

Réponse et résilience de la biodiversité des forêts tropicales après perturbation

Ariane Mirabel

Version : 2018-08-31



épigraphhe



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

Table des matières	v
1 Introduction générale	1
1.1 Les forêts tropicales, au coeur des enjeux actuels	1
1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales	3
1.3 Diversité et assemblage des communautés	4
Succession, mortalité et recrutement : supports de la trajectoire des communautés	4
Les règles d'assemblage des communautés	5
1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?	6
Composition et dissimilarité entre communautés	7
Assemblage et structure des communautés	7
Les composantes de la diversité	8
Résolution du biais d'échantillonnage	10
Diversité fonctionnelle	11
1.5 La Guyane Française et l'exemple de la station de Pa- racou	13
Le contexte Guyanais	13
Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne .	15
Méthodes d'inventaires	16
1.6 Problématique et plan de la thèse	17
2 Des inventaires forestiers aux trajectoires de diver- sité, le problème universel de l'incertitude	19
2.1 Noms vernaculaires et propagation des incertitudes taxonomiques	19
2.2 Application de l'estimateur aux inventaires de Paracou	20
Profils d'incertitude taxonomique	20
2.3 Application de l'estimateur au cas des inventaires pré- exploitation	22
Inescapable Taxonomists : Workable Biodiversity Manage- ment Based on a Minimum Field Work	23
3 Trajectoires de diversité à l'échelle des communautés	25

4 Article 3 : Analyse du recrutement, support de la trajectoire des communautés	27
5 Conclusion et perspectives	29
5.1 Des communautés régies entre déterminisme et stochasticité	30
Un modèle de succession défini	30
Une succession fonctionnelle déterministe	31
Les trajectoires taxonomique	32
5.2 Vers une gestion plus durable intégrant la préservation de la biodiversité	33
Quels critères de restauration ?	34
Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle .	35
5.3 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
Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation	37

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.¹ 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.²

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.³ 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.⁴

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.⁵ 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.**

^{6.} **FAO2014.**

CBDdiversity2011;

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

^{7.} **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%.⁷ 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.⁸

^{8.} **Pachauri2014.**

^{9.} **Barlow2018.**

^{10.} **Gentry1988 ; FAO2011.**

^{11.} **Asner2009.**

^{12.} **Cardinale2012.**

Vitousek1997;

Dans ce contexte les forêts tropicales, représentant 19.6 million de km², sont les régions à la fois les plus menacées et celles aux enjeux les plus importants.⁹ 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.¹⁰ 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.¹¹ 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".¹²

^{13.} **Schlaepfer2000 ;**
Summit1992 ;
Dirzo2003a ;
Morales-Hidalgo2015.

^{14.} **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.¹³ 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.¹⁴ 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.¹⁵ 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.¹⁶

15. Agrawal2011 ; Barlow2018.

16. Liu2015.

1.2 Exploitation et conservation des forêts tropicales

Parmi les différentes approches de conservation des forêts tropicales, la seule désignation d'aires protégées ne suffit pas au maintien de leur incroyable biodiversité et leur fonctionnement complexe.¹⁷ L'exploitation forestière est aujourd'hui un élément central pour la conservation des forêts car elle assure à la fois des profits économiques et sociaux tout en préservant la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. L'exploitation sélective en particulier peut jouer un rôle majeur.

17. Sist2015.

L'exploitation sélective est à l'exploitation de quelques espèces cibles dont les individus exploités sont désignés à l'avance. Elle crée des trouées éparses dans la canopée et nécessite l'ouverture d'un réseau important de dessertes pouvant impacter la biodiversité des forêts. L'exploitation sélective reste néanmoins bien moins préjudiciable au fonctionnement de l'écosystème que de nombreuses autres activités anthropiques. Elle concerne environ 20% de la surface des forêts tropicales et représente 12% de la production mondiale de bois d'oeuvre.¹⁸ L'exploitation représente ainsi un potentiel important pour la préservation des forêts, mais peut également avoir des conséquences significatives et entraîner par exemple des changements de composition et de diversité des communautés, voire l'extinction locale d'espèces.¹⁹ 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,²⁰ et sont aujourd'hui essentiellement calibrées en vue de la reconstitution du stock de bois d'oeuvre. 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.²¹ 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 de la gestion sylvicole nécessite de bien connaître l'impact de l'exploitation sur la diversité et la compo-

18. Martin2015.

19. Gibson2011.

20. Sist2015.

21. ITTO2005.

sition des forêts .

1.3 Diversité et assemblage des communautés

Les arbres sont les éléments essentiels des écosystèmes forestiers. Leur diversité reflète celle des autres groupes floristiques et faunistiques et détermine largement le fonctionnement des communautés.²² 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*.²³ A l'échelle de la communauté, les processus et la productivité de l'écosystème dépendent des interactions entre individus et avec l'environnement et donc de leur diversité et de leur composition en espèces.²⁴ La diversité détermine également la stabilité et la résilience des communautés en atténuant l'impact des maladies, des espèces invasives et des variations environnementales.²⁵ 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) des communautés. La réponse des communautés aux perturbations a été décrite comme une succession temporelle de processus écologiques consécutifs à ces changements environnementaux.²⁶ Les modèles de succession identifiés correspondent dans un premier temps au recrutement d'espèces pionnières, meilleures acquéreuses des ressources rendues disponibles après perturbation. Dans un deuxième temps avec la croissance des premiers recrutés la disponibilité en ressources diminue et la compétition augmente, excluant du recrutement les espèces les moins compétitrices. Les pionnières tout d'abord recrutées, sénescentes ou exclues par la compétition, 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. Ces combinaisons successives de processus démographiques de mortalité (disparition), et de recrutement (apparition) d'espèces dans la communauté restaure ainsi de façon déterministe une communauté typique de succession tardive.²⁷

^{22.} Guitet2017.

^{23.} Jones1994; Power1996; Gardner2007.

^{24.} Begon2006.

^{25.} Elmquist2003.

^{26.} Clements1916.

^{27.} Denslow2000.

