'abondance pour une communauté d'arbres en forêt tropicale humide

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, les nutriments, l'espace, etc.<sup>39</sup> Prédire une distribution d'abondance revient à prédire la répartition de la ressource limitante entre 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

39. Silvertown2004 ; ter Steege2006.

40.  
Motomura1932;  
Magurran1988.

Fisher1943;  
Tokeshi1993;

comme par exemple selon une division systématique de la ressource restante.<sup>40</sup>

Ces modèles testés pour de nombreuses communautés ont montré représenter correctement les communautés réelles et pouvoir révéler les règles écologiques régissant l'assemblage des espèces. Ce sont donc des outils adéquats pour comparer les communautés et en interpréter les différences. Manipuler une distribution d'abondance est cependant compliqué car il s'agit d'une représentation en deux dimensions qui ne permet pas de quantifier les différences entre communautés. En revanche, les paramètres de ces distributions et des modèle proposés permettent de résumer de façon quantifiable les caractéristiques des distributions d'abondance. Ces différents paramètres, les indices de diversité, correspondent au nombre d'espèces, à la forme des distributions, ou encore à l'homogénéité des abondances.

### Les composantes de la diversité

La diversité est souvent assimilée à la richesse en espèce, qui correspond au nombre d'espèces qui constituent la communauté. La richesse ne tient cependant pas compte de l'abondance des espèces qui est pourtant un paramètre essentiel, une espèce dominante n'apportant pas la même contribution à l'écosystème qu'une espèce rare. Une communauté dominée par une ou deux espèces très abondantes sera intuitivement moins diverse qu'une communauté avec le même nombre d'espèces mais dont les abondances sont équivalentes. L'homogénéité des abondances dans une population est l'**équitabilité**, et elle peut être bien plus révélatrice du fonctionnement des écosystèmes que la richesse ou la composition. Selon l'hypothèse du ratio de biomasse en effet, le fonctionnement des écosystèmes repose bien plus sur les caractéristiques des espèces dominantes que sur celles des espèces rares. Les espèces rares n'ont pas d'influence si elles sont transitoires ou alors une influence qu'à long terme en tant que futures dominantes potentielles.<sup>41</sup>

41. Grime1998.

42.  
Magurran2004.

Whittaker1965;

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 **1.2**.<sup>42</sup>

Estimer la diversité d'une communauté ne revient donc pas à une mesure unique mais à un ensemble de mesures combinant différemment les composantes de la diversité. Plusieurs familles d'indices de diversité ont été développées : une famille correspond aux déclinaisons d'une même formule accordant un poids variable aux différentes 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

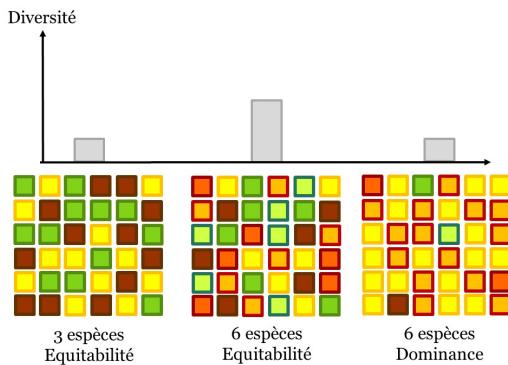


FIG. 1.2 : Les deux composantes de la diversité taxonomique : richesse (nombre d'espèces) et équitabilité (homogénéité de répartition)

paramètre  $q$  appelé “ordre de diversité”. L’ordre de diversité  $q$  correspond au poids donné aux espèces rares par rapport aux espèces abondantes, plus l’ordre de diversité est élevé, plus les espèces rares sont négligées par rapport aux espèces abondantes.<sup>43</sup>

43. 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. A l’ordre 0 chaque espèce contribue de la même façon à la mesure, ce qui correspond à la richesse spécifique. A l’ordre 1 la richesse et équitabilité sont également prises en compte, ce qui correspond à l’indice de Shannon. Enfin à l’ordre 2 les espèces rares sont presque négligées, ce qui correspond à l’indice de Simpson (parfois appelé “diversité en espèces abondantes”).<sup>44</sup> Tels quels, les indices de Réyni sont mathématiquement corrects et représentatifs des différentes composantes de la diversité, mais ne donnent pas une mesure intelligible permettant 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 selon une exponentielle à base  $q$ .<sup>45</sup>

44. Shannon1948 ;  
Simpson1949 ;  
Tothmeresz1995.

45. Hill1973.

Les mesures de diversité utilisées dans la suite de ce travail sont donc la traduction intelligible en nombre équivalent d’espèces d’un panel d’indices combinant richesse et équitabilité de différentes façons pour capter toute structure de diversité.

## 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 ces 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 Turing<sup>46</sup> où l'abondance réelle \*  $s_v^n$  d'une espèce observée  $v$  fois dans un échantillonnage de  $n$  individus dépend du nombre d'espèces observées également  $v$  fois et du nombre 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 ici particulièrement intéressants car il permettent d'estimer le nombre  $s_0^n$  d'espèces manquées observées zéro fois ( $s_0^n = \frac{s_1^n}{n}$ ) et donc de 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 et permet de savoir quelle proportion de la communauté a été échantillonnée.<sup>47</sup> La correction la plus adéquate a été déterminée pour chaque taux de couverture et les estimateurs de la diversité sont aujourd'hui très fiables.<sup>48</sup>

46. Good1953.

47. Dauby2012.

48. Chao2015 ; Marcon2015b.

## Diversité fonctionnelle

Les mesures de diversité décrites précédemment, appelées diversité neutre, considèrent toutes les espèces de la même façon quelles que soient leurs caractéristiques biologiques ou phylogénétiques. Ces caractéristiques peuvent cependant facilement intégrer les mesures de diversité au même titre que la richesse et l'équitabilité, en passant pas la similarité entre espèces. 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 1.3.

La similarité au sein d'une communauté est intégrée sous la forme d'une matrice de distances entre espèces calculée sur la base de leur phylogénie ou de leurs traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sont les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques des espèces, ils déterminent le fonctionnement des individus, leur per-

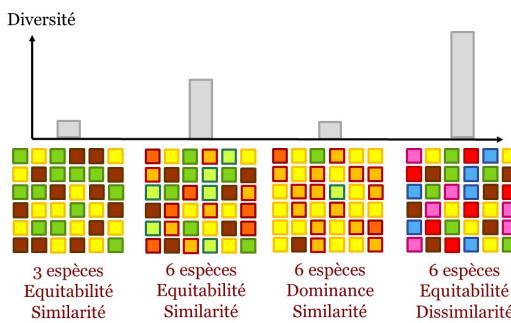


FIG. 1.3 : Troisième composante de la diversité : la similarité entre espèces basée sur des distances phylogénétiques ou taxonomiques

formance en termes de croissance et de survie, et leurs interactions avec l'environnement.<sup>49</sup> L'approche fonctionnelle qui décrivit les espèces et les individus selon leurs caractéristiques biologiques a été largement adoptée en écologie. Elle permet d'une part de réduire la dimensionnalité des communautés, indispensable pour l'étude d'écosystèmes aussi riches que les forêts tropicales, et de comparer les communautés quelle que soit leur composition en espèces.<sup>50</sup> D'autre part l'approche fonctionnelle permet d'appréhender directement la diversité des communautés et leur fonctionnement, la composition et diversité fonctionnelle étant interprétables en termes d'utilisation des ressources et de flux de matière et d'énergie. Enfin, cette approche appréhende la signature fonctionnelle des perturbations et permet d'identifier et de quantifier les processus écologiques déterminant la réponse des communautés aux perturbations.<sup>51</sup> Spécifiquement, l'approche fonctionnelle appréhende l'importance des processus déterministes dépendant par les caractéristiques biologiques des espèces. L'exclusion d'espèces non adaptées à l'environnement se traduira 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 augmentation de la diversité fonctionnelle.<sup>52</sup>

49. Violle 2007b.

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

51. Funk 2017.

52. McGill 2006; Kunstler 2012.

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.<sup>53</sup> Les traits foliaires tout d'abord, déterminant la stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources lumineuses, définissent un "spectre économique foliaire". Ce spectre oppose les espèces à larges feuilles fines ayant une forte capacité photosynthétique et donc une acquisition rapide des ressources, aux espèces à petites feuilles coriaces

53. Reich 2014.

<sup>54.</sup> Chave2009 ; Valverde-Barrantes2017.

