



Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion

Olivier Flores

► To cite this version:

Olivier Flores. Déterminisme de la régénération chez quinze espèces d'arbres tropicaux en forêt guyanaise : les effets de l'environnement et de la limitation par la dispersion. Ecologie, Environnement. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2005. Français. <NNT : >. <tel-00297707>

HAL Id: tel-00297707

<https://theses.hal.science/tel-00297707v1>

Submitted on 16 Jul 2008

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

UNIVERSITÉ MONTPELLIER II
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

Thèse

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Université Montpellier II

Discipline : Biologie des Organismes et des Populations

Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie

Ecole doctorale : Biologie Intégrative

présentée et soutenue publiquement

par

Olivier Flores

le 27 Octobre 2005

**Déterminisme de la régénération chez quinze espèces
d'arbres tropicaux en forêt guyanaise :
les effets de l'environnement
et de la limitation par la dispersion**

JURY

Dominique Jolly

Président du jury

Sandra Lavorel

Directrice de thèse

Sylvie Gourlet-Fleury

Co-directrice

Avner Bar-Hen

Rapporteur

David Newbery

Rapporteur

Jérôme Chave

Examineur

Avant-propos

CE mémoire présente le travail de recherche que j'ai effectué au sein du département Forêts du CIRAD¹, d'Octobre 2001 à Octobre 2005. Ce travail a été financé par une Allocation de Moniteur Normalien (AMN) du Ministère délégué à l'Enseignement Supérieur et à la Recherche. La première partie de ce mémoire consiste en une présentation structurée en une introduction générale et six chapitres. La seconde partie rassemble les annexes complémentaires au texte.

Au cours de ma thèse, j'ai effectué deux missions de trois mois chacune sur le site expérimental de Paracou (Guyane française), d'Août à Décembre 2002 et de Juillet à Septembre 2003. Ces missions m'ont permis de collecter le matériel utilisé dans cette thèse, complété par des données déjà existantes concernant Paracou. Pendant la première mission, j'ai participé à la mise en place et à la réalisation d'un inventaire de jeunes arbres (>28 700) des espèces étudiées dans ce mémoire. Cet inventaire s'est déroulé de Septembre 2002 à Juillet 2003 en collaboration avec Lilian Blanc, Pascal Pétronelli, Jean-Gaël Jourget et l'équipe de terrain de Paracou : Michel Baisie, Pétrus Naisso, Frits Kwasie, Martinus Koese, Richard Santé, Abner Etienne, Onoefé Ngwete et Kago Ficadici. La finalisation de cet inventaire a comporté une phase d'apurement et de vérification des positions et des déterminations botaniques que j'ai réalisée au cours de la deuxième mission.

Afin d'évaluer les conditions d'ouverture de la canopée en sous-bois, j'ai réalisé une série de photographies hémisphériques pendant ces deux missions. Ces photographies ont été prises en forêt dans la moiteur du petit jour ou le soir en conditions d'éclairement rasant. Lors de la première mission, j'ai utilisé un échantillonnage sur une grille à une échelle fine (352 clichés). Les données acquises au cours de cette étude ne sont pas présentées dans ce mémoire. Celles utilisées ont été acquises au cours de la deuxième mission (372 clichés), en partie avec la collaboration de Valéry Gond (Département Forêts du Cirad, Cayenne). J'ai analysé l'ensemble des clichés à l'aide du logiciel de traitement de photographies hémisphériques Gap Light Analyser (GLA 2.0).

Lors de la deuxième mission, j'ai participé à l'encadrement d'un stage de terrain d'une semaine dans le cadre du module « Forêt Tropicale Humide » de l'ENGREF² à Kourou. Ce stage a permis de compléter la cartographie de la topographie du site

¹Centre International de Recherche en Agronomie et Développement

²École Nationale du Génie Rural, des Eaux et Forêts

d'étude (~ 30 ha), ainsi que des conditions d'engorgement des sols en eau (bas-fonds). A l'aide de ces informations, j'ai réalisé des cartes numériques de ces variables sous Système d'Information Géographique (SIG, ArcView 3.2) avec la participation de Lilian Blanc et François Morneau.

L'ensemble des calculs, des analyses et des graphiques présentés dans ce mémoire ont été réalisés à l'aide de fonctions et scripts que j'ai développés sous les logiciels libres Scilab et R.

Pour conclure ces quelques paragraphes de présentation, je voudrais remercier tout ceux qui ont participé de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail : les collaborateurs du quotidien et occasionnels, les interlocuteurs intéressés et intéressants, les initiateurs qui m'ont fait découvrir la forêt tropicale humide guyanaise, les soutiens des moments difficiles et des autres, les proches qui ont supporté les humeurs d'un thésard en retard, en bref, tout ceux qui ont cru à cette rencontre entre un sujet et un apprenti-chercheur... Sans eux ce document n'aurait jamais vu le jour ; qu'ils en soient chaudement remerciés.

ThesisDedication À mes parents.
ThesisDedication

Table des matières

Avant-propos	iii	3.5 Discussion	71
Introduction générale	1	3.6 Conclusion	74
1 Les forêts tropicales, lieux et objets d'enjeux multiples . . .	1	4 Répartition spatiale	77
2 Théories de la diversité en écologie des communautés . .	4	4.1 Hypothèses	78
3 Tolérance à l'ombre et dispersion en forêt tropicale . .	10	4.2 Cadre d'analyse : les processus ponctuels	81
4 Questions, hypothèses et méthodologie	20	4.3 Répartitions en parcelle témoin	86
5 Structure du mémoire	22	4.4 Répartitions dans les parcelles traitées	93
		4.5 Discussion	97
		4.6 Conclusion	101
1 Hétérogénéité du milieu physique et du peuplement		5 Densité locale : effets de population et du milieu	103
1.1 Présentation du site d'étude : Paracou en Guyane française	26	5.1 Nature des variables explicatives : population et milieu . .	104
1.2 Topographie et régime hydrique	28	5.2 Conditions de présence-absence des juvéniles	105
1.3 Milieu biotique : structure et dynamique du peuplement . .	33	5.3 Cadre méthodologique de modélisation	110
1.4 Perturbation naturelle et anthropique	38	5.4 Calibration des modèles de densité	114
1.5 Conclusion	42	5.5 Qualité d'ajustement des modèles zip	116
		5.6 Effet du milieu et de la population sur la densité locale . .	118
2 Espèces et stratégies		5.7 Discussion	125
2.1 Deux axes de différenciation .	46	5.8 Conclusion	130
2.2 Traits spécifiques et stratégies	48		
2.3 Conclusion	56	6 Discussion générale	131
		6.1 Modèle de données : appréciation des processus et du milieu	132
3 Démographie des espèces		6.2 Modèle statistique : hypothèses et implications	136
3.1 Inventaire des populations . .	60		
3.2 Classes démographiques : définition et ratios	62		
3.3 Sélection d'habitat par espèce et par stade	66		
3.4 Sensibilité aux milieux perturbés	69		

Table des matières

6.3	Modèle écologique : recrutement et coexistence à Paracou	138	A.1	Présentation de la Guyane française	167
6.4	Perspectives	141	A.2	Cartes	170
			A.3	Caractérisation du couvert par télémétrie satellitaire	182
Bibliographie		145	A.4	Analysis of spatial patterns and interactions	187
Glossaire		161	A.5	Tables	192
Table des figures		163	A.6	Graphiques	196
Liste des tableaux		165	B Publications		209
Annexes		167	B.1	Diversité spécifique et regroupement d'espèces	209
A Compléments		167	B.2	Local disturbance, forest structure and dispersal effects	231
			B.3	Hierarchical Bayesian models of saplings	264

Introduction générale

L'heure où la pression humaine sur le milieu naturel devient objet d'étude, l'avenir des forêts tropicales préoccupe bon nombre de nos contemporains³. Les forêts tropicales abritent plus de la moitié des espèces vivantes et la richesse spécifique des arbres, qui sont le sujet de cette étude, y atteint des valeurs extrêmes (Puig, 2002). Elles fournissent, par ailleurs, de multiples services et sont de ce fait menacées dans leur existence. La richesse écologique des forêts tropicales stimule de nombreuses recherches empiriques et théoriques, ayant pour objectif de mieux comprendre ses origines et les mécanismes de son maintien. Dans cette introduction, nous aborderons les enjeux liés aux forêts tropicales, puis le cadre scientifique dans lequel s'inscrit cette étude conduite en forêt tropicale humide guyanaise. La question centrale et la méthodologie adoptée pour la traiter seront ensuite exposées. Nous concluons cette introduction par le plan détaillé de ce mémoire.

1 Les forêts tropicales, lieux et objets d'enjeux multiples

Les forêts tropicales sont utilisées par les populations humaines de multiple façon. Elles fournissent bois, nourriture et substances médicinales dans de nombreuses régions du monde, souvent les plus pauvres. Elles sont aussi le lieu de pratiques spirituelles. Sur le plan économique, les forêts tropicales sont une source de produits d'exportation et d'emplois locaux. Au Cameroun par exemple, le secteur de l'exploitation forestière représente 7% du PIB et 20% des exportations (Eba'a Atyi, 1998).