Le recrutement est ainsi un élément clé de la réponse des communautés aux perturbations. Il regroupe l'ensemble des processus de production, de dissémination et de germination des graines, puis de survie et de croissance des plantules jusqu'à un seuil de recrutement. Ce seuil est un diamètre minimum, représentatif de la taille et de la biomasse de l'arbre, à partir duquel l'individu est intégré aux inventaires car considéré comme assez développé pour participer significativement au fonctionnement de l'écosystème. Les processus écologiques qui régulent le recrutement des espèces sont donc des déterminants majeurs de la réponse des communautés aux perturbations.²⁸

28. Denslow1980 ; Schnitzer2001 ; Asner2004.

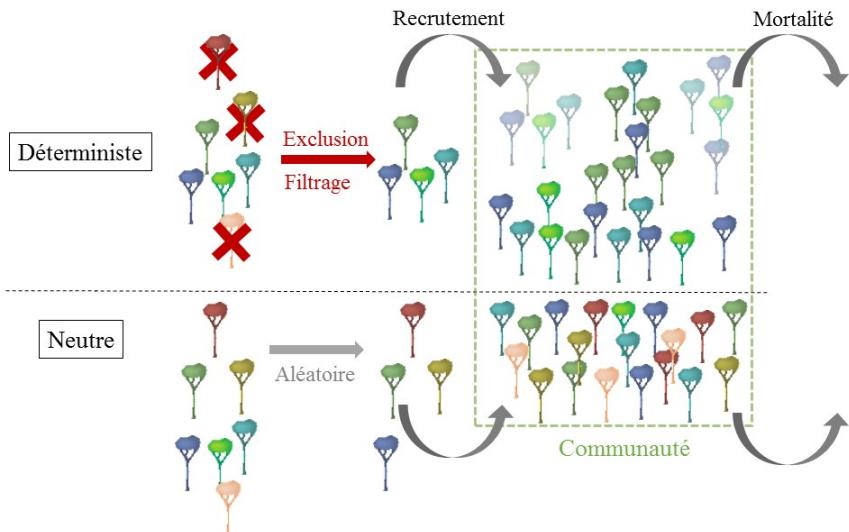


FIG. 1.1 : Schéma des processus déterminant la réponse des communautés végétales aux perturbations. Les processus déterministes (partie haute) sélectionnent les espèces recrutées dans la communauté selon leurs préférences environnementales et leur compétitivité, tandis que les processus stochastiques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

Les règles d'assemblage des communautés

En plus d'expliquer la réponse des communautés aux perturbations il est primordial d'en comprendre les processus sous-jacents. Plusieurs hypothèses quant aux processus d'assemblage des communautés 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.²⁹ Les processus stochastiques, qui relèvent de la théorie neutre, supposent un assemblage

29. Molino2001.

aléatoire de sespèces dépendant uniquement de l'histoire de la communauté et des limitations physique de dispersion ou de croissance (barrière à la dispersion, ordre d'arrivée des espèces) 1.1.³⁰

30. Hubbell2001.

Le débat quant au rôle respectif des processus stochastiques et déterministes est matérialisé dans le cas des forêts tropicales par la controverse sur la théorie des perturbations intermédiaires (*Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH* en anglais). Cette théorie suppose la prépondérance de processus déterministes d'exclusion compétitive des espèces. Elle prédit alors une diversité maximale pour des régimes de perturbation réguliers et d'intensité moyenne évitant la dominance de quelques espèces.³¹ Un tel régime de perturbations intermédiaires correspond en effet à des conditions environnementales variables permettrait à un large panel d'espèces de s'installer ou de s'imposer lorsque les conditions environnementales leur deviennent favorables en comparaison du reste de la communauté. Au delà d'un seuil d'intensité de perturbation en revanche les processus de sélection excluent plus d'espèces qu'ils n'en favorisent et la diversité des communautés diminue.³²

31. Molino2001.

32. Chesson2000;
Kariuki2006a; Berry2008a.

A l'inverse la théorie neutre suppose que les espèces sont équivalentes et que leur abondance ne dépend pas de leurs caractéristiques biologiques. L'abondance des espèces dépendrait alors de processus aléatoires de dispersion, de croissance et de survie résultant en un assemblage stochastique des communautés.³³

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.³⁴

34. Chave2004.

1.4 Comment mesurer la diversité biologique ?

Les processus démographiques et les règles d'assemblage d'espèces déterminent la structure, la composition et la diversité des communautés. Prédire et gérer l'avenir des forêts et en particularité de leur précieuse diversité biologique nécessite de comprendre le rôle des ces différents processus dans la définition de la diversité biologique dans tous ses aspects. La biodiversité est définie de l'échelle du gène à celle de l'écosystème considère la diversité des plantes, animaux, champignons et microorganismes qui constituent les écosystèmes, de leur variabilité génétique et phénotypique, et de la variabilité de leurs assemblages.³⁵ La biodiversité est souvent réduite à celle

35. Loreau2005.

de richesse en espèces, mais tient compte en réalité des multiples aspects de richesse, d'homogénéité, de disparité et d'interactions entre les éléments du vivant qui constituent les communautés. Appréhender les différents aspects de la biodiversité permet d'identifier les mécanismes écologiques fondamentaux qui régissent les écosystèmes et leurs dynamiques spatiales et temporelles.³⁶

36. Purvis2000; Loreau2005.

Composition et dissimilarité entre communautés

De nombreuses mesures permettent d'estimer ce turnover, qui prennent en compte ou non l'abondance des espèces.³⁷ Nous avons choisis ici de mesurer le taux de remplacement d'abondance, ou similitude de Bray-Curtis, qui représente dans quelle mesure une communauté est le sous-ensemble d'une plus grande. En pratique, si la communauté recrutée après exploitation répond aux mêmes lois que la communauté initiale elle sera équivalente à une communauté qui en aurait été tirée au hasard. La similitude de Bray-Curtis mesure la somme des abondances d'une communauté remplacées par une espèce différente, normalisée par l'abondance totale partagée entre les deux communautés (1.1).