<sup>55.</sup> Reich1997 ; Wright2004.

<sup>56.</sup> Westoby1998 ; Herault2011.

<sup>57.</sup> Kattge2011 ; Perez-Harguindeguy2013.

<sup>58.</sup> <http://www.ecofog.gf/Bridge/>

<sup>59.</sup> Grime1998.

<sup>60.</sup> Carmona2016.

et résistantes. Un gradient similaire s'applique aux traits racinaires et aux propriétés du bois, opposant les espèces aux tissus légers et à croissance rapide, aux espèces aux tissus denses mobilisant plus de ressources.<sup>54</sup> Les stratégies d'acquisition déterminent la stratégie de croissance des espèces : tandis que les “acquisitives” auront une croissance rapide et une courte durée de vie, les “conservatives” auront une croissance plus lente mais une meilleure résistance aux conditions environnementales éprouvantes.<sup>55</sup> 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 sont particulièrement représentatifs des stratégies de croissance, de survie et de reproduction.<sup>56</sup> 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<sup>57 58</sup>

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 et la résilience des communautés. D'après la théorie du “ratio de biomasse”,<sup>59</sup> 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. La redondance fonctionnelle d'une communauté se mesure dans l'espace fonctionnel à partir de la densité de probabilité de traits (*Traits Density Probability, TDP* en anglais) de chaque espèce.<sup>60</sup> 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 1.4.

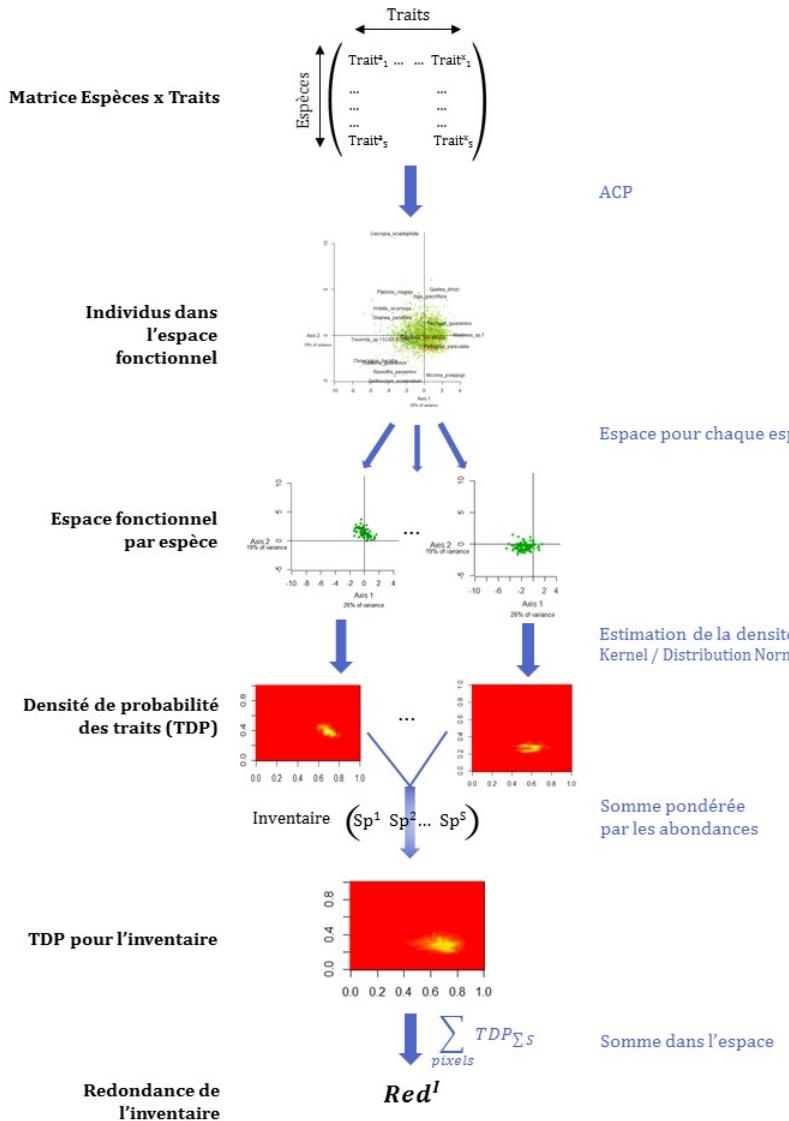


FIG. 1.4 : La redondance fonctionnelle est la somme des chevauchement entre espèces dans l'espace fonctionnel. Les individus de la base de données fonctionnelle sont représentés dans un espace à 2 dimensions grâce à une analyse en composantes principales (ACP). Une estimation par noyau estime ensuite 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 région de forêt tropicale humide où la biodiversité est la plus élevée.<sup>61</sup> La Guyane française est une région de 83 846 km<sup>2</sup> au Nord-Est du bassin Amazonien entre le Suriname et le Brésil recouverte à 95% de forêt.

### 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. Les conditions pédologiques, climatiques et topographiques y influencent les processus écologiques tels que les migrations d'espèces et leur filtrage environnemental et déterminent la composition et la diversité du couvert végétal.<sup>62</sup>

Le relief Guyanais présente une grande diversité topographique qui alterne entre des collines 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.<sup>63</sup>

Le climat est un climat tropical humide, principalement marqué par le régime des précipitations. La température moyenne y est de 26°C et reste constante au cours de l'année tandis les précipitations moyennes annuelles varient de 2 000 à 4 000 mm.an<sup>-1</sup> et montrent une grande variabilité spatiale et temporelle. Les précipitations suivent un gradient est-ouest décroissant 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.<sup>64</sup>

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.<sup>65</sup> La composition taxonomique des arbres est très variable sur le territoire. Plusieurs patrons de composition ont été mis en évidence avec une dominance au Nord-Ouest de *Lecythidaceae* et *Cesalpinaeae* et au Sud-est de *Burseraceae* et *Mimosaceae*.<sup>66</sup>

<sup>61.</sup> Gentry1988.

<sup>62.</sup> Guitet2015.

<sup>63.</sup> Ferry2010 ; Robert2003.

<sup>64.</sup> Wagner2011.

<sup>65.</sup> DeNoter2008.

<sup>66.</sup> Sabatier1989 ; Sabatier1999 ; Guitet2015.

## Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne

Le dispositif de Paracou, installé entre les communes de Kourou et de 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 comprend à l'origine 12 parcelles de 6.25 ha ayant subi en 1987 un gradient de perturbations. Le traitement de perturbation a été attribué selon un dispositif aléatoire de trois réplications de 4 traitements : parcelles témoins ( $T_0$ ) sans intervention, traitement 1 ( $T_1$ ) avec coupes d'abattage, traitement 2 ( $T_2$ ) avec abattage et éclaircies par annélation, traitement 3 ( $T_3$ ) avec abattage, éclaircies et coupe de bois de chauffage 1.1.

TAB. 1.1 : Intervention table, summary of the disturbance plot treatments in Paracou.

Treatment	Timber	Thinning
Control	-	-
T1	DBH $\geq 50$ cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	-
T2	DBH $\geq 50$ cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH $\geq 40$ cm, non-valuable species, $\approx 30 \text{ trees.ha}^{-1}$
T3	DBH $\geq 50$ cm, commercial species, $\approx 10 \text{ trees.ha}^{-1}$	DBH $\geq 50$ cm, non-valuable species, $\approx 15 \text{ trees.ha}^{-1}$

En 1990, trois parcelles de 6.25ha et une parcelle de 25ha (respectivement parcelles 13, 14, 15 et 16) ont été ajoutées au dispositif pour l'étude et le suivi de la diversité en forêt non perturbée 1.5.