L'exploitation et la conversion à d'autres usages sont les principales causes de la dégradation et de la destruction des forêts tropicales humides. Chaque année la part des forêts dégradées et détruites représente 0.6% de leur surface (Achard et al., 2002).

Les conséquences de ces pertes sont diverses, à toutes les échelles (Pomel et Salomon, 1998). Sur le plan environnemental, elles conduisent au déstockage et au rejet du carbone dans l'atmosphère. Localement, la perte des forêts entraîne des modifications de climat (Laurance, 2004), l'érosion des sols et la pollution des cours d'eau. La destruction des habitats conduit également à la perte de diversité biologique (Tilman

³au moins virtuellement... Qui ne s'est pas senti désolé par le projet du congrès brésilien de raser la forêt amazonienne? Projet qui n'était finalement qu'un canular électronique, un *hoax*, qui a cependant suscité la réaction de plusieurs millions de personnes. Source : http://www.hoaxkiller.fr/hoax/2001/petition_foret_amazonienne.htm.

et al., 1994). Sur le plan humain, la dégradation des ressources forestières altère les liens sociaux et favorise les migrations de populations, parfois à l'origine de conflits. Ces changements, environnementaux et humains, entraînent souvent une rétroaction positive sur la dégradation des forêts (Lohmann, 1995; Laurance, 2004).

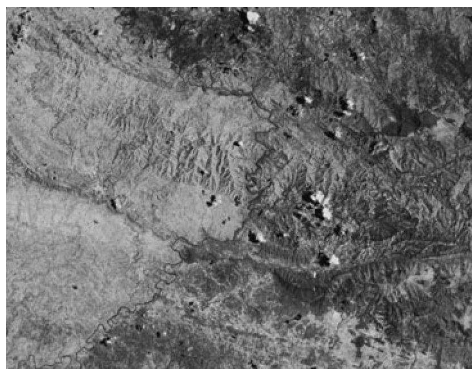


FIG. 1. Déforestation et pauvreté. Image satellite montrant la frontière entre Haïti (gauche) et la République Dominicaine (droite). PNB en \$.hab⁻¹ : H. : 310, R.D. : 1600 (source : Millenium Ecosystem Assessment, 2005)

Dans ce contexte, le devenir des forêts tropicales est devenu un sujet de préoccupation majeur (Poore et al., 1989). L'« Objectif 2000 », accord signé en 1990 par les 58 membres de l'OIBT⁴, stipulait qu'en l'an 2000, 100% des bois tropicaux commercialisés dans le monde devaient provenir de forêts aménagées de façon « durable ». En 1992 au « Sommet de la Terre » à Rio⁵, la première déclaration internationale sur les forêts insistait sur la nécessité de préserver les multiples services⁶ fournis par les écosystèmes forestiers, et donc de renforcer leur protection, leur gestion durable et leur conservation. Ces principes ont également été affirmés comme moyens de lutte contre la pauvreté et comme moyens de développement⁷.

Concilier préservation et exploitation des forêts tropicales, à la fois pour préserver leur rôle écologique, et satisfaire les besoins des pays et des populations locales, constitue un véritable défi. Les surfaces de forêts consacrées à leur préservation sont encore considérées comme insuffisantes. Elles connaissent, de plus, des difficultés de gestion. Par ailleurs, des surfaces largement supérieures à celles des aires protégées seront exploitées pour le bois ou d'autres produits forestiers, et ce dans des pays où la diversité biologique et l'endémisme sont élevés.

Raisonnement préservation et exploitation dans les mêmes forêts, dans le cadre d'un aménagement durable, devrait être une priorité. Mais les chances de succès d'un tel objectif font l'objet de vifs débats. D'après Pearce et al. (2003), il est possible de concilier préservation et exploitation dans certaines circonstances. Ainsi, Fredericksen et Putz (2003) proposent d'intensifier l'exploitation des forêts de production. D'après ces auteurs, cela favoriserait le renouvellement des populations d'espèces commerciales, permettrait de limiter l'exploitation à des zones contrôlées et contribuerait à mieux valoriser la forêt. Pour d'autres auteurs, au contraire, l'aménagement des forêts tropicales ne peut garantir en même temps la préservation de la biodiversité et la viabilité économique (Rice et al., 1998; Bawa et Seidler, 1998). Rice et al. (1998) suggèrent une

⁴Organisation Internationale des Bois Tropicaux, fondée en 1986 sous les auspices des Nations Unies.

⁵*Statement of principles for a global consensus on the management, conservation and sustainable development of all types of forests.*

⁶Les services écosystémiques sont les bénéfices obtenus des écosystèmes par les populations humaines (Millenium Ecosystem Assessment Synthesis Report, 2005).

⁷United Nations Millenium Declaration, 2000

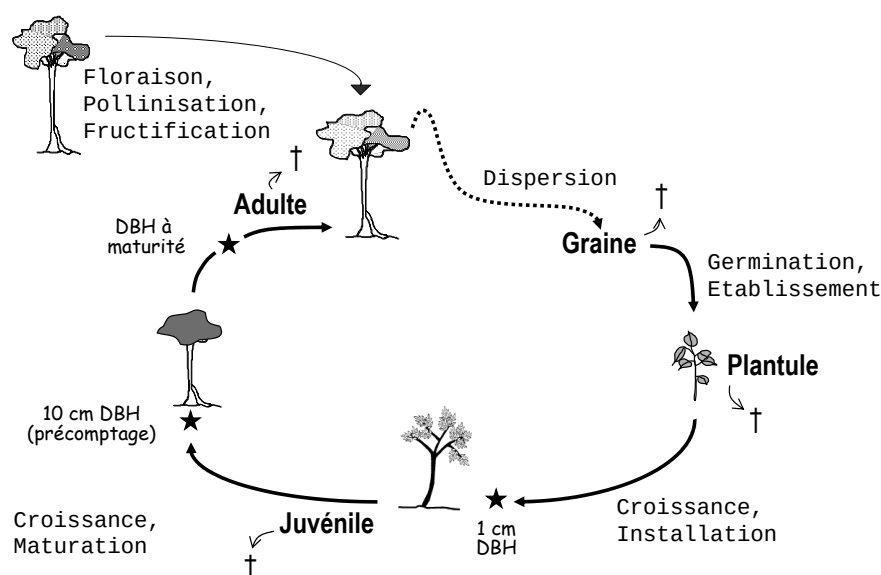


FIG. 2. Cycle de vie des arbres, ou cycle de la régénération forestière (Rollet, 1969). Les graines produites par les adultes sont dispersées dans le milieu. Après germination et épuisement des réserves des graines, les plantules acquièrent l'autotrophie et s'établissent dans le milieu. L'installation correspond au passage à un stade de développement ayant « évacué » les causes de mortalité biotique (prédateurs et pathogènes). Les juvéniles installés se développent ensuite jusqu'à l'acquisition de la capacité de floraison et de fructification (maturation). Le recrutement est l'entrée d'individus dans la population. Empiriquement, il est défini par le passage au dessus d'un diamètre de précomptage à partir duquel on considère les nouveaux individus.

exploitation de type *cut and leave*, c'est-à-dire une exploitation unique dans le temps, suivie d'une mise en réserve complète.

Une question centrale dans ce débat est celle de l'évolution de la composition spécifique des forêts après exploitation. A l'échelle d'une communauté, c'est-à-dire d'un ensemble d'espèces en interaction dans un milieu donné, l'ouverture du milieu provoque une augmentation de l'énergie lumineuse dans toutes les strates du couvert végétal. En conséquence, la composition spécifique peut alors être modifiée et déplacée vers un pôle plus héliophile (Molino et Sabatier, 2001). Localement, l'exploitation pourrait favoriser la diversité spécifique selon l'hypothèse des perturbations intermédiaires (*Intermediate Disturbance Hypothesis*, Connell, 1978; Molino et Sabatier, 2001). A l'échelle régionale, en revanche, l'exploitation pourrait entraîner la disparition des espèces les moins tolérantes aux perturbations, comme les espèces sciaphiles ou certaines espèces rares (Bawa et Seidler, 1998).

Dans tous les cas, la gestion durable des forêts doit être fondée sur la connaissance de leur fonctionnement écologique. Or, les recommandations pratiques manquent toujours en matière de gestion (Sist et Brown, 2004). Les règles d'exploitation actuelles répondent principalement à une logique économique, sans réelle prise en compte des caractéristiques écologiques du milieu ni des espèces. Elles consistent, lorsqu'elles existent, à définir un diamètre minimum d'exploitation, une liste d'espèces à exploiter et éventuellement une durée de rotation, c'est-à-dire une période de temps séparant

deux passages en exploitation.

A partir de la fin des années 70, de nombreux dispositifs de recherche et d'expérimentation ont été mis en place dans le but d'évaluer les effets de l'exploitation, en différents sites forestiers de la zone intertropicale. Les paramètres démographiques des peuplements suivis, obtenus en condition témoin et suite à des interventions sylvicoles, ont permis de calibrer des modèles de dynamique forestière. Ils ont ensuite été utilisés pour explorer les conséquences de scénarii d'exploitation sur l'évolution des forêts. Si les évolutions à court terme, sur une ou deux rotations, peuvent être prédites de manière assez fiable, les évolutions à plus long terme restent hypothétiques. Le renouvellement des populations d'arbres est, en effet, mal apprécié. Les connaissances concernant les stratégies des espèces d'arbres (les moyens biologiques par lesquels elles maintiennent leur population, [Westoby, 1998](#)) restent limitées. En particulier, les mécanismes du *recrutement*, c'est-à-dire de l'apparition durable de nouveaux individus dans la population (figure 2), sont mal connus. Dans ces conditions, l'évolution de la composition floristique et des fonctions écosystémiques des forêts après perturbation reste peu prédictible.