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

Assemblage et structure des communautés

Une communauté, qu'elle soit végétale, animale ou microbienne, est constituée d'espèces aux effectifs différents : certaines sont très abondantes, d'autres moyennement communes et d'autres encore, souvent la majorité, sont rares. La façon la plus simple et immédiate de décrire une communauté est de donner la distribution d'abondance de ses espèces, qui représente les proportions d'espèces abondantes rapport aux espèces communes ou rares. Cette distribution bien que variable d'une communauté à l'autre, est régie par des lois écologiques lui donnant invariablement une courbe en creux 1.2.³⁸

38. McGill2007.

Cette uniformité des distributions d'abondance a motivé le développement de modèles proposant des relations mathématiques entre le nombre d'espèces et leur abondance. Ces modèles reflètent le lien entre l'importance d'une espèce dans la communauté et la quantité de ressources qu'elle mobilise pour son développement : plus une espèce est compétitive, plus elle sera abondante. Ce lien s'établit vis à vis de la ressource limitante, qui peut être la lumière, l'eau disponible, les nutriments du sol, l'espace, etc.³⁹ Prédire une distribution d'abondance revient à prédire la répartition de la ressource limitante entre les espèces de la communauté. De nombreux modèles prédictifs

39. Silvertown2004; terSteege2006.

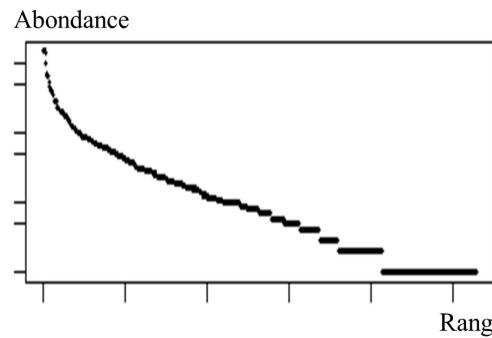


FIG. 1.2 : Exemple de distribution d'abondance pour une communauté d'arbres en forêt tropicale humide

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 resource selon une formule pré-déterminée, par exemple en la divisant successivement selon une fraction constante.⁴⁰

^{40.}
Motomura1932 ;
Magurran1988.

Fisher1943 ;
Tokeshi1993 ;

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

Les composantes de la diversité

Si la biodiversité d'une communauté est souvent assimilée à sa richesse en espèces, elle englobe en réalité le nombre, l'abondance, la composition et les interactions entre les espèces. L'abondance en particulier est essentielle : une espèce dominante n'apportera pas la même contribution à l'écosystème qu'une espèce rare. Ainsi une communauté dominée par une ou deux espèces très abondantes sera intuitivement moins diverse qu'une autre avec autant d'espèces mais aux abondances équivalentes. L'homogénéité des abondances dans une population, ou *équitabilité*, peut être bien plus révélatrice du fonctionnement des écosystèmes que leur richesse ou leur composition. Cette idée est illustrée par l'hypothèse du ratio de biomasse

selon laquelle les espèces dominantes sont bien plus déterminantes du fonctionnement des écosystèmes que les espèces rares. Les espèces peu communes n'ont une influence qu'à long terme, en tant que potentielles futures espèces dominantes si l'environnement change, ou pas d'influence si elles sont transitoires et ne persistent pas dans l'écosystème.⁴¹

La richesse, simplement le nombre d'espèces recensées, et l'équitabilité, la régularité de distribution d'abondance des espèces, sont donc les deux composantes de la diversité taxonomique d'une communauté 1.3.⁴²

41. Grime1998.

42. Whittaker1965 ;
Magurran2004.

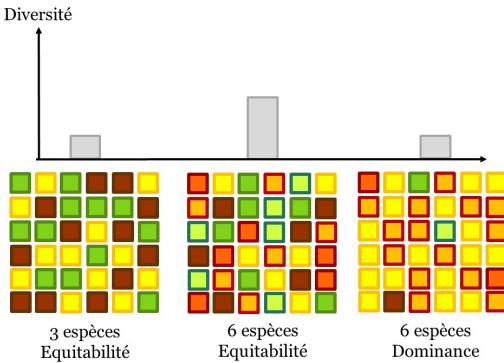


FIG. 1.3 : Les deux composantes de la diversité taxonomique : richesse (nombre d'espèces) et équitabilité (homogénéité de répartition)

Mesurer la diversité ne revient donc pas à une mesure unique mais plusieurs indices de diversité qui combinent différemment les composantes de la diversité. Plusieurs familles d'indices de diversité ont été développées et regroupent les indices mesurés selon une même formule dont les déclinaisons accordent un poids variables aux composantes de la diversité. La famille des indices de diversité de Réyni par exemple, judicieuse pour l'étude des communautés végétales, rassemble les indices mesurés selon l'équation (1.2) modulée par un paramètre q appelé "ordre de diversité" qui correspond au poids des espèces rares par rapport aux espèces abondantes.⁴³ Plus l'ordre de diversité est élevé, plus les espèces rares sont négligées par rapport aux espèces abondantes.

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 : l'ordre 0 où chaque espèce contribue de la même façon correspond à la richesse spécifique, l'ordre 1 où richesse et équitabilité sont également prises en compte correspond à l'indice de Shannon, et l'ordre 2 pour lequel les espèces rares sont

^{44.}
Simpson1949;
Tothmeresz1995.

Shannon1948;
Patil1982;

^{45.} Hill1973.

presque négligées correspond à l'indice de Simpson (parfois appelé “diversité en espèces abondantes”).⁴⁴

Ces indices, mathématiquement corrects et représentatifs des différentes composantes de la diversité, ne donnent cependant pas un nombre intelligible qui permettent de comparer facilement différentes communautés. Les indices de diversité doivent être traduits en *nombre équivalent d'espèces* qui correspond au nombre d'espèces qu'aurait la communauté étudiée si toutes les espèces avaient la même abondance. Ce nombre équivalent d'espèces, ou *nombre de Hill*, est obtenu par transformation des valeurs obtenues par une exponentielle à base q.⁴⁵

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

Résolution du biais d'échantillonnage

^{46.} Good1953.