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  $26^{\circ}\text{C}$  et les précipitations 2 980 mm.an $^{-1}$  de mi-août à mi-novembre, avec une saison sèche d'un mois en mars.<sup>67</sup>

67. Wagner 2011.

## 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 de mort (mort sur pied, chablis primaire ou chablis secondaire).

Lorsqu'un arbre atteint 10 cm il est comptabilisé dans les inventaires et sera mesuré chaque année. Il est identifié dans un premier temps par un nom commun, ou nom *vernaculaire*, 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 pal-

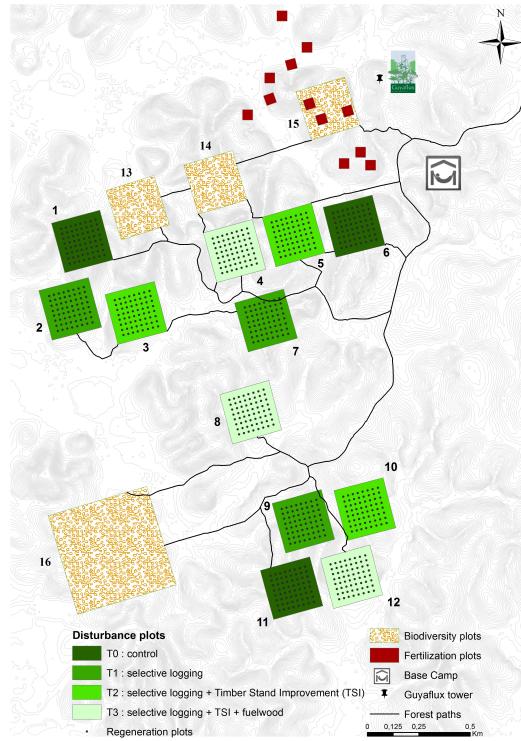


FIG. 1.5 : Dispositif expérimental de Paracou, schéma des 16 parcelles de suivi des dynamiques forestières. La couleur des parcelles indique l'intensité de perturbation appliquée à 9 des parcelles en 1984 (voir le tableau 1).

miers 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.

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 donc variables au cours du temps et entre les parcelles. Ceci génère des incertitudes taxonomiques importantes lorsque les arbres n'ont qu'une identification en nom vernaculaire : un no vernaculaire correspondant souvent à plusieurs noms botaniques et inversement.<sup>68</sup>

68. Oldeman1968.

## 1.6 Problématique et plan de la thèse

La travail présenté ici cherche à expliciter la réponse des communautés d'arbres en forêts tropicales en termes de diversité et de composition taxonomique et fonctionnelle. Nous déterminerons les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles des communautés après

perturbation et en interpréterons les processus sous-jacents. Nous discuterons des règles écologiques d'assemblage d'espèces qui restent débattues en forêts tropicales et de la résilience des communautés. Ce travail nous permettra de discuter d'une gestion sylvicole durable adaptée au contexte des forêts Néotropicales et de nouvelles perspectives pour la modélisation de la diversité des communautés. Le document s'organise en trois chapitres correspondant à trois articles scientifiques soumis ou en cours de soumission.

- Le premier chapitre présente le développement d'un estimateur de la diversité taxonomique et fonctionnelle palliant les incertitudes taxonomiques inhérentes aux inventaires forestiers. L'estimateur se base sur les probabilités d'associations entre noms vernaculaires et noms botaniques pour propager les incertitudes taxonomiques aux mesures de diversité. La méthode d'estimation, qui sera employée dans la suite de ce travail, est tout d'abord calibrée pour obtenir une estimation de la diversité la plus précise possible en fonction des données disponibles. Par ailleurs l'estimateur sera appliqué au cas des inventaires forestiers pré-exploitation pour tester la validité de la méthode et proposer un protocole d'inventaire optimisant le coût et la précision de ces inventaires.
- Le deuxième chapitre présente les trajectoires de composition, de diversité et de redondance taxonomique et fonctionnelle des parcelles de Paracou. Ces trajectoires sur 30 ans permettent de clarifier la restauration cyclique de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés. Les trajectoires ont montré le découplage entre trajectoires taxonomiques divergentes, maintenant les différences initiales, et trajectoires fonctionnelles convergentes, soulignant l'homogénéité fonctionnelle entre les communautés. Ce découplage a pu s'expliquer par les changements de redondance fonctionnelle après perturbation, qui s'est avérée être l'élément déterminant de la résilience des communautés. Enfin, les trajectoires ont validé la théorie des perturbations intermédiaires pour la diversité taxonomique et confirmé l'importance de l'intensité de perturbation pour la durée de la restauration taxonomique.
- Dans le troisième chapitre nous étudions spécifiquement les trajectoires de diversité et de composition des communautés recrutées après perturbation et leurs similarités par rapport aux communautés initiales. Les trajectoires du recrutement ont permis de distinguer trois phases de succession distinctes déterminant la réponse des communautés après perturbation. Conformément aux modèles reconnus la succession des communautés

est définies par l'émergence de processus de recrutement déterministes puis le retour aux processus stochastiques propres aux communautés matures. Ces trajectoires ont permis de confirmer un temps de restauration des communautés de plusieurs décennies et de clarifier les risques d'extinction locale d'espèces ou d'altération persistante des communautés dans le cas de rotation trop courtes.

- Dans une dernière partie nous proposons un retour sur les résultats obtenus au cours de cette thèse, en reprenant spécifiquement les processus écologiques sous-jacents les trajectoires après perturbations et en clarifiant les réponses taxonomique et fonctionnelles des communautés. Nous proposons à la lumière de ces résultats une discussion des modes de gestion sylvicoles allant vers une exploitation durable des forêts. Enfin, nous proposons quelque perspectives vers la modélisation de la diversité des communautés et ses applications.

## CHAPITRE 2

# Des inventaires forestiers aux trajectoires de diversité, le problème universel de l'incertitude

La biodiversité des forêts tropicales reste largement méconnue malgré son importance pour le fonctionnement des écosystèmes et le maintien des biens et les services qu'ils rendent. Parmi les espèces tropicales inventoriée en milieu tropical un grand nombre ne correspond qu'à l'observation d'un unique individu,<sup>1</sup> et la précision des inventaires reste fortement contrainte par le coût financier et la main d'œuvre qu'ils représentent. Ceci limite la précision des mesures et l'importance des suivis de biodiversité et restreint en particulier l'étude de la distribution des espèces et de la dynamique des communautés dans le temps. Dans ce contexte il est indispensable de développer des méthodes pour améliorer la précision des inventaires et la valorisation des données disponibles.<sup>2</sup>

1. Feeley 2011.

2. Baraloto 2012.

### 2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques

Pour diminuer le coût et le délais des inventaires l'emploi des noms vernaculaires plutôt que des noms botaniques précis a été largement adopté. Les noms vernaculaires sont mieux connus, plus faciles à attribuer car souvent basés sur des critères morphologiques, et ne nécessitent pas de vérification ultérieure à partir d'herbiers. L'usage des noms vernaculaires entraîne cependant des incertitudes taxonomiques importantes, limitant la précision des mesures de diversité. Les noms vernaculaires correspondent en effet à plusieurs noms botaniques et ces correspondances varient au cours du temps et selon les équipes de terrain.<sup>3</sup> De plus, ces correspondances vernaculaires/botaniques multiples ne permettent pas des mesures directes

3. Oldeman 1968.

de la diversité fonctionnelle, les bases de données fonctionnelles fournissant des informations à l'échelle des noms botaniques. Pour pallier ces difficultés, nous proposons ici un estimateur de la diversité permettant de transcrire les inventaires vernaculaires en inventaires botaniques et d'intégrer les incertitudes taxonomiques aux mesures de diversité. Une fois calibré cet estimateur a été employé pour l'ensemble des mesures de diversité taxonomique et fonctionnelle développées dans le suite de ce travail. Par ailleurs l'estimateur de diversité a été appliqué au contexte des inventaires pré-exploitation qui, nombreux et réalisés sur de grandes surfaces, sont une source d'information incontournable<sup>4</sup> pour l'étude et la gestion de la biodiversité en forêt tropicale. Dans ce contexte, l'analyse de la performance de l'estimateur a permis de proposer une méthode d'inventaire optimisant les coût et la précision des inventaires.