L'amélioration des connaissances sur le recrutement des espèces d'arbres en forêt tropicale humide permettra de mieux comprendre leur régénération et aidera à la gestion durable des forêts. L'étude exposée dans ce mémoire est une contribution à cet objectif. Elle s'inscrit dans le cadre scientifique de l'écologie des communautés. La perturbation anthropique de ces écosystèmes soulève de nombreuses questions quant au fonctionnement et au maintien des assemblages d'espèces ultra-diversifiés, questions centrales en écologie des communautés.

2 Théories de la diversité en écologie des communautés

L'écologie des communautés étudie les assemblages d'espèces dans un milieu donné. Par la suite, nous limiterons la communauté à un assemblage d'espèces d'arbres en particulier. Une des questions fondamentales de l'écologie des communautés concerne la nature et l'importance relative des mécanismes de coexistence⁸ des espèces à l'échelle locale. A cette échelle, par définition, les espèces interagissent directement entre elles ([Amarasekare, 2003](#)).

⁸La notion de coexistence est variable selon les auteurs. [Rozdilsky et al. \(2001\)](#) relèvent trois définitions de cette notion : (1) l'existence d'un état d'équilibre mathématique stable dans un modèle de communauté (*stabilité*), (2) la capacité d'une espèce devenue rare à reconstituer une population (*permanence*), (3) la survie d'une espèce pendant une période donnée (*persistence*).

2.1 Des échelles variées

De nombreuses hypothèses ont été proposées afin d'expliquer la coexistence des espèces et le maintien de communautés ultra-diversifiées⁹ (voir par exemple Grubb, 1977; Connell, 1978; Wilson, 1990; Tilman et Pacala, 1993; Palmer, 1994; Chesson, 2000; Wright, 2001). Comme souvent en écologie, les mécanismes invoqués dépendent de l'échelle d'investigation (Huston, 1999; Schneider, 2001; Ricklefs, 2004). Aux échelles biogéographiques, les assemblages floristiques sont reliés à des causes géologiques (mouvements tectoniques), historiques et climatiques (gradients latitudinaux) (Phillips et al., 1994; Blondel, 1997; Pitelka et al., 1997; Gaston, 2000). Aux échelles régionales, la géologie (relief, substrat), les changements climatiques (glaciations) et les migrations ont des effets majeurs sur la diversité floristique (Connell, 1978; Huston, 1980; Ter Steege et Zondervan, 2000; Condit et al., 2002; Phillips et al., 2003; Tuomisto et al., 2003). A l'échelle locale, les conditions abiotiques imposées par le milieu modulent les interactions biotiques entre espèces. Dès lors les mécanismes impliqués dans la coexistence sont rarement exclusifs (Zobel, 1997; Brokaw et Busing, 2000).

Deux théories majeures sont généralement mises en avant pour expliquer la coexistence à l'échelle locale : la *théorie de la niche écologique* (Hutchinson, 1961; MacArthur et Levins, 1967), selon laquelle les assemblages d'espèces sont régis par les interactions entre elles et avec leur milieu, et la *théorie de la dérive écologique* (Hubbell, 2001), mettant l'accent sur l'aspect historique et stochastique des assemblages. Leur mise en opposition est simplificatrice, en partie parce que la théorie de la dérive écologique s'inscrit dans la continuité historique des travaux de MacArthur et Levins (1967) dont elle s'inspire (Hubbell, 2001; Chave, 2004). De plus, les mécanismes invoqués dans les deux théories ne sont pas nécessairement contradictoires (Ricklefs, 2004; Hubbell, 2005). Cette vision, que nous adopterons, était déjà implicite dans le modèle *individualiste* des communautés de Gleason (1926)¹⁰.

Ces deux théories alimentent le *modèle écologique* de l'étude exposée dans ce mémoire, c'est-à-dire la représentation du système écologique étudié, une communauté d'arbres tropicaux, et les questions étudiées dans ce canevas (Austin, 2002). Les deux sections suivantes consistent en une présentation des hypothèses et des notions principales relatives à ces théories.

⁹L'article en annexe B.1 reprend cette présentation et aborde la question de la classification des espèces en forêt tropicale humide. *Revue Forestière Française*, numéro spécial forêt guyanaise, 2003.

¹⁰« *The vegetation of an area is merely the resultant of two factors, the fluctuating and fortuitous immigration of plants and an equally fluctuating and variable environment [...]. Every species of plant is a law unto itself, the distribution of which in space depends upon its individual peculiarities of migration and environmental requirements [...]. The species disappears from areas where the environment is no longer endurable. It grows in company with any other species of similar environmental requirements, irrespective of their normal associational affiliations.* » (Gleason, 1926)

2.2 Niche écologique et différenciation interspécifique

Selon la théorie de la *niche écologique*, les communautés sont des assemblages d'espèces différentes dans leur relation à leur environnement. Le concept de la niche et sa définition est parmi ceux qui ont le plus évolué en écologie, car parmi les plus anciens (Drouin, 1997). Selon la conception classique d'Hutchinson (1957), la niche est un hyper-volume limité, propre à chaque espèce, dans un espace dont les axes représentent les ressources (par exemple la lumière). Mais la notion de ressource peut inclure l'ensemble des relations de l'espèce avec son milieu biotique et abiotique (Chesson, 1991). Les axes des niches différenciant les espèces entre elles sont donc multiples, ils peuvent être assemblés en sous-ensembles de la niche. Ainsi, la *niche de régénération* de Grubb (1977) regroupe l'ensemble des facteurs concernés par la dissémination¹¹ d'une espèce dans le milieu et le remplacement d'un individu mature par un autre. Selon Bond et Midgley (2001), les capacités de reproduction végétative caractérisent une *niche de persistance* permettant aux espèces de maintenir des individus dans le milieu en cas de perturbation, par exemple.

Dans cette vision des communautés, la compétition interspécifique est le mécanisme fondamental de la coexistence dont la conséquence est la différenciation des niches. En occupant des habitats différents, les espèces réalisent ainsi une *partition du milieu* en fonction de la nature et du niveau des ressources dont elles dépendent (*ressource-ratio hypothesis*, Tilman, 1985). Dans ce schéma, les espèces sont spécialisées, dans le sens où leur niche varie d'une espèce à l'autre. Selon le principe de l'exclusion compétitrice (PEC)¹², deux espèces « trop proches écologiquement » ne peuvent coexister sans exclusion de la moins compétitrice. Il existe donc une limite à la ressemblance, au-delà de laquelle les espèces ne peuvent coexister (*limiting similarity*, MacArthur et Levins, 1967).

En forêt tropicale, les espèces d'arbres sont présentes en grand nombre et partagent les mêmes ressources. La coexistence d'un grand nombre d'espèces dans ces conditions, impossible selon le PEC, paraît alors être un paradoxe, connu comme le « paradoxe

¹¹On parle de la *dissémination* d'une espèce et de la *dispersion* des diaspores (graines ou fruits) ou du pollen, voire par extension de stades autotrophes. La dissémination a lieu par voie sexuée ou végétative.

¹²Palmer (1994) propose un parallèle entre le *principe d'exclusion compétitrice* (PEC) et le *principe d'Hardy-Weinberg* (PHW) en génétique des populations. Le PHW prédit, dans des conditions restrictives (population infinie en panmixie sans mutation, ni sélection ou migration), la constance des fréquences alléliques au cours du temps. Ces conditions ne sont jamais observées en situation naturelle, pas plus que les communautés (strictement) monospécifiques. Le PHW est cependant souvent invoqué comme modèle de référence d'évolution des fréquences alléliques. Une déviation par rapport à ce modèle est interprétée comme une violation des hypothèses du modèle. Le PEC est formulé par Palmer (1994) comme suit : « Etant donné un assemblage d'espèces, l'issue de la compétition interspécifique est l'exclusion de toutes les espèces sauf une ». Cette prédiction repose sur 7 hypothèses restrictives : 1. Temps écoulé suffisant pour permettre l'exclusion. 2. Milieu constant dans le temps. 3. Milieu uniforme spatialement. 4. Croissance limitée par une seule ressource. 5. Espèces rares non favorisées en termes de survie, reproduction ou croissance. 6. Espèces effectivement en compétition (non séparées). 7. Pas d'immigration. *Corollaire* : le nombre d'espèces pouvant coexister dépend du degré de non-respect de ces hypothèses (Palmer, 1994).

de Hutchinson » (Hutchinson, 1961). Deux idées majeures permettent de l'expliquer en accord avec la théorie de la niche. Selon la première, en résumé, on ne peut être à la fois un bon compétiteur, c'est-à-dire éliminer ses concurrents, et être présent partout. En effet, les fonctions biologiques sont coûteuses en énergie ; et l'énergie est toujours limitée. L'apparition d'une « super-espèce » (Tilman, 1990), ou d'un « démon d'Hutchinson » (Kneitel et Chase, 2004), est de ce fait limitée par l'existence de compromis dans les fonctions biologiques (Westoby et al., 1992; Ebenhöh, 1993; Rees, 1993; Greene et Johnson, 1994; Midgley, 1996; Eriksson et Jakobsson, 2000; Rees et al., 2001, trade-offs)). Le compromis entre les capacités de compétition et de colonisation des espèces est le plus reconnu. Ce compromis assure que des compétiteurs inférieurs profitent localement de l'absence de compétiteurs supérieurs (Hurt et Pacala, 1995; Tilman, 1999).