En pratique aucun inventaire n'est exhaustif et l'étude de la diversité se heurte aux biais d'échantillonnage qui sous-estiment la richesse et faussent l'abondance des espèces. Corriger ce biais nécessite d'estimer les abondances réelles à partir des observations et des relations mathématiques reliant les abondances des différentes espèces. La première méthode développée correspond à la formule des fréquences de Turing⁴⁶ où l'abondance réelle * _v* d'une espèce observée v fois dans un échantillonnage de n individus dépend du nombre d'espèces observées également v fois et de celles'espèces observées $v+1$ fois @ref{eq=formGoodTuring} :

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

^{47.} Dauby2012.

^{48.} Chao2015 ; Marcon2015b.

Les singltons (espèces observées une seule fois) et les doubletons (espèces observées deux fois) sont alors particulièrement intéressants car il permettent d'estimer le nombre s_n^0 d'espèces observées zéro fois ($s_0^n = \frac{s_1^n}{n}$) qui ont été manquées dans l'inventaire et peuvent être ajoutées aux observation pour corriger le biais d'échantillonnage de la richesse.

De nombreuses méthodes ont repris cette relation en y intégrant notamment la notion de *taux de couverture* qui quantifie l'effort d'échantillonnage d'un inventaire réel et permet de savoir quelle proportion de la communauté est échantillonnée.⁴⁷ La correction la plus adéquate a pu être déterminée selon le taux de couverture de l'inventaire et les estimateurs de la diversité sont aujourd'hui très fiables.⁴⁸

Diversité fonctionnelle

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

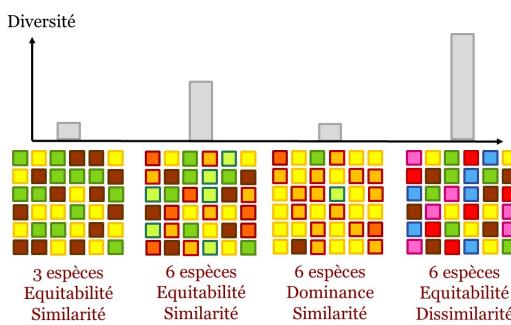


FIG. 1.4 : Troisième composante de la diversité : la similarité entre espèces basée sur des distances phylogénétiques ou taxonomiques

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

Les traits fonctionnels sont les caractéristiques morphologiques, physiologiques et phénologiques des espèces, ils déterminent le fonctionnement des individus, leur performance de croissance et de survie, et leurs interaction avec l'environnement.⁴⁹ L'approche fonctionnelle décrivant les espèces et les individus selon leurs caractéristiques biologiques a été largement adoptée en écologie. D'une part, cette approche réduit la dimensionnalité des communautés, indispensable pour l'étude d'écosystèmes aussi riches que les forêts tropicales et permet de comparer les communautés quelle que soit leur composition en espèces.⁵⁰ D'autre part, composition et diversité fonctionnelle sont interprétables en termes d'utilisation des ressources et de flux de matière et d'énergie, et relient directement la diversité des communautés à leur fonctionnement. Enfin, cette approche appréhende la signature fonctionnelle des perturbations et permet d'identifier et de quantifier les processus déterminant la dynamique des communautés.⁵¹ La dé-

49. Violle 2007b.

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

51. Funk 2017.

finition des processus déterministes est qu'ils n'impliquent pas les espèces de la même façon selon leurs caractéristiques biologiques : l'exclusion abiotique d'espèces non adaptées à l'environnement se traduiront par une aggrégation de la communauté dans l'espace des traits fonctionnels et une diminution de sa diversité fonctionnelle, tandis que l'exclusion compétitive limitant les similarités entre espèces se traduira par une dispersion des traits fonctionnels de la communauté et une diversité fonctionnelle élevée.⁵²

52. McGill2006 ; Kunstler2012.

53. Reich2014.

54. Chave2009 ;
Valverde-Barrantes2017.

55. Reich1997 ; Wright2004.

56. Westoby1998 ; Herault2011.

57. .

58. .

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

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.⁵³ Les traits foliaires tout d'abord, qui déterminent la stratégie d'acquisition et d'allocation des ressources lumineuses, définissent un "spectre économique foliaire" qui oppose les espèces à larges feuilles fines ayant une forte capacité photosynthétique permettant une acquisition rapide des ressources, aux espèces à petites feuilles coriaces et résistantes. Un gradient similaire s'applique aux traits racinaires et aux propriétés du bois, opposant les espèces aux tissus légers à courte durée de vie permettant une croissance rapide à celles aux tissus denses plus résistants et mobilisant plus de ressources.⁵⁴ Les stratégies d'acquisition des ressources déterminent la stratégie de croissance des espèces : les espèces "acquisitives" auront une croissance rapide et une courte durée de vie tandis que les espèces "conservatives" auront une croissance plus lente mais une meilleure résistance aux conditions environnementales éprouvantes.⁵⁵ A ces traits fonctionnels mesurables à l'échelle de l'individus s'ajoutent des *traits d'histoire de vie* mesurables à l'échelle de l'espèce. Parmi ces traits la masse des graines et la hauteur moyenne maximale des arbres à l'âge adulte ont montré être particulièrement représentatifs des stratégies de croissance, de survie et de reproduction.⁵⁶ La combinaison de l'ensemble de ces traits spécifiques, foliaires, racinaires et du bois appréhende la stratégie fonctionnelle des espèces, leurs préférences écologiques et leur performance de croissance et de survie. L'engouement récent de l'écologie pour l'approche fonctionnelle a de plus permis la création de bases de données fonctionnelles conséquentes et standardisées qui rendent possibles l'approche fonctionnelle à l'échelle des communautés [Kattge2011⁵⁷ ; Perez-Harguindeguy2013⁵⁸ ;⁵⁹]

L'approche fonctionnelle considère la diversité des communautés mais également leur composition fonctionnelle mesurable par les valeurs moyennes de traits pondérées par l'abondance des espèces (*Community Weighted Means, CWM* en anglais). L'abondance des caractéristiques fonctionnelles détermine à la fois le fonctionnement des communautés et leur résilience. D'après la théorie du "ratio de

biomasse”⁶⁰ 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.