L'estimateur se base sur la reconstitution d'inventaires complets en noms botaniques, générés à partir des probabilités d'association entre noms vernaculaires et botaniques. Dans un premier temps l'estimateur a été calibré en déterminant la source d'information la plus adaptée au calcul des probabilités d'associations vernaculaires/botaniques. Deux sources d'informations sont disponibles pour estimer ces probabilités : les inventaires réels donnant une fréquence d'association observée et les tables générales listant les associations vernaculaire/botaniques possibles à partir de dires d'experts (équipes de terrain, taxonomiqtes, etc.). Une fois calibré, l'estimateur de diversité a été appliqué à des inventaires pré-exploitation. Cette étude a permis d'une part d'évaluer la fiabilité des inventaires selon l'effort d'identification (pourcentage d'espèces identifiées en nom botanique) et l'effort d'échantillonnage (nombre d'arbres pré-inventoriés pour calculer les probabilité d'association vernaculaire/botanique). D'autre part l'étude a permis de proposer une méthode d'inventaire optimisant le coût et la précision des inventaires.

## **2.2 Application de l'estimateur aux inventaires de Paracou**

### **Profils d'incertitude taxonomique**

Dans le cas de dispositifs expérimentaux tels que Paracou le degré d'indétermination taxonomique correspond à un pourcentage d'arbres, toutes espèces confondues, n'ayant pas été identifiés en nom botanique. La fiabilité de l'estimateur de diversité a été évaluée en simulant un gradient d'indétermination taxonomique à partir d'inventaires botaniques complets 2.1.

Les estimateurs de richesse et d'équabilité (diversité de Shannon

<sup>4</sup>. terSteege2000; Guitet2014.

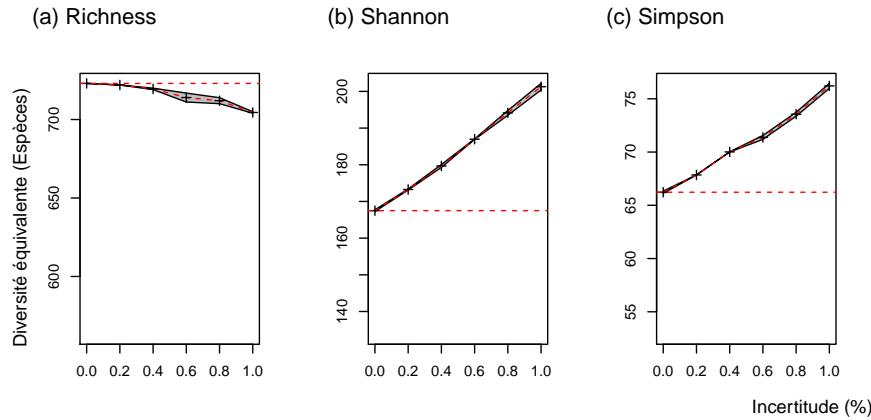


FIG. 2.1 : Biais de l'estimateur pour les diversité de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

et Simpson) sont d'autant plus biaisés que le degré d'indétermination est élevé. Tandis que la richesse est sous-estimée, l'équitabilité est sur-estimée : l'estimateur tend donc à homogénéiser les distributions d'abondance. Un nom vernaculaire a plus de chances d'être associé à une espèce abondante (plus fréquente) qu'à une espèce rare et donc la queue de distribution en espèces rares n'est pas correctement reproduite. Ce biais de l'estimateur semble difficile à formaliser car il dépend de la relation entre rareté et probabilité d'indétermination des espèces, ce qui rend pour le moment difficile toute correction formelle.

Dans la suite de ce travail nous avons choisi de pallier ce biais de l'estimateur en nous rapportant au niveau taxonomique supérieur et en étudiant la diversité au niveau du genre botanique. Dans le cas d'une mesure rapportée au genre, l'estimateur de la richesse reste peu biaisé jusqu'à un seuil d'indétermination de 80% au delà duquel la richesse est trop sous-estimée. L'équitabilité est surestimée, d'autant plus que le degré d'indétermination est élevé (diversités de Shannon et de Simpson), mais le biais ne dépasse pas 10% de la diversité réelle 2.2.

Dans le cas de Paracou, la détermination des parcelles est variable au cours du temps et entre les parcelles. Au moment de travail, dans les parcelles contrôle et du traitement 3 moins de 5% des arbres n'ont pas d'identification botanique, tandis que les parcelles du traitement 1 ou 2 restent mal déterminées (30% d'indétermination pour certaines parcelles). Les trajectoires de diversité seront donc étudiées en termes de différence à l'état initial de chaque parcelle. Pour l'état initial nous prendrons comme référence les inventaires 5 ans après exploitation, date à partir de laquelle l'incertitude des inventaires reste stable.

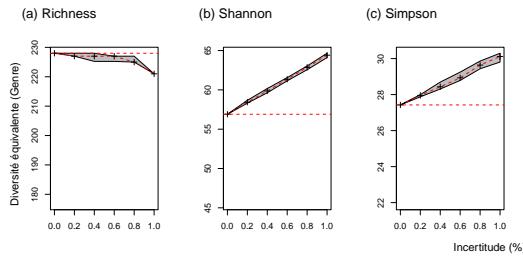


FIG. 2.2 : Biais de l'estimateur pour les diversité en genre botanique de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

### 2.3 Application de l'estimateur au cas des inventaires pré-exploitation

Comprendre et anticiper le devenir des forêts tropicales dans le contexte actuel requiert un suivi temporel des communautés et des mesures de diversité précis. Le coût des inventaires forestiers conduit cependant la majorités à être réalisés en noms vernaculaires, malgré que ceux-ci impliquent d'importances incertitudes taxonomiques. Plusieurs méthodes ont été proposées pour pallier ces incertitudes mais aucune n'est encore adaptée à des suivi de diversité fonctionnelle ou à petite échelle spatiale. Nous proposons ici un estimateur de diversité adaptable à chaque inventaire particulier et intégrant les incertitudes botaniques inhérentes aux inventaires forestiers. Nous avons calibré l'estimateur de diversité à partir d'un large inventaire en forêt Néotropicale et la simulation de gradients d'incertitude taxonomique et d'effort d'échantillonnage ont permis de déterminé un protocole d'inventaire idéal optimisant le coût des inventaires et la précision de l'estimateur. Notre analyse a d'une part souligné la nécessité d'avoir recours à des inventaires réels et à une expertise botanique de terrain par assurer la fiabilité de mesures de diversité. D'autre part nous avons pu identifié un protocole idéal assurant une estimation de la diversité avec un intervalle de confiance de 10%, basé sur l'inventaire de 3 000 arbres au minimum et sur une effort d'identification taxonomique de 80% des espèces.

**Inescapable Taxonomists : Workable  
Biodiversity Management Based on a  
Minimum Field Work**



## CHAPITRE 3

# Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés

Dans ce chapitre nous nous intéresserons aux trajectoires de diversité et de composition à l'échelle de l'ensemble de la communauté. La diversité des forêts tropicales est supposée être soumise et entretenue naturellement par un régime régulier de perturbations, qui entraîne un pic de diversité pour des perturbations d'intensité et de fréquence moyennes. En milieu tropical cependant cette théorie des perturbation intermédiaires reste débattue, ce qui questionne la résilience fonctionnelle et taxonomique des forêts tropicales.