La seconde idée est que l'hétérogénéité du milieu crée des conditions variables, favorables à des espèces différentes dans l'espace et dans le temps (Chesson et Warner, 1981; Pacala et Roughgarden, 1982). Subissant des conditions défavorables sur un site particulier, une espèce peut toutefois persister dans la communauté par effet de stockage, soit spatial si elle est présente ailleurs (*spatial storage*, Snyder et Chesson, 2003; Amarasekare, 2003), soit temporel si elle profite d'un étalement de ses effectifs dans le temps (Chesson et Huntly, 1989; Kelly et Bowler, 2002), sous la forme d'une banque de graines par exemple (Grubb, 1988). Cette idée, déjà présente chez Harper (1977)¹³, rejoint les notions de population *source* et population *puits* des modèles de métapopulation (ou de métacommunauté, Leibold et al., 2004).

Parmi les facteurs d'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu, la perturbation est primordiale en forêt tropicale. Elle crée un mélange spatial, la mosaïque forestière d'Aubréville (1938), de motifs structuraux de différents âges et dans différents états de reconstitution, les éco-unités¹⁴ de Hallé et al. (1978) et Oldeman (1990). Localement, la destruction de la biomasse par la perturbation initie un processus de *succession secondaire*¹⁵ amenant à la reconstitution d'un couvert fermé. Dans les phases précoces de la succession, l'énergie lumineuse, en particulier, est maximale puis diminue au cours du temps. En revanche, la compétition interspécifique, est minimale en début de succession. A ce stade, les espèces présentes maximisent l'acquisition des ressources, mais sont peu compétitives (Westoby, 1998; Falster et Westoby, 2005). Cette stratégie correspond au cas des espèces pionnières (Swaine et Whitmore, 1988) et au pôle R du triangle C-S-R de Grime (1977)¹⁶. Au cours de la succession, les conditions environnementales

¹³ « Most plant communities are successional and each species is doomed to local extinction; the two strategies of "escape to somewhere else" or "wait until the right habitat reappears" are alternative ways of meeting the deterioration of the local habitat. » (Harper, 1977)

¹⁴ « A forest eco-unit is a small ecosystem, composed by many species including at least one tree, born at one spot at one and the same moment, and growing up according to one development process. » (Oldeman, 1990)

¹⁵ La succession *primaire* est l'évolution locale de la végétation dans le cas d'un milieu « vide » initialement, c'est-à-dire non colonisé.

¹⁶ Le schéma de Grime (1977) classe les stratégies des végétaux par rapport à trois pôles. Le pôle *compétition* (C) correspond aux espèces les plus compétitives en situation de ressource non limitée. Le

variables permettent à différentes espèces de s'installer dans le peuplement, définissant ainsi une *niche de succession* (Rees et al., 2001). Selon l'hypothèse des perturbations intermédiaires (*Intermediate Disturbance Hypothesis* Connell, 1978; Huston, 1979)), l'hétérogénéité engendrée par les perturbations joue un rôle majeur dans la coexistence des espèces (Molino et Sabatier, 2001).

Les preuves empiriques de l'existence de niches en forêt tropicale sont nombreuses. Cependant, certaines caractéristiques des communautés laisse envisager que des facteurs autres que la différenciation de niche participent à la coexistence des espèces. Certaines espèces présentent des répartitions spatiales agrégées dans des habitats contrastés (Condit et al., 2000; Harms et al., 2001). La tolérance à des conditions de milieu hétérogènes peut expliquer la persistance d'une espèce dans ces conditions. Mais la structuration d'une telle population dans l'espace peut être expliquée simplement par la dispersion limitée à partir des adultes (Harms et al., 2001; Valencia et al., 2004). Selon la théorie de la dérive écologique, cette hypothèse est une alternative pouvant expliquer la coexistence d'espèces en grand nombre dans une communauté, sans que soit supposée l'existence de niches différentes entre espèces.

2.3 Dérive écologique et équivalence des espèces

Selon la théorie de la dérive écologique (*ecological drift*, (Hubbell, 2001), les communautés sont des assemblages d'espèces similaires gouvernés par la dispersion (Hubbell, 2001). L'hypothèse servant de base à cette théorie est l'hypothèse de l'*équivalence fonctionnelle* des espèces (Hubbell, 2005), c'est-à-dire de l'égalité de leur valeur reproductive (*fitness*). Dans ce sens, elle est qualifiée de « neutre » et mise en parallèle avec la théorie neutraliste de l'évolution (Hubbell, 2001; Hardy et Sonke, 2004). Les relations des espèces avec leur milieu et entre elles sont alors indépendantes de leur identité propre. Dans ce sens, les espèces coexistant dans une communauté sont donc généralistes. L'équivalence fonctionnelle implique que le recrutement et la mortalité sont les mêmes pour toutes les espèces de la communauté. Dans le modèle neutre de communauté locale, proposé par Hubbell (2001), le recrutement d'une espèce ne dépend que de l'espace disponible et de son abondance relative. Les processus dynamiques affectant les espèces de façon aléatoire, la composition de la communauté dérive de façon stochastique au cours du temps (Hubbell, 2001).

A l'échelle locale, le mécanisme fondamental de la coexistence est la limitation du recrutement, définie par l'« échec du recrutement d'une espèce dans un site favorable à sa survie » (*recruitment limitation*, Hurtt et Pacala, 1995; Hubbell et al., 1999). Parmi les causes possibles de limitation, la plus évidente est la limitation par la dispersion. Elle conditionne les assemblages d'espèces dans l'espace (Hubbell, 2001). L'hypothèse de la dispersion limitée (*dispersal limitation hypothesis*) suppose que la probabilité de

pôle *stress* (S) correspond aux espèces capables de supporter un bas niveau de ressource dans un milieu faiblement compétitif. Le pôle *rudéral* (R) caractérise les espèces profitant d'un niveau de ressource élevé après perturbation dans un milieu où la compétition est faible.

coloniser un site favorable dépend surtout du succès de la dispersion. La dispersion limitée conduit à l'agrégation spatiale des espèces. Elle induit donc une forte compétition *intraspécifique* et des effets de densité-dépendance négatifs sur la survie au sein des populations (Hubbell, 1980). A des échelles plus grandes de temps et d'espace, la migration, via la dispersion, et la spéciation participent à la dynamique des communautés dont la composition évolue de façon aléatoire.

Différentes preuves empiriques confortent l'hypothèse de limitation du recrutement à l'échelle locale. L'impact de la mortalité densité-dépendante sur le recrutement a pu être mise en évidence à des stades de développement précoces (graines et plantules) (Webb et Peart, 1999; Harms et al., 2001). De même, la dispersion limitée des graines est constatée chez un grand nombre d'espèces sur Barro Colorado Island (BCI, Panama, Dalling et al., 1998b, 2002; Hubbell et al., 1999; Svenning et Wright, 2005). Après perturbation, le caractère imprédictible des assemblages d'espèces, au cours de la succession et d'une trouée à l'autre (Salvador et al., 2003), fournit également des preuves indirectes de dispersion limitée. La composition spécifique des trouées serait le résultat de l'échantillonnage d'un ensemble local d'espèces (*local species pool*, Zobel (1997)) par la dispersion. Sur BCI, Hubbell et al. (1999) montrent que la diversité des trouées ne diffère pas de celle observée en forêt non perturbée. La mortalité à l'oeuvre lors de la succession serait un processus aléatoire (*random thinning*, Hubbell et al., 1999). Les espèces seraient donc équivalentes de ce point de vue. Ces résultats sont interprétés comme une remise en cause de la théorie de la perturbation intermédiaire (Hubbell et al., 2001).

Ces conclusions sont toutefois sujettes à caution (voir Chazdon et Colwell, 1999; Sheil et Burslem, 2003), notamment en ce qui concerne la mesure de la perturbation. Sur le site de BCI, l'étude de Schnitzer et Carson (2001) montre un effet des trouées sur la diversité spécifique, contrairement à celle de Hubbell et al. (1999), mais chez les espèces pionnières et les lianes uniquement. D'importantes études en écologie des communautés dans le domaine tropical, traitant en particulier de la dispersion limitée, ont été menées à BCI. Plusieurs facteurs font de BCI un site particulier (Sheil et Burslem, 2003) : l'histoire de la perturbation, la richesse des sols ou l'insularisation suite à la mise en eau du canal de Panama en sont des exemples. Or l'insularisation du site a pu modifier le mutualisme plantes-animaux. Dans d'autres sites, la limitation par la dispersion est remise en cause en tant que facteur de coexistence des espèces, par exemple à Bornéo où elle est détectée moins fréquemment qu'à BCI (Webb et Peart, 2001). De même, le peuplement forestier du site semble caractérisé par une héliophilie marquée dans sa composition floristique (Molino et Sabatier, 2001; Sheil et Burslem, 2003).