60. Grime 1998.

Par ailleurs la répartition d'abondance des traits fonctionnels amène à la notion de redondance fonctionnelle qui quantifie le nombre d'espèces partageant les mêmes valeurs de traits. La redondance fonctionnelle, souvent élevée en forêt tropicale, permet aux communautés de perdre des espèces sans nécessairement voir disparaître leur rôle dans l'écosystème : la redondance détermine en partie la résilience des communautés et atténue l'impact des perturbations. L'organisation de la redondance dans l'espace des traits d'une communauté renseigne sur les assemblages les plus stables qui se dégageraient le plus probablement après de nouvelles perturbations. La redondance fonctionnelle d'une communauté peut se mesurer dans l'espace fonctionnel à partir de la densité de probabilité de traits (*Traits Density Probability, TDP* en anglais) de chaque espèce.⁶¹ Les densités des espèces d'une communauté pondérées par leur abondance sont additionnées pour donner la redondance fonctionnelle sur l'ensemble de l'espace fonctionnel ou sur un espace restreint, comme nous le ferons par la suite quand on s'intéressera à la redondance fonctionnelle dans l'espace de la communauté de départ 1.5.

61. Carmona 2016.

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

Le bassin Amazonien est la plus riche des trois principales régions de forêt tropicale humide⁶² et la Guyane française en est une région de 83 846 km² recouverte à 95% forestière au Nord-Est du continent sud-américain entre le Surinam et le Brésil.

62. Gentry 1988.

Le contexte Guyanais

La région appartient au bouclier des Guyanes qui s'étend de l'Amapa au Brésil jusqu'au delta de l'Orénoque au Venezuela. Formé il y a plus de 2 milliards d'années, le bouclier des Guyanes est un assemblage d'unités géomorphologiques façonnées par une succession d'épisodes géologiques, climatiques et marins. Ces unités correspondent à des conditions pédologiques, climatiques et topographiques déterminant la composition et la diversité du couvert végétal et les processus écologiques qui les régissent, tels que les migrations et le filtrage environnemental.⁶³

63. Guitet 2015.

Le relief Guyanais est une grande diversité topographique qui alterne entre des collines allant jusqu'à 50m d'altitude, et des bas-fonds humides. Les sols sont des Acrisols recouvrant une couche de

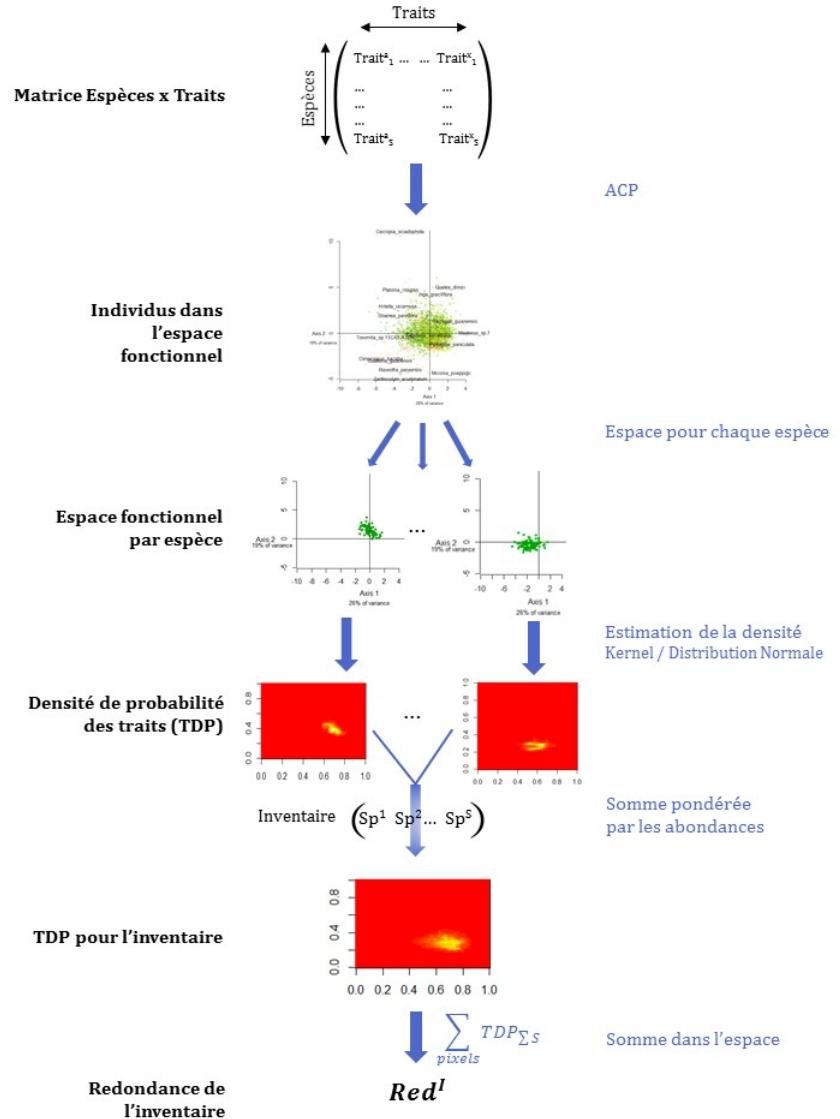


FIG. 1.5 : La redondance fonctionnelle est la somme des chevauchement entre espèces dans l'espace fonctionnel. Les individus de la base de données fonctionnelle sont représentés dans un espace à 2 dimensions grâce à une analyse en composantes principales (ACP). Une estimation par noyau estime ensuite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

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.⁶⁴

64. Ferry2010; Robert2003.

Le climat est un climat tropical humide, davantage marqué par le régime des précipitations que par celui des températures. La température moyenne est 26°C et reste constante au cours de l'année tandis les précipitations moyennes annuelles varient de 2 000 à 4 000 mm.an⁻¹ et montrent une grande variabilité spatiale et temporelle. Les précipitations suivent un gradient décroissant marqué d'est en ouest et une forte variabilité au cours de l'année, avec une saison humide entre novembre et avril et une saison sèche d'avril à mi-juillet durant laquelle les précipitations sont inférieures à 50 mm.⁶⁵