Pour clarifier les processus écologiques sous-jacent la réponse des communautés aux perturbations nous étudions ici les trajectoires de diversité et de composition des communautés au cours des 30 années suivant un gradient de perturbations (10 à 60% de biomasse prélevée). Nous avons analysé les trajectoires des communautés en termes de composition, de richesse et de redondance taxonomique et fonctionnelle, en considérant pour celà 7 traits fonctionnels des feuilles, du bois et d'histoire de vie des espèces.

Les trajectoires de diversité ont mis en évidence des réponses taxonomique et fonctionnelle cycliques, permettant la restauration des caractéristiques d'avant perturbation. Les trajectoires ont montré la divergence taxonomique des communautés, due aux limites de dispersion des espèces maintenant les différences de composition initiales, et leur convergence fonctionnelle, due à des processus déterministes imposant une trajectoire fonctionnelle commune. La théorie des perturbations intermédiaires a montré prédire les trajectoires de diversité taxonomique, augmentant avec l'intensité de la perturbation jusqu'à un certain seuil. En revanche la diversité fonctionnelle augmentaient après perturbation quelle qu'en soit l'intensité, l'impact de la perturbation étant atténué par l'importante redondance fonctionnelle des communautés. Bien qu'effective, la restauration des

charactéristiques taxonomiques et fonctionnelles 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.

#### 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 les trajectoires de diversité et d'équitabilité taxonomique et fonctionnelle, et de renouvellement des espèces par rapport à la communauté initiale. Nous avons ensuite comparé ces trajectoires à celles de modèles nuls stochastiques.

Nous avons identifié trois phases de recrutement après perturbation, définies par la combinaison de processus déterministes et stochastiques. La première phase de succession correspond à la croissance de juvéniles recrutés aléatoirement dans la communauté initiale. La deuxième phase correspond à l'émergence de processus déterministes favorisant le recrutement de pionnières issues de la banque de graines. La troisième et dernière phase correspond à la restauration des processus de recrutement aléatoire entraînant un retour de la diversité et de la composition initiales. Malgré la rapide restauration des processus de recrutement, la restauration de la composition et de la diversité du recrutement s'est montrée longue de plusieurs décennies.

La trajectoire des communautés après perturbation est déterminée par l'émergence de processus de recrutement déterministes favorisant les espèces héliophiles, remplaçant temporairement le recrutement stochastique propre aux communautés matures. Bien que résistantes les caractéristiques taxonomiques et fonctionnelles du recrutement se sont montrées impactées sur plusieurs décennies, incitant à la prudence quand au maintien des caractéristiques initiales.

## CHAPITRE 4

# Conclusion et perspectives

La diversité des communautés d’arbres a un rôle central pour le fonctionnement et le maintien des écosystèmes forestiers et des services qu’ils rendent.<sup>1</sup> Expliciter la réponse de cette diversité et en comprendre les mécanismes et les déterminants est incontournable pour anticiper le devenir des forêts dans le contexte actuel et adapter leur gestion et leur conservation.<sup>2</sup> Nous examinons dans cette thèse la réponse taxonomique et fonctionnelle d’une communauté d’arbres de forêt Néotropicale après un gradient de perturbation.

Le premier travail de cette thèse a été la mise au point d’une méthode d’estimation fiable de la diversité des communautés à partir des inventaires forestiers. L’étude de la diversité des forêts tropicales est souvent compromise par la précision limitée des inventaires botaniques et des bases de données fonctionnelles du fait de leur coût financier et humain. Pour pallier les incertitudes inhérentes aux inventaires et aux bases de données nous avons mis au point un estimateur de diversité taxonomique et fonctionnelle et l’avons testé et calibré à partir d’inventaires réels. Cet estimateur a ensuite permis de tracer des trajectoires fiables de diversité taxonomiques et fonctionnelles pour les communautés et le recrutement d’une forêt Néotropicale sur 30 ans après un gradient de perturbation. Ces trajectoires ont permis de montrer des changements de diversité et de composition taxonomiques des communautés après perturbation. Conformément à la théorie de spéciations intermédiaires, au-delà d’un seuil d’intensité le recrutement des pionnières induit une augmentation persistente de l’équitabilité des communautés au détriment des espèces rares de forêt mature. Par ailleurs les trajectoires ont montré un découplage entre trajectoires taxonomiques et fonctionnelles dû à la diminution de la redondance fonctionnelle après perturbation. La restauration de la redondance fonctionnelle a montré être le paramètre déterminant de la résilience des communautés, plus lent à retrouver une valeur initiale que la diversité et la composition. Trente ans après perturba-

1. Tilman2014.

2. Barlow2018.

tion, la restauration des processus de recrutement, de la composition et de la diversité des communautés reste inachevée mais est visible quelle que soit l'intensité de la perturbation initiale.

Ces résultats conduisent à différentes perspectives vis à vis (i) des processus régissant l'assemblage des espèces en communautés et leurs dynamiques, (ii) des modes de gestion et de conservation durables des forêts tropicales, et (iii) de la modélisation de la diversité des communautés.

#### 4.1 Des communautés régies entre déterminisme et stochasticité

Comprendre la réponse des communautés aux perturbation revient à identifier les processus régissant la coexistence et l'assemblage des espèces. En forêt tropicale ces processus sont encore débattus. Spécifiquement le débat porte sur la prépondérance des processus stochastiques par rapport à des processus déterministes favorisant les espèces selon leurs caractéristiques fonctionnelles. La prépondérance de processus stochastique, supposée par la théorie neutre, implique un assemblage aléatoire des communautés dépendant uniquement de contingences historiques (ordre d'arrivée des espèces, mortalité aléatoire, activité anthropique) ou géographiques (limitation de la dispersion). La prépondérance de processus déterministes, supposée par la théorie des perturbations intermédiaires, suppose à l'inverse la convergence des communautés vers une composition et une diversité dépendant des caractéristiques environnementales. Bien que déattues les deux théories neutres et déterministes ne se sont pas incompatibles et peuvent être pertinentes dans différents cas de figure. Ainsi, la théorie intégrative proposée par Chave2004<sup>3</sup> explique-t-elle la diversité et la composition des communautés par une combinaison des processus stochastiques et déterministes variable dans le temps et l'espace.

3. .

#### Un modèle de succession défini

La perturbation, matérialisée par la mortalité d'une partie de la communauté, modifie en elle-même la distribution d'âge des arbres, la structure de hauteur et de diamètre des communautés et leur environnement abiotique (lumière, flux d'eau et de nutriments).<sup>4</sup> Bien que la mortalité soit plus importante après perturbation, la composition et la diversité des arbres survivants reflète la communauté initiale.<sup>5</sup> Les processus de recrutement en revanche se sont montrés en revanche très différents après perturbations.

<sup>4.</sup> Gourlet-Fleury2000; Putz2012; Piponiot2016; Rutishauser2016.

<sup>5.</sup> Herault2018.

Les trajectoires de diversité du recrutement ont permis de distinguer trois phases de succession après perturbation, correspondant à

différents processus écologiques déterministes et stochastiques. La réponse des communautés aux perturbations est ainsi déterminée tout d'abord par le recrutement de plantules déjà établies, bénéficiant en premier de l'espace environnemental rendu disponible par la perturbation, puis par le recrutement de pionnières et d'héliophiles favorisées par leurs stratégies d'acquisition de la lumière efficaces, et enfin par le retour progressif aux processus de recrutement initiaux.<sup>6</sup>

<sup>6.</sup> Denslow2000 ; Herault2010 ; Herault2011.

Cette succession est déterminée par l'émergence après perturbation de processus déterministes éclipsant les processus stochastiques, neutres, qui maintiennent la diversité des communautés en forêt non perturbée. Ces processus déterministes changent la diversité et la composition des individus recrutés et, bien qu'eux-même rapidement restaurés, impactent l'ensemble de la communauté sur plusieurs décennies et dépendent largement de l'intensité de la perturbation et de la composition initiale.

La réponse des communautés aux perturbations est donc définie par une succession de processus déterministes, mais l'impact sur les trajectoires taxonomiques et fonctionnelles à l'échelle de toute la communauté est plus variable.