Si elle ne suppose pas de différence de niche entre espèces, la théorie de la dérive écologique ne les remet toutefois pas en cause (Hubbell, 2005). Son intérêt majeur est de proposer un modèle nul général pour expliquer les assemblages d'espèces, fondé sur une hypothèse « minimaliste » de l'équivalence fonctionnelle (Hubbell, 2005). Bien que controversée, elle permet à partir de modèles simples, par les hypothèses qu'ils

considèrent, de reproduire des « lois » générales de l'écologie, telles que les courbes aires-espèces ou les distributions d'abondance spécifique (Bell, 2001; Chave, 2004).

D'après les théories présentées, les répartitions spatiales des espèces au sein des communautés d'arbres tropicaux sont régies *a priori* selon deux mécanismes majeurs. Selon la théorie de la niche, les espèces se répartissent selon leurs préférences propres et en réponse à la compétition interspécifique. Selon la théorie de la dérive, la limitation par la dispersion est primordiale et conditionne le recrutement des espèces. Or en forêt tropicale, le comportement des espèces vis-à-vis des conditions lumineuses et la façon dont elles sont disséminées dans l'espace sont des éléments essentiels de leur stratégie de persistance (Westoby, 1998; Lugo et Zimmerman, 2002). Cependant, la part relative des deux mécanismes dans la coexistence des espèces est encore peu connue.

Par la suite, nous utiliserons la notion de stratégie comme combinaison des définitions de Westoby (1998) – « *means by which a species maintains a population* », Westoby, 1998 – et de Loehle (2000) – une combinaison d'attributs biologiques caractérisant une espèce, l'attribut étant la valeur d'un trait particulier – en supposant que la façon dont une espèce maintient ses populations dépend d'un ensemble d'attributs particuliers. La section suivante traite des stratégies des espèces en termes de tolérance à l'ombre et de dispersion.

3 Tolérance à l'ombre et dispersion en forêt tropicale

3.1 Lumière et tolérance à l'ombre

Les végétaux photosynthétiques sont inévitablement dépendants de la lumière¹⁷. Elle est la ressource la plus limitante en forêt tropicale humide (Whitmore, 1996). L'intensité lumineuse conditionne la croissance et la survie des espèces, donc *in fine* leur distribution. Ce constat est valable à tous les stades du développement (Augspurger, 1984; Clark et Clark, 1993; Lieberman et al., 1995; Dalling et Lovelock, 1999; Kobe, 1999; Webb et Peart, 2000). La lumière est limitante aux faibles niveaux d'énergie (Svenning, 2000; Montgomery et Chazdon, 2002), mais une trop forte énergie lumineuse ou une variation brutale peuvent aussi provoquer une altération de la photosynthèse (*photoinhibition*, Lovelock et al., 1998) et donc du développement. En réponse à ces contraintes, les espèces arborées présentent différents niveaux de *tolérance à l'ombre* (Bazzaz et Pickett, 1980). Cette notion, souvent définie de façon assez floue en écologie forestière, fait référence aux capacités de croissance et de survie des espèces en fonction des conditions lumineuses du milieu (Kobe, 1999).

¹⁷Voir Hallé (2004) pour une discussion sur la réponse des végétaux à la question énergétique – *comment se fournir en énergie ?* – et ses implications sur leur développement.

Variabilité de la ressource lumineuse

La lumière est distribuée de manière hétérogène en forêt, à la fois dans l'espace et dans le temps (Nicotra et al., 1999; Montgomery et Chazdon, 2001; Wirth et al., 2001; Bebber et al., 2002). Localement, sa disponibilité dépend des propriétés de la canopée, reliées aux éléments structurants du couvert végétal (branches, feuilles, troncs, lianes, épiphytes,...) et aux espèces présentes localement (Kabakoff et Chazdon, 1996)). Cette variabilité s'exprime à différentes échelles spatiales, d'une échelle très locale (quelques mètres, Poorter et al., 2003), à l'échelle de la mosaïque forestière mêlant des zones ouvertes et des zones de peuplement dense (Oldeman, 1990). Dans le temps, la disponibilité de la lumière est variable suivant la phénologie des espèces (Wirth et al., 2001).

Les arbres de forêt tropicale humide répondent à deux gradients de lumière de nature différente (Falster et Westoby, 2003) : un gradient *vertical*, lié à la structure du couvert végétal, et un gradient *successionnel*, relié à la dynamique spatio-temporelle de la succession secondaire.

Le gradient vertical conditionne le niveau d'énergie auquel un arbre a accès en fonction de sa hauteur dans le profil de végétation. Il induit une compétition asymétrique entre arbres voisins : les plus grands arbres déploient leur houppier là où l'énergie lumineuse n'est pas limitée. En revanche, ils sont soumis à un stress hydrique lié à l'exposition des feuilles au soleil, à plusieurs dizaines de mètres de hauteur. Dans les strates intermédiaires, l'énergie lumineuse diminue le long du profil. La lumière pénétrant le couvert est absorbée, transmise, diffusée, réfléchiée par la végétation, et ne représente plus que 1 à 2% du rayonnement solaire initial au niveau du sol (Chazdon et Fetcher, 1984; Canham et al., 1990). Cependant, atteindre de grandes hauteurs ne présente pas que des avantages (Westoby et al., 2002) : une hauteur importante suppose un coût de maintien des structures de soutien élevé (Tilman, 1990; Westoby et al., 2002). La hauteur des arbres est le résultat de compromis. La « hauteur idéale » dépend des autres stratégies d'occupation du profil vertical en présence (Falster et Westoby, 2003).

Le second gradient lumineux découle de la variabilité structurale du couvert végétal induite par les perturbations. Selon une définition large, une perturbation est un « événement relativement discret dans le temps (de durée limitée) altérant la structure d'un écosystème, d'une communauté ou d'une population et modifiant les ressources, la disponibilité du substrat ou le milieu physique » (White et Pickett, 1985). La fréquence des événements et leur intensité définissent le régime de perturbation affectant une communauté (White et Jentsch, 2001). De la chute d'une branche au passage d'un feu ou d'un ouragan, les fréquences et les échelles spatiales concernées sont multiples. En Amérique du Sud, sous le climat actuel, les forêts sont relativement épargnées par les feux et les cyclones, et les perturbations à l'échelle du paysage sont rares. Ainsi, la fraction de surface perturbée annuellement en Guyane française est d'environ 1% (Durrieu de Madron, 1993). Le même taux est observé en Equateur par Salvador et al. (1998). Au Guyana, Dam (2001) estime un taux plus faible de 0,4%.

Dans un régime naturel, les perturbations sont de trois types principaux : le *chablis* qui désigne la chute d'un arbre, seul (*chablis primaire*) ou entraîné dans sa chute par un autre (*chablis secondaire*)¹⁸, le *volis* qui désigne la chute d'une branche, et la mort sur pied des arbres. Moins brutal qu'un *chablis*, la mort sur pied d'un arbre entraîne également des modifications dans l'environnement proche.

Les causes de ces phénomènes sont multiples. La sénescence, cause *endogène*, induit une déstructuration du houppier et une désagrégation progressive du tronc et des branches. Des causes *exogènes* peuvent entraîner la rupture ou le déracinement d'un arbre : une surcharge due à la pluie ou aux épiphytes abondantes, une compétition induisant une dissymétrie du houppier, un sol superficiel limitant l'ancrage¹⁹ des racines,...

Les *chablis* constituent le « moteur » de la dynamique forestière du fait des trouées qu'ils créent dans le couvert (Shugart, 1984; Oldeman, 1990; Riéra et al., 1990). Lors d'un *chablis*, les dégâts les plus importants sont occasionnés dans la zone d'impact des houppiers et affectent tous les stades de développement présents (Riéra, 1983). Toutefois, les espèces installées dans la régénération avancée (*advance growth*, Sheil et Burslem, 2003) au moment du *chablis* peuvent, par chance, échapper aux dégâts. Elles profitent alors d'une compétition moindre due à la destruction de la biomasse locale (de Carvalho et al., 2000; Saenz et Guariguata, 2001). Elles sont avantagées dans la course à la « cicatrisation » de la canopée par rapport à celles colonisant la trouée après perturbation.

Cependant, les modifications du milieu causées par la perturbation sont multiples et pas nécessairement bénéfiques à la régénération avancée. Les espèces présentes peuvent préférer les conditions plus tamponnées du sous-bois. Le changement le plus évident, dans l'environnement local après perturbation, est l'augmentation de l'énergie lumineuse disponible (Dam, 2001). Par effet de bordure, la quantité de lumière disponible augmente aussi dans les zones non perturbées proches (Dignan et Bren, 2003). De même, la destruction du couvert provoque une modification des conditions micro-climatiques (Dam, 2001). L'élévation de la température et la diminution de l'humidité dans les trouées peuvent entraîner un stress hydrique sur la végétation. Dans le cas d'arbres déracinés, les buttes de déracinement mettent à nu des horizons profonds du sol et modifient les caractéristiques physico-chimiques du sol (Denslow, 1987). Des micro-environnements sont ainsi créés au sein des trouées (Penfold et Lamb, 2002).