65. Wagner2011.

La forêt Guyanaise est une forêt équatoriale sempervirente ombrophile de plaine. D'une richesse incroyable, elle accueille plus de 7 000 espèces végétales (hors champignons) dont 1 500 espèces d'arbres et une richesse faunistique toute aussi incroyable.⁶⁶ La composition taxonomique des arbres est très variable sur le territoire. Plusieurs patrons de composition ont été mis en évidence selon un gradient du nord-ouest où dominent les familles botaniques des *Lecythidaceae* et *Cesalpinaeae*, au sud-est où dominent *Burseraceae* et *Mimosaceae*. Ces patrons suivent en particulier par une combinaison de gradients topographique et pédologique.⁶⁷

66. DeNoter2008.

67. Sabatier1989; Sabatier1997; Guitet2015.

Paracou, plus de 30 de suivi de la forêt Amazonienne

Le dispositif de Paracou, installé entre les communes de Kourou et Sinnamary (5°18'N and 52°53'W), a été mis en place en 1984 pour étudier l'impact de l'exploitation forestière sélective sur les peuplements forestiers. Le dispositif correspond à l'origine à 12 parcelles de 6.25 ha ayant subi en 1984 un gradient de trois intensités d'abattage, d'éclaircies et de coupe de bois de chauffage. Le traitement de perturbation a été attribué selon un dispositif aléatoire de trois répliques de 4 traitements : parcelles témoins sans intervention (*T0*), traitement 1 avec coupes d'abattage (*T1*), traitement 2 avec abattage et éclaircies par annélation (*T2*), traitement 3 avec abattage, éclaircies et coupe de bois de chauffage (*T3*) ??.

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

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°C et les précipitations 2 980 mm.an⁻¹ de mi-août à mi-novembre, avec une saison sèche d'un mois en mars.⁶⁸

68. Wagner2011.

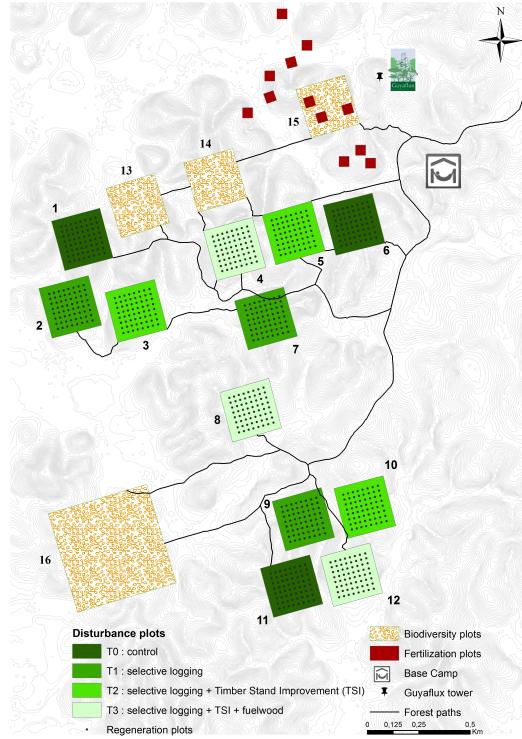


FIG. 1.6 : Dispositif expérimental de Paracou, schéma des 16 parcelles de suivi des dynamiques forestières. La couleur des parcelles indique l'intensité de perturbation appliquée à 9 des parcelles en 1984 (voir le tableau 1).

Méthodes d'inventaires

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

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

L'histoire des inventaires botaniques s'étant construite petit à petit au gré des nouveaux projets et des forces en présence, la précision et le taux d'identification botaniques sont variables au cours du temps et entre les parcelles. Ceci génère des incertitudes taxonomiques importantes, les noms vernaculaires correspondant souvent à plusieurs noms botaniques et inversement.⁶⁹ Le soucis vient alors des arbres n'ayant qu'un identification en nom vernaculaire, lorsque l'individu est mort avant d'avoir pu être identifié au cours d'une campagne botanique par exemple.

69. Oldeman 1968.

1.6 Problématique et plan de la thèse

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

- Le premier chapitre présente un estimateur de la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés tenant compte des incertitudes taxonomiques inhérentes aux inventaires forestiers. La méthode utilise l'association entre noms vernaculaires et noms botaniques pour reconstituer itérativement des inventaires complets théoriques à partir desquels sont estimées moyenne et l'intervalle de sûreté de la diversité. Dans un premier temps nous calibrons la méthode pour avoir l'estimation la plus précise possible en fonction des données disponibles. Dans un deuxième temps nous appliquons la méthode de propagation au cas des inventaires forestiers, qui couvrent de larges surfaces de temps et d'espace, pour les valoriser dans l'étude et la préservation des forêts tropicales. Enfin nous appliquons cette méthode aux dispositifs expérimentaux, dont les contraintes d'incertitude sont différentes, et qui sera utilisée dans la suite de ce travail.
 - Dans le deuxième chapitre nous avons étudié les trajectoires de composition et de diversité taxonomique et fonctionnelle des 75ha de Paracou suivis sur 30 ans. Ces trajectoires permettent de clarifier la réponse aux perturbations de la composition et la diversité des communautés en forêts Néotropicale, d'identifier les processus écologiques sous-jacents, et de discuter de leur résilience.
- Nous examinons en particulier (i) la convergence des trajectoires taxonomiques et fonctionnelles et leur implication quant

au maintien des différences entre communautés après perturbation, (ii) la validité théorie des perturbations intermédiaires, débattue en forêt tropicale et rarement testée sur le long terme, et (iii) la durée et aspects de la résilience des communautés.

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

CHAPITRE 2

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,¹ 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.²

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.³ 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 incontournable⁴ 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

⁴. terSteege2000; Guitet2014.