### Une succession fonctionnelle déterministe

La réponse des communautés aux perturbations dépend des changements biotiques et abiotiques augmentant la croissance des arbres et le nombre de recrutés. Après perturbation l'émergence de processus déterministes favorisant les espèces pionnières et héliophiles entraîne une augmentation de la diversité fonctionnelle et un déplacement de la composition fonctionnelle vers des stratégies fonctionnelles d'acquisition et d'utilisation efficaces de la lumière.<sup>7</sup>

<sup>7.</sup> Violette2007b ; Baraloto2012a.

Dans un premier temps le recrutement des juvéniles déjà en place avant perturbation ne modifie pas la diversité et la composition fonctionnelles de la communauté. Dans un deuxième temps les arbres recrutés sont issus de la germination des graines de la banque du sol et constituent l'essentiel du recrutement après perturbation.<sup>8</sup> Les espèces pionnières et héliophiles sont alors favorisées au détriment des espèces tolérantes à l'ombre inféodées aux forêts non perturbées. Ces espèces héliophiles, auparavant rares ou peu fréquentes, deviennent alors communes et leur recrutement augmente la diversité fonctionnelle. Au delà d'un seuil d'intensité de perturbation (plus de 25% de biomasse initiale perdue) le recrutement est dominé par quelques espèces très pionnières (par exemple *Cecropia spp*, *Pouroma spp.* ou *Vismia spp.*).<sup>9</sup> Il existe cependant un compromis fonctionnel entre les stratégies “acquisitives” et “conservatives” des ressources : les espèces héliophiles présentent une capacité d'acquisition et d'utilisation rapide des ressources mais ont une durée de vie courte.<sup>10</sup> La croissance

<sup>8.</sup> Lawton1988.

<sup>9.</sup> Guitet2018.

<sup>10.</sup> Falster2011.

<sup>11.</sup> Denslow2000.

<sup>12.</sup> Grime1998 ; Lavorel2002.

<sup>13.</sup> Svenning2005.

<sup>14.</sup> Hubbell2001.

<sup>15.</sup> .

<sup>16.</sup> Molino2001.

des héliophiles modifie de plus la structure et l'environnement abiotique de la communauté (fermeture de la canopée, rétablissement de la compétition, etc.), si bien que les espèces tolérantes à l'ombre plus commune avant perturbation remplacent les héliophiles après une dizaine d'années.<sup>11</sup> Les caractéristiques fonctionnelles initiales sont donc restaurées dans un troisième temps. Après perturbation les communautés suivent donc une trajectoire fonctionnelle cyclique et commune à toutes les communautés, déterminée par les caractéristiques fonctionnelles des pionnières et des héliophiles recrutées. La réponse fonctionnelle des communautés, bien que très informative du fonctionnement des communautés après perturbation, n'est cependant pas le miroir de la réponse taxonomique. Diversité et composition fonctionnelle ne tiennent en effet pas compte de l'identité des espèces et sont déterminées par les espèces dominantes.<sup>12</sup>

### Les trajectoires taxonomique

Les trajectoires taxonomiques se sont montrées décorrélées des trajectoires fonctionnelles, dépendantes de l'intensité de perturbation et de la composition de la communauté. Bien que la composition des communautés soit initialement différentes, les espèces pionnières et héliophiles recrutées après perturbation sont identiques pour toutes les communautés et quelle que soit l'intensité de perturbation. Les différences de composition sont donc maintenues après perturbation, impliquant que la trajectoire taxonomique après perturbation dépend de la composition initiale. Peu d'espèces initialement absentes s'installent après perturbation malgré l'espace libéré, du fait probablement des limites de dispersion identifiées pour beaucoup d'espèces de forêt tropicale.<sup>13</sup> Conformément à l'esprit de la théorie neutre la composition taxonomique des communautés relève donc de la contingence historique, *i.e.* du hasard de l'arrivée et de l'installation des espèces, plutôt que de processus de déterministes.<sup>14</sup>

Par ailleurs, conformément aux hypothèses de Connell1978<sup>15</sup>, le recrutement de pionnières et d'héliophiles augmente la richesse et l'équitabilité des communautés jusqu'à un seuil d'intensité de perturbation (environ 25% de biomasse initiale perdue). La diversité taxonomique augmente pendant les deux premières phases de la succession, jusqu'à la restauration des processus de recrutement stochastiques : la diversité est maximale quelque temps après une perturbation d'intensité moyenne.<sup>16</sup> Au delà d'un seuil d'intensité en revanche la favorisation d'espèces nouvelles ou peu communes ne compense pas les disparitions dues à la perturbation. Les espèces pionnières sont alors dominantes, la richesse taxonomique est diminuée puis restaurée sans dépasser la richesse initiale, et l'équitabilité est durablement augmentée.

D'après les trajectoires de Paracou, bien que les communautés convergent dans l'espace fonctionnel elles divergent dans l'espace taxonomique et les différences initiales de composition entre communautés sont maintenues.<sup>17</sup> Ce découplage entre trajectoires taxonomiques et fonctionnelles s'explique par les variations de la redondance fonctionnelle des communautés, qui mesure le nombre d'espèces partageant les mêmes valeurs de traits et qui ont le même rôle dans l'écosystème.<sup>18</sup> En forêt tropicale où la redondance fonctionnelle est élevée, la composition fonctionnelle des communautés peut être identique malgré leurs différences taxonomiques. La redondance fonctionnelle explique la convergence fonctionnelle des communautés malgré leur divergence taxonomique et donc l'homogénéité des trajectoires après perturbation quelle que soit la composition taxonomique initiale. D'autre part une redondance fonctionnelle élevée assure le remplacement des espèces qui disparaissent par d'autres à la stratégie fonctionnelle similaire,<sup>19</sup> ce qui atténue l'impact des perturbations sur la composition et la diversité fonctionnelle. Les trajectoires de redondance, complémentaires des trajectoires taxonomiques et fonctionnelles, expliquent leur découplage et appréhende la restauration de la résilience des communautés. La restauration de la redondance dépend des trajectoires taxonomique, et donc des processus stochastiques sous-jacents. Les trajectoires de redondance, de composition et de diversité taxonomique dépendent du principe de "lottery recruitment" : tandis que les espèces recrutées en premier s'établissent rapidement dans la communauté, les suivantes, redondantes fonctionnellement, subissent la compétition avec les premières et s'établissent plus difficilement.<sup>20</sup> La restauration de la redondance, de la diversité et de la composition taxonomiques sont donc lentes, aléatoires et difficiles à anticiper. Malgré tout, ce sont les éléments clé et cinétiquement déterminants de la restauration après perturbation. Une diminution persistante de la redondance implique des réponses taxonomique et fonctionnelle différentes après de nouvelles perturbations et accroît le risque de voir certaines espèces disparaître localement et la richesse taxonomique décliner petit à petit.

17. Fukami2005.

18. Bellwood2006.

19. Carmona2016.

20. Busing2002.

## 4.2 Vers une gestion durable intégrant la préservation de la biodiversité

L'exploitation sélective est considérée comme étant l'une des activités anthropiques les moins néfastes pour le fonctionnement et le maintien des forêts. C'est une perspective de développement incontournable aujourd'hui car elle permet un développement économique et social tout en préservant les forêts.<sup>21</sup> Par la réorganisation des économies locales, l'exploitation sélective a été adoptée dernièrement par de nombreux pays en réponse aux besoins de limitation des *GES*,

21. Chaudhary2016.

**22. Begon2006.**

**23. ITTO2005.**

**24. ITTO2005 ; Barlow2018.**

**25. Durrieu1998.**

**26. Diaz2005.**

**27. Rutishauser2016.**

et en reconnaissance du rôle de la diversité, de la composition et de la structure forestière pour la productivité et le fonctionnement de l'écosystème.<sup>22</sup> Les pratiques de gestion sylvicoles durables sont aujourd'hui calibrées pour maintenir un couvert forestier et un stock de biomasse déterminés.<sup>23</sup> L'impact de l'exploitation selective sur la composition et la diversité des communautés reste cependant indéterminé et questionne la durabilité de l'exploitation, spécifiquement sur le long terme.