L'exploitation forestière crée également des trouées lors de l'abattage des arbres. Mais elle entraîne des modifications environnementales plus ou moins différentes, par rapport à un régime de perturbation naturel. L'abattage n'engendre pas de butte de

¹⁸On distingue également les *chablis multiples* correspondant à la chute simultanée de plusieurs arbres, et les *chablis complexes* correspondant à la chute décalée dans le temps d'arbres déstabilisés par un *chablis* initial (Durrieu de Madron, 1993). Les lianes enchevêtrées dans les branches d'arbres voisins favorisent les *chablis* multiples et complexes.

¹⁹L'enracinement des arbres reste superficiel même sur sol épais. Les 20 premiers centimètres du sol concentrent 60% au moins de la biomasse racinaire (Freycon et al., 2003).

déracinement, sauf incidemment dans les cas de chablis secondaires. Si les arbres abattus sont proches les uns des autres, les trouées peuvent fusionner. Les surfaces ouvertes sont alors plus importantes qu'en régime naturel. Par ailleurs, pendant l'exploitation, la circulation des engins de débardage perturbe les horizons superficiels du sol : la litière diminue en épaisseur tandis que la compaction du sol augmente (Baraloto et Forget, 2004). L'installation des juvéniles, et donc la colonisation des zones perturbées, peuvent être ralenties en début de succession secondaire, y compris chez les espèces pionnières (Pinard et al., 1996).

Au cours du temps, l'influence des perturbations sur l'installation et la survie des individus diminue. Cependant, selon leur niche de succession (Rees et al., 2001), leur répartition peut témoigner de conditions d'installation passées différentes des conditions actuelles²⁰ (Nicotra et al., 1999; Sheil, 1999). Dans un système où la dynamique est fortement influencée par la perturbation, celle-ci apparaît comme un facteur explicatif essentiel de la répartition spatiale des populations (Guisan et Zimmermann, 2000; Austin, 2002). La classification des espèces selon leur tolérance à l'ombre permet d'envisager les liens entre répartition spatiale et réponse à la perturbation.

Classifications d'espèces et tolérance à l'ombre

Les classifications d'espèces visent à simplifier la description de leur diversité afin de mieux appréhender le fonctionnement des communautés²¹ (Swaine et Whitmore, 1988). En regroupant les espèces répondant de façon similaire à un ensemble de conditions environnementales, elles apprécient une certaine redondance écologique entre elles (Walker, 1992). A travers la notion de groupes d'espèces, niche et redondance écologiques apparaissent comme des concepts liés (Blanc et al., 2003; Hubbell, 2005). En effet, on peut supposer que la différenciation de niches peut être essentielle à un niveau supra-spécifique, pour permettre la coexistence des groupes, et qu'au sein de ces groupes, les relations des espèces entre elles et avec leur milieu sont neutres. La pérennité d'un groupe est alors assurée par la survie des individus le composant, quelle que soit leur espèce (Blanc et al., 2003).

En forêt tropicale humide, la tolérance à l'ombre est le principal critère de classification. Elle est appréhendée de nombreuses manières plus ou moins directes, soit en fonction de connaissances empiriques, soit de traits spécifiques : besoin en lumière pour la germination (Swaine et Whitmore, 1988), statut dans la succession (Metzger, 2000), statut dans la succession et hauteur maximale potentielle (Köhler et al., 2000; Arets, 2005), hauteur maximale (Condit et al., 1996), activité photosynthétique (Ellis et al., 2000), taille, degré d'illumination de la couronne et point de compensation lumineux (Kammesheidt, 2000) (voir Lugo et Zimmerman, 2002 pour une synthèse détaillée).

²⁰ Every site has its story and the story is an explanation of the present and holds clues to the future (Sheil, 1999)

²¹ To classify species into groups or guilds imposes a degree of simplification which reduces information content, but reveals general patterns and facilitates prediction about forest processes (Swaine et Whitmore, 1988)

Chaque classification répondant à des objectifs particuliers, une classification unique ne peut rendre compte que partiellement de la diversité des comportements (Gitay et al., 1999). L'article de Blanc et al. (2003) en annexe présente plusieurs classifications construites en forêt guyanaise. La plus utilisée est la dichotomie *pionnières/non-pionnières* de Swaine et Whitmore (1988). Mais la réalité est sans doute plus proche d'un continuum de tolérance à l'ombre (Bazzaz et Pickett, 1980; Clark et Clark, 1992).

Par définition, les pionnières ont besoin d'une intensité lumineuse élevée pour la germination et l'établissement de leurs plantules (Swaine et Whitmore, 1988). Leur stratégie d'occupation de l'espace est bien connue et a probablement évolué en réponse au caractère aléatoire de l'apparition des trouées. Elles partagent un ensemble d'attributs similaires : des graines de petite taille, produites en grande quantité (Dalling et Wirth, 1998; Davies et Ashton, 1999) et à dispersion zoochore ou anémochore (Galindo-Gonzalez et al., 2000; Lobova et al., 2003), un bois de densité faible (Ter Steege et Hammond, 2001), de grandes feuilles à fort SLA (*Specific Leaf Area*) (Parolin, 2002), et une croissance forte reliée à une forte capacité photosynthétique (Davies, 1998; Clark et Clark, 1999). Ces caractéristiques permettent aux espèces de ce groupe de coloniser les trouées dans les premiers stades de succession. La persistance des graines dans la banque du sol chez certaines pionnières leur assure également une dispersion efficace dans le temps (Grubb, 1988; Swaine et Whitmore, 1988).

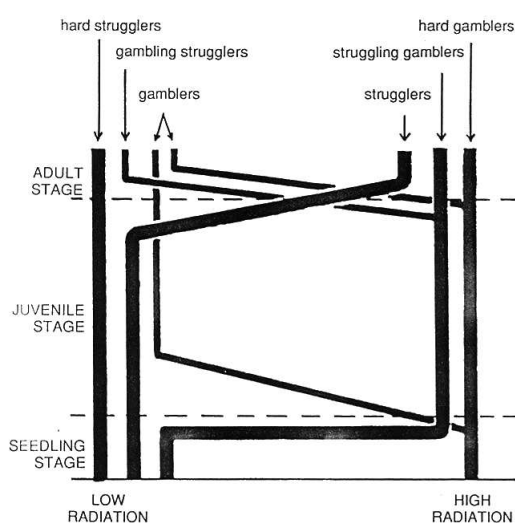


FIG. 3. Schéma des tempéraments d'Oldeman et Van Dijk (1991). L'axe horizontal représente le niveau d'énergie lumineuse dans l'environnement. L'axe vertical différencie trois stades de développement des arbres.

Chez les espèces non-pionnières, les stratégies développées par rapport à la lumière sont moins bien connues. La diversité des espèces de ce groupe est une première limite à leur analyse (Lieberman et al., 1995). Elles se distinguent en partie par des capacités de croissance et de survie variables en fonction de la lumière disponible. Une croissance faible à la lumière est souvent contrebalancée par une survie élevée à l'ombre, mais ce compromis n'est pas toujours vérifié (Bloor et Grubb, 2003). De plus, la tolérance à l'ombre peut varier au cours du développement (Clark et Clark, 1992). Ces variations restent souvent peu prédictibles : les traits des jeunes stades montrent en général peu de correspondance avec ceux des adultes (Houle, 1991; Leishman et Westoby, 1992; Clark et Clark, 1999; Rees et al., 2001).

La variabilité de la tolérance à l'ombre en forêt tropicale, entre espèces et en fonction des stades de développement, a conduit Oldeman et Van Dijk (1991) à définir des *tempéraments* spécifiques variés. Selon ces auteurs, l'environnement lumineux d'un arbre dépend de l'état de maturation de l'éco-unité (p.7) dans laquelle il est présent.

Il peut varier au cours du temps. Le groupe des pionnières, par exemple, correspond au cas des *hard-gamblers* dont le développement est dépendant d'un environnement fortement lumineux (figure 3). La majorité des espèces reste difficilement classable selon ce schéma. En effet, la tolérance à l'ombre des espèces est rarement connue à tous les stades de développement (Clark et Clark, 1992). Il permet, cependant, de rendre compte de comportements moyens. En réalité, les arbres peuvent faire preuve de plasticité physiologique (Chazdon, 1992; Bloor et Grubb, 2004) ce qui leur permet de supporter un changement brutal d'intensité lumineuse dans le milieu, suite à un chablis par exemple. Cette plasticité est également susceptible de changer au cours du développement.

Chez les espèces non-pionnières des forêts tropicales, les stratégies déployées pour occuper l'espace sont très diverses (Lugo et Zimmerman, 2002). Au-delà de la tolérance à l'ombre, les stratégies de dispersion des espèces constituent un axe de différenciation important entre espèces. Dans la suite, nous nous intéresserons à la dispersion dans le milieu et à ses conséquences sur l'installation et le recrutement.

3.2 Dispersion et recrutement

Définition et avantages de la dispersion chez les végétaux

Chez les espèces végétales, la dispersion des graines est la seule phase mobile du cycle de vie (figure 2). A ce titre, elle joue un rôle primordial dans la dynamique des populations (Charles-Dominique, 1993, 2001; Nathan et Muller-Landau, 2000; Howe et Miriti, 2004).