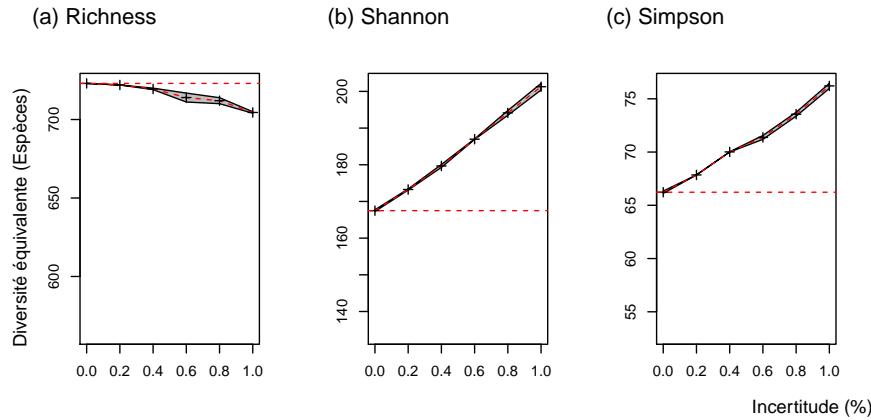


FIG. 2.1 : Biais de l'estimateur pour les diversité de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

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.

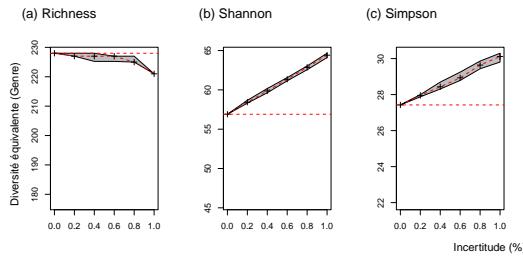


FIG. 2.2 : Biais de l'estimateur pour les diversité en genre botanique de (a) Richesse, (b) Shannon et (c) Simpson selon un gradient d'indétermination taxonomique. L'enveloppe grise représente l'intervalle de confiance à 95% de l'estimateur.

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

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

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

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

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

CHAPITRE 4

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

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

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

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

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

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

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

CHAPITRE 5

Conclusion et perspectives

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.¹ 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.² 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.

5.1 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 Chave2004³ 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).⁴ Bien que la mortalité soit plus importante après perturbation, la composition et la diversité des arbres survivants reflète la communauté initiale.⁵ Les processus de recrutement en revanche se sont montrés en revanche très différents après perturbations.

^{4.} Gourlet-Fleury2000; Putz2012; Piponiot2016; Rutishauser2016.

^{5.} 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.⁶

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.⁷

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.⁸ 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.*).⁹ 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.¹⁰ La croissance

^{6.} Denslow2000 ; Herault2010 ; Herault2011.

^{7.} Violette2007b ; Baraloto2012a.

^{8.} Lawton1988.

^{9.} Guitet2018.

^{10.} Falster2011.

^{11.} Denslow2000.

^{12.} Grime1998 ; Lavorel2002.

^{13.} Svenning2005.

^{14.} Hubbell2001.

^{15.} .

^{16.} 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.¹¹ 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.¹²

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.¹³ 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.¹⁴

Par ailleurs, conformément aux hypothèses de Connell1978¹⁵, 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.¹⁶ 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.¹⁷ 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.¹⁸ 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,¹⁹ 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.²⁰ 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.

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

L'exploitation sélective est considérée comme étant l'une des pratiques d'exploitation les moins néfastes pour préserver l'intégrité et le fonctionnement des forêts tout en dégageant des bénéfices économiques et sociaux significatifs.²¹ L'exploitation sélective a été adoptée dernièrement par de nombreux pays, suite à des réorganisations de l'économie locale, en réponse aux besoins de limitation des GES, et en reconnaissance du rôle de la diversité, de la composition et de

21. Chaudhary2016.

22. Begon2006.

23. ITTO2005.

24. Rutishauser2016.

25. ITTO2005 ; Barlow2018.

26. Durrieu1998.

27. Diaz2005.

la structure forestière pour la productivité et le fonctionnement de l'écosystème.²² Les pratiques de gestion sylvicoles actuelles sont calibrées pour maintenir un couvert forestier et un stock de biomasse de sous-bois déterminés, ce que leur confère la définition d' "exploitation durable".²³ L'impact de l'exploitation forestière, adoptée aujourd'hui dans de nombreux pays, demeure controversé à propos du maintien de la biodiversité, spécifiquement sur le long terme. et plus spécifiquement le rôle des différents paramètres de l'exploitation tels que la densité d'exploitation, le diamètre minimal de coupe, ou la durée des rotations.

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 sélective durable.

Ces espèces présentent également 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.²⁴

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, qui ne sont plus uniquement le maintien du stock exploitable mais également des services et processus écosystémiques.²⁵

Les trajectoires de Paracou ont montré la résilience taxonomique et fonctionnelle des communautés, mais ont également mis en évidence la durée de cette restauration, toujours inachevée après 30 ans. Dans le contexte de l'exploitation forestière cette durée implique des cycles de rotation plus longs que ceux éprouvés et validés pour d'autres bassins forestiers tropicaux, notamment en Afrique.²⁶

Le recul des 30 ans d'inventaire à Paracou a démontré une réponse complexe de la diversité et de la composition taxonomique des communautés après exploitation. Spécifiquement, les changements de composition taxonomique relèvent de processus aléatoires s'avérant difficiles à anticiper et pouvant n'être visibles qu'à long terme. les conséquences de tels changements de composition taxonomiques peuvent cependant être non négligeables, entraînant par exemple la disparition d'espèces clé pour la faune ou la flore ou un blocage de succession modifiant durablement l'écosystème.²⁷ Compte tenu de la complexité de la réponse taxonomique, il est à mon sens recommandé d'une part de garder à l'esprit la possibilité de conséquences inattendues, d'autre part d'adopter un principe de précaution en favorisant la conservation des communautés par défaut, et enfin de poursuivre

la recherche d'amélioration de la gestion forestière et des moyens (de mesure, de surveillance ou de modélisation) d'estimation de la restauration.