Le recul des 30 ans de suivi de Paracou donne une vision à long terme de la réponse des communautés à l'exploitation et permettent de discuter de points d'amélioration pour les pratiques d'exploitation selective durable.

### Quels critères de restauration ?

Dans la perspective d'une exploitation soutenable à long terme, les critères d'évaluation de la durabilité doivent être discutés selon les objectifs de l'exploitation. Pour préserver le fonctionnement et les serviecs écosystémiques rendus par les forêts tropicales, le maintien de la diversité et de la composition du peuplement doivent être considérés en plus du maintien du stock exploitable.<sup>24</sup>

Les trajectoires de Paracou ont montré une résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés tangible mais demandant plusieurs décennies. Cette durée impose des cycles de rotation de plusieurs décennies pour assurer la restauration complète des communautés. En forêt Néotropicale les cycles de rotation devraient ainsi être plus longs que ceux éprouvés et validés pour d'autres régions, notamment en Afrique.<sup>25</sup>

L'analyse des trajectoires à Paracou a par ailleurs démontré une réponse taxonomique complexe des communautés relevant de processus aléatoires. Les trajectoires de composition taxonomique se sont donc avérées difficiles à extrapoler, et susceptibles entraîner la disparition locale ou au contraire la dominance persistante de certaines espèces de façon visibles uniquement à long terme. De tels changements de composition peuvent avoir des conséquences significatives sur l'écosystèmes, comme la disparition d'espèces clé pour la faune ou la flore ou un blocage de succession modifiant durablement l'écosystème.<sup>26</sup> De surcroît, les espèces favorisées après exploitation présentent en moyenne une hauteur et un diamètre maximums faibles, ce qui amplifie les changements de structure générés par les perturbations et modifie la valeur économique du peuplement.<sup>27</sup> La complexité de la réponse taxonomique implique donc, à mon sens, de garder à l'esprit la possibilité de conséquences inattendues de l'exploitation et d'adopter un principe de précaution en visant par défaut le maintien de la composition et de la diversité initiales.

L'analyse des trajectoires a montré le rôle central de la redondance fonctionnelle pour évaluer la résilience de la communauté. Paramètre cinétiquement déterminant de la restauration post-exploitation, la redondance fonctionnelle a montré combiner les aspects taxonomique et fonctionnel de la restauration. De plus, elle permet d'appréhender la restauration de la capacité de résilience en elle-même de la communauté. Il me semble ainsi approprié de considérer la redondance fonctionnelle comme critère pour évaluer la restauration post-exploitation, en complément des indicateurs fonctionnels actuels (*i.e.* la hauteur maximale, la vitesse de croissance ou la biomasse aérienne totale, etc).<sup>28</sup> Il me semble également approprié d'approfondir l'analyse des trajectoires post-exploitation dans le même sens et tester vers de nouvelles méthodes de mesure, de suivi et de modélisation pour éprouver et améliorer les critères de restauration.

28. Sist2015.

### Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle

Les résultats obtenus dans ce travail sont basées sur des traits fonctionnels clés représentatifs de l'écologie, de la croissance et des performances de reproduction des espèces. Comme pour toute analyse fonctionnelle ce choix n'est cependant pas exhaustif et les traits ont été retenus surtout vis à vis de la productivité des espèces et de leur stratégie d'acquisition et d'utilisation des ressources.<sup>29</sup> Nous avons cependant pu souligner l'importance de la banque de graines pour la réponse des communautés et le rôle de sa diversité et de sa composition pour l'établissement de la communauté après perturbation. La constitution de la banque de graines dépend largement des traits de dispersion, de dormance et de germination des espèces. Pour mieux anticiper la réponse des communautés aux perturbations, notamment en terme de diversité et de composition du recrutement, il serait ainsi judicieux de considérer plus de traits de dispersion et de durée de vie des graines.<sup>30</sup>

29. Reich2014; Kunstler2016.

30. Verdu2005;  
Schleuning2016; Yguel\_inprep.

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

La modélisation est un outil de simplification des systèmes complexes qui limite aux processus étudiés. La modélisation revient d'une part à synthétiser les données et les connaissances disponibles puis à les extrapolier à des systèmes différents ou à d'autres échelles spatiales ou temporelles. La modélisation est largement utilisée en écologie des forêts tropicales d'une part pour comprendre les processus, les lois et les paramètres déterminant de la dynamique forestière

<sup>31.</sup> Gourlet-Fleury2005.

<sup>32.</sup> Piponiot2016; Rutishauser2016; Grimm2017.

<sup>33.</sup> Porte2002.

et d'autre part pour prédire l'évolution des communautés et leur réponse aux perturbations. En particulier les modèles de dynamique forestière sont largement utilisés pour anticiper la réponse des forêts aux changements globaux, et pour calibrer la gestion forestière.<sup>31</sup> Spécifiquement, l'approche par la modélisation a été largement adoptée pour l'étude de la structure forestière (hauteur et diamètre des arbres, densité du peuplement, biomasse, etc), des flux d'eau, de gaz ou de nutriments, ou encore de la distribution spatiale des espèces.<sup>32</sup>

Modéliser la diversité des communautés en revanche reste difficile bien qu'indispensable pour appréhender l'avenir des forêts. L'hyper-diversité des régions tropicales et leur méconnaissance partielle rend difficile, voire impossible, une approche de modélisation espèce-spécifique et impose une approche à l'échelle des communautés. Dans une approche à l'échelle des communautés les forêts correspondent à une mosaïque de patchs aux caractéristiques environnementales biotiques et abiotiques déterminées (richesse spécifique, traits fonctionnels moyens, densité d'arbres, intensité de la perturbation et temps écoulé depuis, etc).<sup>33</sup>

Dans cette thèse nous avons synthétisé les informations des 30 ans de suivi de la réponse des communautés de Paracou après perturbation et avons proposé une interprétation des processus écologiques sous-jacents. Ce travail ouvre la voie à la modélisation de la biodiversité en forêt tropicale, que nous proposons d'envisager selon les deux perspectives empirique et mécaniste. L'approche empirique basée sur l'analyse statistique des trajectoires par des modèles mixtes permettrait de représenter les lois régissant la réponse de la diversité aux perturbations sans y expliciter les processus sous-jacents. L'approche mécaniste basée sur des processus identifiés, spécifiquement le recrutement et la mortalité, permettrait de simuler la dynamique de différentes communautés.

### Modèle empirique : prédire la diversité en fonction de l'intensité d'exploitation

Les trajectoires de Paracou ont mis en évidence les trajectoires taxonomique et fonctionnelle non-aléatoires après perturbation et leur corrélation avec l'intensité de perturbation. Ces trajectoires pourraient être formalisées grâce à des méthodes statistiques empiriques de façon à prédire les variations de diversité en fonction du temps écoulé et de l'intensité de la perturbation (en % de biomasse perdue). Spécifiquement, nous avons pensé ajuster des modèles mixtes aux trajectoires de diversité et de composition taxonomique et fonctionnelle. Les modèles mixtes sont largement utilisés dans l'étude de données "longitudinales", *i.e.* des mesures répétées dans le temps sur un même objet, comme c'est le cas des mesures de

dynamique étudiées ici. Ces modèles associent un effet aléatoire commun aux mesures d'une même communauté et permettent ainsi de prendre en compte les corrélations entre mesures successives

Formaliser une telle relation entre intensité d'exploitation et diversité au cours du temps permettrait de mieux planifier la gestion forestière en fonction des niveaux de diversité attendus. . ### Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation

Les trajectoires de paracou ont mis en évidence les processus de recrutement déterministes déterminant la réponse au cours du temps des communautés aux perturbations. La connaissance de ces processus inspire la construction de modèles mécanismes simulant explicitement les trajectoires de diversité après perturbation.