La dispersion présente, pour l'espèce, plusieurs avantages théoriques (Eriksson et Ehrlén, 1992; Willson et Traveset, 2001). La dispersion à distance des parents conditionne les possibilités de colonisation de nouveaux sites (*colonisation hypothesis*, Howe et Smallwood, 1992), libérés par exemple après perturbation. Elle permet également aux générations futures d'éviter la compétition intraspécifique avec les adultes de l'espèce, ou l'action de prédateurs et pathogènes actifs dans leur voisinage (*escape hypothesis*, Howe et Smallwood, 1992). Selon l'hypothèse de la dispersion dirigée (*directed dispersal*, Howe et Smallwood, 1992), la dispersion orientée vers un type d'habitat particulier peut augmenter les chances de survie des graines. Certaines espèces de chauves-souris, par exemple, favorisent la dispersion des graines d'espèces héliophiles dans les trouées utilisées pour pénétrer dans le sous-bois (Lobova et al., 2003). A une échelle plus grande, la dispersion détermine les capacités de migration des espèces, et donc leur vulnérabilité face aux changements climatiques (Pitelka et al., 1997).

La dispersion locale (à courte distance) peut aussi être avantageuse dans certains cas. Snyder et Chesson (2003) montrent de façon théorique que la permanence, c'est-à-dire l'autocorrélation temporelle de conditions de milieu associées à une compétition faible favorisent la dispersion locale. Des espèces tolérantes à un stress permanent, par exemple la saturation des sols en eau, peuvent ainsi profiter d'une compétition

interspécifique moindre. La dispersion locale, plutôt qu'à distance vers des sites où la compétition est forte, assurerait dans ce cas la persistance de l'espèce.

En forêt tropicale humide, la dispersion des arbres est fortement dépendante du mutualisme entre plantes et animaux : la plupart des espèces sont zoochores (Sabatier, 1983). Trois modes de dispersion principaux coexistent cependant : la zoochorie, l'anémochorie et la dispersion non assistée (barochorie et autochorie). En fonction des modes de dispersion, les espèces partagent certains attributs communs. Chez les espèces zoochores, la morphologie des fruits varie selon les animaux impliqués dans la dispersion (Charles-Dominique, 2003). Selon le comportement de ces derniers, les graines sont consommées en même temps que les fruits (endozoochorie) ou transportées puis relâchées dans le milieu (synzoochorie). Chez les espèces anémochores, les arbres atteignent le plus souvent des hauteurs importantes (Leishman et al., 1995; Westoby et al., 1992) et la morphologie des diaspores leur assure une bonne portance dans l'air (Greene et Johnson, 1994; Nathan et al., 1999). Ces adaptations favorisent la dispersion par le vent (Westoby et al., 1992). Chez les espèces barochores, les fruits tombant au pied des semenciers sont en général non charnus et à grosses graines (Sabatier, 1983). Les espèces autochores, elles, sont dotées de mécanismes de déhiscence particuliers qui favorisent la projection des graines dans le milieu lors de l'ouverture des fruits. Ces associations récurrentes de traits co-sélectionnés sont désignées comme des *syndromes* (Lavorel et al., 1997), ici des syndromes de dispersion (Kelly, 1995; Galindo-Gonzalez et al., 2000). Dans la suite, nous parlerons uniquement des modes de dispersion, en gardant à l'esprit la diversité des syndromes, liée à la zoochorie notamment (Charles-Dominique, 2003).

Dispersion et pluies de graines

Selon les modes de dispersion, les pluies de graines²² engendrées sont variables à la fois en ce qui concerne les distances atteintes et le mode d'agrégation résultant. En forêt tropicale humide, les espèces zoochores ont les distances de dispersion les plus élevées. Celles-ci sont toutefois très variables selon les disperseurs et leur comportement (Howe, 1981; Charles-Dominique, 2001; Julien-Laferrière, 2001; Julliot, 2001; Wehncke et al., 2003; Howe et Miriti, 2004). Les distances de dispersion maximales peuvent varier de quelques mètres chez les fourmis, à plusieurs kilomètres dans le cas de gros disperseurs comme les tapirs (Fragoso, 1997) ou certaines chauves-souris (Lobova et al., 2003). Chez les singes, l'organisation sociale, la taille des groupes, les habitudes alimentaires ou la fréquentation de sites reposoirs conditionnent la répartition des graines dispersées (Wehncke et al., 2003; Russo et Augspurger, 2004).

Dans un milieu fermé comme la forêt tropicale, la dispersion par le vent (anémochorie) est en général moins efficace que la zoochorie (Hughes et al., 1994). De même,

²²La pluie de graines est la répartition spatiale produite par la dispersion des diaspores dans le milieu, à partir d'un individu (*seed shadow*, Janzen, 1971) ou d'une population (*seed rain*, Nathan et Muller-Landau, 2000)

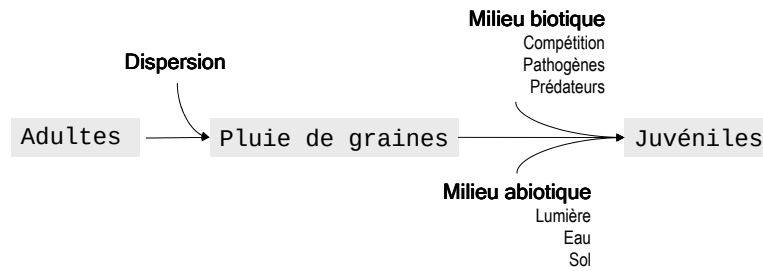


FIG. 4. Schéma des liens entre les répartitions des stades adulte, graine et juvénile. Les graines issues de la dispersion à partir des adultes sont soumises aux composantes du milieu, biotiques et abiotiques, qui agissent comme des filtres sur la pluie de graines initiale. Adapté d'après Schupp et Fuentes (1995)

chez les espèces à dispersion non assistée, les adultes dispersent leurs diaspores principalement sous leur houppier et au maximum à quelques largeurs de houppier pour les plus efficaces (par exemple 45 m chez *Hura crepitans*, Euphorbiaceae, Swaine et Beer, 1977). La dispersion en plusieurs étapes est également possible. Ainsi, la dispersion secondaire par les Rongeurs (rhodontochorie) augmente les distances de dispersion, en particulier chez les espèces barochores (Forget, 1988, 1992) ou ornithochores (dispersées par les Oiseaux, e.g. Wenny, 1999). Les graines sont souvent cachées et peuvent ainsi échapper aux pathogènes ou à la prédation par d'autres animaux (*scatter-hoarding*, Forget, 1990).

La pluie de graines issue de la dispersion influence les étapes suivantes de la régénération (Howe, 2000) (figure 2). Selon Howe (1989), la dispersion des graines dans le milieu, conduit à une pluie de graines agrégée ou au contraire plutôt régulière, ce qui conditionne le recrutement des stades ultérieurs. Les *leks*, ou regroupements de mâles attirant les femelles chez les Oiseaux conduisent à des concentrations locales de graines (par exemple, chez le Coq de Roche, *Rupicola rupicola*, Erard et al., 1989). Une telle dispersion de graines en « paquets » peut conduire à une agrégation dans les stades ultérieurs (Russo et Augspurger, 2004).

Après dispersion, les graines puis les plantules sont soumises à des filtres de mortalité dus aux prédateurs et aux pathogènes (Janzen, 1970; Augspurger et Kelly, 1984; Alcantara et al., 2000). Ces filtres brouillent partiellement le signal de la dispersion dans les stades ultérieurs (Houle, 1995; Clark et al., 1998, 1999). En partie parce que les relations entre dispersion et recrutement dépendent de multiples facteurs (figure 4), les implications des stratégies de dispersion sur la régénération des espèces restent mal connues en forêt tropicale (Schupp et Fuentes, 1995; Howe et Miriti, 2004).

Liaison entre dispersion et recrutement

Plusieurs modèles ont été proposés pour relier la dispersion et le recrutement, dont le plus connu est le *modèle de Janzen-Connell* (Janzen, 1970; Connell, 1971). Ces modèles reposent sur le constat général que les densités de graines dispersées diminuent avec la distance aux arbres parents. Ils diffèrent selon les courbes de survie, supposées

varier en fonction de la distance dans les premiers stades de la régénération (figure 5a). Dans le modèle de Janzen-Connell, la survie augmente avec la distance, de sorte que le recrutement est maximal à distance des parents. Selon Janzen (1970), ce mécanisme favoriserait la coexistence en empêchant la dominance locale d'une espèce. Dans le modèle de Hubbell (1980), la survie augmente également avec la distance. Mais la forte limitation par la dispersion compense l'effet de survie, de telle sorte que le recrutement reste plus important proche des adultes et décroît avec la distance. Ce mécanisme favoriserait la ségrégation des espèces dans l'espace et donc leur coexistence. Nathan et Casagrandi (2004) montrent, de façon formelle, que les différents modèles de recrutement peuvent être prédits en fonction de distances caractéristiques de la dispersion et de la prédation post-dispersion (voir p.19).