L'analyse des trajectoires a montré le rôle central de la redondance fonctionnelle, qui appréhende la restauration de la composition taxonomique et de la résilience. Une restauration inachevée de la redondance fonctionnelle implique, après plusieurs rotations, un risque élevé de voir disparaître localement les espèces les moins fréquentes et de rendre les communautés de plus en plus sensibles à la perturbation. Nous proposons en conséquence la mesure de redondance fonctionnelle dans l'espace fonctionnel initial d'avant perturbation comme critère de restauration de l'écosystème, en plus des indicateurs fonctionnels actuels (*i.e.* la hauteur maximale, la vitesse de croissance ou la biomasse aérienne totale, etc).²⁸

28. Sist2015.

Choix des traits et limites de l'approche fonctionnelle

La diversité, de la composition et de la redondance fonctionnelle des communautés sont le lien le plus direct pour appréhender le fonctionnement et le maintien des écosystèmes.²⁹ Ces conclusions concernent des mesures fonctionnelles basées sur des traits fonctionnels clés, représentatifs de l'écologie, de la croissance et dans une certaine mesure des performances de reproduction des espèces. Comme tout jeu de traits fonctionnels, ce choix n'est cependant pas exhaustif du fonctionnement des espèces et les traits considérés ont été choisis pour appréhender surtout la productivité et la stratégie d'acquisition et d'utilisation des ressources des espèces. 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 la construction 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, qu'il serait judicieux de considérer pour mieux anticiper le devenir des communautés perturbées.³⁰

29. Violle2007b ; Kunstler2016.

30. Verdu2005 ; Schleuning2016 ; Yguel_inprep.

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

La modélisation est un outil qui simplifie les systèmes complexes en les limitant aux processus étudiés. La modélisation revient d'une part à synthétiser les données et les connaissances du système 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 déterminants de la dynamique forestière et d'autre part pour prédire la trajectoire des communautés dans le temps et leur réponse aux perturbations. La modélisation des forêts tropicales a été largement développée 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.³¹ Ces modèles sont largement utilisés pour anticiper la réponse des forêts aux changements climatiques et d'usage des terres d'une part, et pour calibrer la gestion forestière en vue des objectifs de l'exploitation.³² Modéliser la diversité des forêts tropicales en revanche reste difficile, bien que cela soit indispensable compte tenu de son rôle pour le fonctionnements et les services écosystémiques. La grande diversité des forêts rend une approche espèce-spécifique difficile voire impossible et impose une approche à l'échelle des communautés. Les forêts correspondent alors à une mosaïque de patch aux caractéristiques environnementales biotiques et abiotiques déterminées (richesse spécifique, traits fonctionnels moyens, densité d'arbres, intensité de la perturbation et temps écoulé depuis, etc).³³

Dans cette thèse nous avons synthétisé les informations des 30 ans de suivi de la réponse des communautés de Paracou après perturbation et en avons proposé une interprétation des processus sous-jacents et de la restauration. 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 corrélations au cours du temps entre l'intensité de la perturbation et la diversité fonctionnelle et taxonomique des communautés du temps écoulé depuis la perturbation et de son intensité. Ces corrélations pourraient être formalisées par une modélisation empirique statistique prédisant la variation de diversité taxonomique des communautés en fonction du temps et de l'intensité de la perturbation (en % de biomasse perdue). 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.

Spécifiquement, nous avons pensé ajuster des modèles mixtes aux

^{31.} Piponiot2016; Rutishauser2016; Grimm2017.

^{32.} Gourlet-Fleury2005.

^{33.} Porte2002.

trajectoires de diversité et de divergence de composition. 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 tiennent compte des corrélations entre mesures successives en associant une effet aléatoire commun aux mesures d'une même communauté.

Modèle mécaniste : simuler les trajectoires après perturbation

Les trajectoires de paracou ont mis en évidence la succession des processus de recrutement déterministes ou stochastiques déterminant la réponse des communautés après perturbation. La connaissance de ces processus inspire la construction de modèles mécanismes simulant explicitement la réponse des communautés aux perturbations.

Dans un premier temps, nous avons abordé la modélisation mécaniste en assimilant les trajectoires des communautés recrutées après perturbation 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.³⁴ 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.³⁵ 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 chacune des espèces. Nos essais ont cependant montré que les trajectoires du recrutement observées ne correspondaient à aucune courbe d'accumulation. Dans le cas de perturbations peu intenses, comme à Paracou, les communautés après exploitation sont constituées à la fois des arbres survivants d'avant perturbation et des arbres recrutés par la suite. La communauté des recrutés de même combine d'une part les recrutés issus des processus de recrutement de forêt mature (qui reflètent la composition et la diversité de la communauté initiale) et d'autre part les recrutés issus des processus de recrutement spécifiques à la perturbation (qui reflètent la composition et la diversité des espèces pionnières). Les trajectoires du recrutement combinent deux communautés de survivants et de pionnières, et ne peuvent s'apparenter à une courbe de raréfaction qui concerne une unique communauté.

Notre étude a cependant montré que l'intensité de perturbation déterminait l'importance relative d'une part de ces deux communautés de survivants et de pionnières, et d'autre part l'importance des arbres recrutés par les processus stochastiques propres aux commu-

34. Gotelli2001.

35. Ugland2003.

nautés matures, par rapport aux pionnières recrutées par les processus déterministes propres aux perturbations. Partant de là, la réponse des communautés aux perturbations pourrait être modilisée par deux tirages aléatoires dans la population pré-exploitation d'une part et dans la population des espèces spécifiquement pionnières d'autre part. L'enjeu sera au préalable de déterminer la pondération des tirages au cours du temps, par exemple grâce à une analyse de la variance tenant compte de la diversité apportées par 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 d'élucider la réponse des communautés à des perturbations répétées, comme c'est le cas pour l'exploitation forestière.³⁶

36. 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: English abstract, on the last page.

Lorem ipsum dolor sit amet, consectetur adipiscing elit. Maecenas porttitor congue massa. Fusce posuere, magna sed pulvinar ultricies, purus lectus malesuada libero, sit amet commodo magna eros quis urna.

Nunc viverra imperdiet enim. Fusce est. Vivamus a tellus.

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