Dans un premier temps, nous avons abordé la modélisation mécaniste en assimilant l'évolution au cours du temps de la richesse des recrutés à des courbes d'accumulation. Les courbes d'accumulation représentent usuellement le nombre d'espèces découvertes en fonction de l'effort d'échantillonnage dans l'espace.<sup>34</sup> Ces courbes se déclinent en courbes de raréfaction lissées, représentant le nombre moyen d'espèces rencontrées pour chaque sous-échantillonnage d'une communauté donnée selon des effectifs de taille variable.<sup>35</sup> Les courbes de raréfaction sont construites en considérant la richesse comme une variable aléatoire, dont l'espérance est estimée théoriquement à partir de la taille de la communauté initiale et la probabilité de tirage de chaque espèce. Nos essais ont cependant montré que les trajectoires du recrutement observées ne correspondaient à des courbes d'accumulation. Dans le cas de perturbations peu intenses comme à Paracou, les communautés sont constituées après exploitation d'arbres survivants d'avant perturbation et d'arbres recrutés par la suite. La communauté des recrutés combine de même les recrutés issus des processus de forêt mature (correspondant à un recrutement aléatoire dans la communauté initiale) et les recrutés issus des processus émergeant après perturbation (correspondant à un recrutement favorisant les espèces pionnières). Les trajectoires du recrutement combinent ainsi deux communautés de survivants et de pionnières, et ne peuvent s'apparenter à une courbe de raréfaction qui elle correspondrait au sous-échantillonnage d'une communauté unique.

Notre étude a cependant montré que l'intensité de perturbation déterminait la balance entre recrutés issus d'un recrutement dans la communauté de survivants d'avant exploitation et recrutés issus d'un recrutement déterministe d'espèces pionnières. La réponse des communautés aux perturbations pourrait alors être modélisée par deux tirages aléatoires, l'un dans la population pré-exploitation et l'autre dans la population des espèces pionnières. Les différences entre trajectoires de diversité viendraient des effectifs recrutés respectivement dans l'une et l'autre des populations. Ces effectifs, dépendant de

34. Gotelli2001.

35. Ugland2003.

l'intensité d'exploitation, seraient déterminés par exemple avec une analyse de la variance estimant la part de diversité apportée respectivement par les communautés pionnières et d'avant exploitation. De tels modèles pourraient d'une part être intégrés aux modèles de dynamique forestière existants et d'autre part permettre de simuler des perturbations répétées et ainsi élucider à bien plus long terme la réponse des communautés à l'exploitation forestière.<sup>36</sup>

<sup>36.</sup> Dufour2012.



**Résumé :** Le fonctionnement, le maintien et la résilience des forêts repose sur la diversité des communautés d'arbres qui les constituent. Clarifier la réponse de la biodiversité forestière aux perturbations est primordial dans le contexte des changements actuels pour préserver et gérer les forêts et les biens et services qu'elles rendent, spécifiquement en forêt tropicale où la diversité est à la fois la plus élevée et la plus menacée au monde. Dans ce contexte cette thèse cherche à décrire la réponse aux perturbations de la diversité des communautés forestières, à identifier les processus écologiques sous-jacents, et à discuter des perspectives pour la gestion et la conservation des forêts.

Le suivi de la station de paracou permet d'examiner de façon exhaustive sur 30 années la réponse des communautés tropicales après un gradient de perturbation. Dans un premier temps nous avons établi et validé un estimateur de diversité fiable, permettant de pallier les incertitudes de détermination inhérentes aux inventaires forestiers et aux bases de données fonctionnelles. Non seulement appliqué dans le cadre de cette thèse aux données de Paracou, cet estimateur a été appliqué au contexte de l'exploitation forestière pour proposer une méthode d'inventaire forestier optimisant le coût et la précision des inventaires. Dans un deuxième temps nous avons analysé les trajectoires après perturbation de la diversité et de la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés, à partir des inventaires botaniques et d'un large jeu de données fonctionnel comprenant des traits des feuilles, du bois et des traits d'histoire de vie. Enfin, dans un troisième temps nous avons clarifié les mécanismes sous-jacents la trajectoire des communautés en analysant spécifiquement la diversité et la composition des communautés recrutées après perturbation.

Nous avons pu montrer que la réponse des communautés aux perturbations correspondait à l'émergence de processus déterministes, correspondant au recrutement d'un pool de pionnières défini et commun à toutes les communautés, puis au retour des processus stochastiques régissant la diversité des forêts non perturbées. A l'échelle de la communauté, ces processus correspondent à une modification cyclique de la composition taxonomique et au maintien des différences entre communautés. Ils augmentent la richesse et l'équitabilité taxonomiques jusqu'à une certaine intensité de perturbation aud delà de laquelle, conformément à la théorie des perturbations intermédiaires, la richesse taxonomique diminue et la dominance des pionnières augmente de façon persistante. Les trajectoires fonctionnelles en revanches se sont montrées décorrélées des trajectoires taxonomiques, avec la convergence de la composition fonctionnelle malgré leur divergence taxonomique et l'homogénéité des trajectoires de diversité quelle que soit l'intensité de la perturbation. Nous avons pu expliquer ce découplage entre trajectoires taxonomiques et fonctionnelles par les modifications de la redondance fonctionnelle, élevée en forêt tropicale, atténuant l'impact fonctionnel des perturbation et faisant office de paramètre synétiquement déterminant de la restauration des communautés après perturbation. Nos résultats ont montré la résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés tropicales et ont mis en évidence les éléments clés de la restauration après perturbation et permis de discuter de la possibilité d'une exploitation durable des forêts et de nouvelles perspectives de modélisation de la diversité.

**Mots clés :** Biodiversité, Forêts Néotropicales, Perturbation, Ecologie des Communautés, Trajectoires, Résilience.

**Abstract:** The functioning, the maintenance and the resilience of tropical forests largely rely on

tree community diversity. In the current changing context it is crucial to clarify community diversity response to disturbance in order to maintain forests goods and services, specifically in tropical forests that are as diverse and crucial as they are currently threatened.

In this context, this work aims to define neotropical forests response to disturbance, identify the underlying ecological mechanisms and discuss the perspectives for tropical forests conservation and management. The dataset from the Paracou experimental station in French Guiana provides an exhaustive monitoring of Neotropical tree communities response to a disturbance gradient over 30 years.

First we developed and tested a diversity estimator tackling the taxonomic uncertainties of forest inventories and improving the accuracy of biodiversity surveys. Not only used in the experimental dataset analysed here, the diversity estimator was applied in the context of pre-logging inventories to propose an inventory protocol optimizing the costs of the inventories and the accuracy of the diversity estimation. Second, we analyzed the post-disturbance taxonomic and functional trajectories at the scale of the whole community. We combined the 30 years of botanical inventories with a large functional dataset encompassing key leaf, root, wood and life-history functional traits. Eventually we specifically analysed the post-disturbance recruitment processes and the diversity and composition succession.

We highlighted the emergence of deterministic processes driving community responses to disturbance first through the recruitment of a restricted pool of pioneers, common to all communities, and then through the recovery of pre-disturbance stochastic processes. At the whole-community scale this succession translated into a cyclic taxonomic composition trajectory maintaining the initial differences among communities. It also increased the taxonomic richness and evenness until a perturbation intensity threshold above which, in accordance with the Intermediate Disturbance Hypothesis, the taxonomic richness decreased and the pioneers became persistently dominant. On the other hand the functional trajectories proved decoupled from taxonomic trajectories and highlighted communities functional convergence and the uniformity of the functional trajectories whatever the disturbance intensity. The taxonomic and functional decoupling was explained by the functional redundancy that mitigated the disturbance functional impact and proved to be the slow parameter of tropical forest recovery. This study demonstrated the taxonomic and functional resilience of Neotropical communities and highlighted the key parameters of forest recovery.

It allowed discussing the sustainability of tropical forest management practices and some perspectives for the modeling of community diversity.