Les filtres de mortalité biotiques sont surtout actifs dans les stades précoces de la régénération (graines et plantules). Dans les stades ultérieurs, la survie, et donc le recrutement dépendent davantage de facteurs abiotiques et de la compétition avec le peuplement en place, facteurs essentiels dans la théorie de la niche. Au contraire, dans la théorie neutraliste, la mortalité ultérieure agit comme un filtre aléatoire sur la composition spécifique des jeunes stades (Hubbell et al., 1999). Dans les deux visions toutefois, la présence d'un individu installé renseigne sur l'occurrence d'un évènement de dispersion (arrivée d'une graine) à l'endroit où il se trouve. Même si elle est filtrée, l'information « dispersion » est présente dans sa position particulière dans le peuplement. Dans ce sens, elle est rémanente²³. Dans la théorie neutraliste, cette information est la seule part déterministe du recrutement à un stade donné et donc de la répartition des individus. L'étude des répartitions d'individus installés peut donc renseigner sur le rôle de la dispersion dans le recrutement. La mortalité étant aléatoire, le recrutement d'une espèce est d'autant plus probable que sa densité locale est forte. Cette approche des effets de la dispersion sur le recrutement est qualifiée de *backward* par Wang et Smith (2002), l'approche *forward* consistant à suivre en détail la dispersion et à évaluer ses effets sur le recrutement en suivant l'évolution des différents stades (Wang et Smith, 2002). Dans la théorie de la niche, le recrutement dépend uniquement de conditions locales favorables.

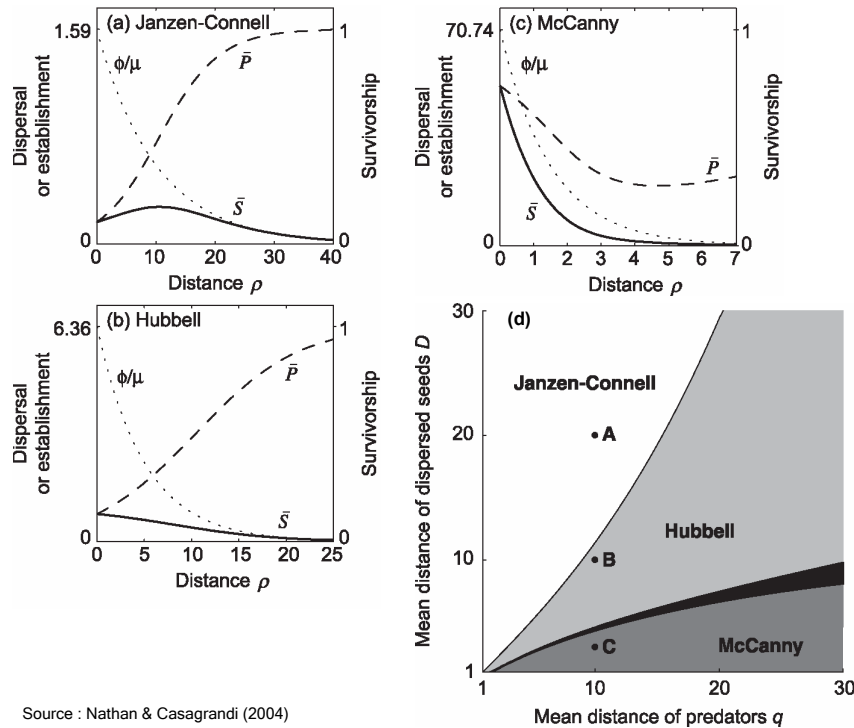
²³C'est vrai chez les végétaux qui vivent fixés, contrairement aux animaux, généralement mobiles (voir Hallé, 2004 pour une comparaison instructive des deux règnes, animal et végétal, sur ce point, et des exemples de végétaux mobiles).

Liaison entre dispersion, survie et établissement, d'après Nathan et Casagrandi (2004)

Nathan et Casagrandi (2004) proposent un modèle mécaniste simple formalisant les relations entre dispersion, survie et établissement des premiers stades de la régénération. La dispersion engendre une pluie de graines, mesurée par la densité locale des graines, $S(\rho, t)$, où ρ est la distance au pied-mère et t le temps. Après dispersion, les graines connaissent une mortalité causée par des prédateurs et une mortalité due à d'autres facteurs, à un taux, μ , supposé constant. Le flux de graines à une distance fixée, $\frac{\partial S}{\partial t}$, est calculé à partir des hypothèses suivantes :

- la dispersion des graines suit une courbe de densité Φ , exponentielle décroissante avec la distance selon un facteur d'échelle D ,
- le nombre de prédateurs décroît avec la distance à la source de graines, avec une distance caractéristique q ,
- l'activité des prédateurs dépend de la densité de graines dispersées, selon une relation connue.

La courbe d'établissement, $\bar{S}(\rho)$, c'est-à-dire la courbe de densité des individus vivants après prédation, est prédite à l'équilibre ($\frac{\partial S}{\partial t} = 0$). Les auteurs montrent que différentes courbes d'établissement peuvent être prédites en fonction des valeurs relatives des échelles de la dispersion D , et de la prédation q , toutes choses égales par ailleurs (figure 5a,b,c). L'approche développée par Nathan et Casagrandi (2004) est une formalisation simple d'hypothèses mettant en relation dispersion et mortalité post-dispersion.



Source : Nathan & Casagrandi (2004)

FIG. 5. Combinaisons particulières des courbes de dispersion, ϕ/μ (dispersal, courbe pointillée), de survie, $\bar{P}=\mu\bar{S}/\Phi$, (survivorship, courbe tiretée), et d'établissement, $\bar{S}$ (establishment, courbe pleine), dans les modèles de recrutement de : (a) Janzen-Connell, (b) Hubbell, (c) McCanny, selon l'approche de Nathan et Casagrandi (2004), et (d) modèle de recrutement prédit, parmi les trois précédents, en fonction des paramètres d'échelle de la dispersion (D) et de la prédation (q), les autres paramètres étant fixés. Les zones en noir sont des zones de transition. Figures extraites de Nathan et Casagrandi (2004)

4 Questions, hypothèses et méthodologie

L'objectif général du travail présenté dans ce mémoire est d'étudier le déterminisme de la coexistence d'espèces d'arbres en forêt tropicale humide, et en particulier celui du recrutement. Comme nous l'avons vu dans les parties précédentes, deux mécanismes majeurs sont supposés agir sur ce processus, et ainsi contrôler les répartitions spatiales des espèces à l'échelle locale : la compétition interspécifique et la limitation par la dispersion. L'importance relative de ces deux processus dans la coexistence des espèces en forêt tropicale est cependant peu connue. A Paracou, le site de notre étude, [Molino et Sabatier \(2001\)](#) ont conforté la théorie de la niche en validant l'hypothèse des perturbations intermédiaires. Sur Barro Colorado Island, au contraire, la communauté ne semble pas structurée par les perturbations mais par la dispersion limitée, d'après [Hubbell et al. \(1999\)](#).

Parmi les causes de divergence possibles, la diversité des stratégies représentées au sein des peuplements en est une plausible ([Molino et Sabatier, 2001](#); [Sheil et Burslem, 2003](#)). Au Guyana, les communautés les plus diverses étudiées par [Ter Steege et Hammond \(2001\)](#) sont caractérisées par des attributs liés à la colonisation et à la croissance proches de celles des pionnières. Au Costa Rica, [Chazdon et al. \(2003\)](#) montrent que les traits liés à la reproduction diffèrent entre les forêts matures et les forêts secondaires. Cependant, les implications de ces différences sur le recrutement des espèces restent inconnues. Nous formulons alors la proposition suivante : les deux mécanismes importants dans le recrutement sont à l'oeuvre au sein des communautés à l'échelle locale, mais leur importance relative dépend de la diversité des stratégies en présence.

De cette proposition découlent les questions de recherche abordées par ce travail :

- Est-ce que le recrutement d'espèces non-pionnières dépend de la dispersion et de conditions de milieu particulières ?
- Est-ce que l'importance relative des deux mécanismes dépend des caractéristiques biologiques des espèces ?

Les deux mécanismes sont bien connus chez les espèces pionnières ([Dalling et al., 1998a](#); [Kobe, 1999](#)). De façon générale, ils sont reconnus comme importants sur le plan empirique ([Brokaw et Busing, 2000](#)). Par ailleurs, ils peuvent engendrer le même type de répartitions spatiales dans les modèles de communauté ([Chave et al., 2002](#)). Il ne s'agit donc pas d'invalider l'importance de l'un ou l'autre des deux mécanismes, mais d'évaluer leur influence conjointe dans la régénération *in situ*. Par ailleurs, s'ils sont reconnus comme importants, ils sont rarement pris en compte simultanément à des stades de régénération installés²⁴.

L'hypothèse de travail principale, le modèle écologique (selon [Austin, 2002](#)) de cette étude, est que le recrutement des espèces non-pionnières de la communauté étudiée dépend à la fois de la dispersion à partir des arbres adultes, et des conditions du

²⁴On peut citer [Dalling et al. \(1998a\)](#) pour une étude sur des espèces pionnières, [Barot \(1999\)](#) en Côte d'Ivoire sur un Palmier de savane, [Svenning \(2001\)](#) sur des Palmiers de forêt tropicale et l'étude de [Gilbert et Lechowicz \(2004\)](#) en forêt tempérée.

milieu selon la stratégie propre à chaque espèce en termes de tolérance à l'ombre et de dispersion. Pour tester cette hypothèse, un ensemble d'espèces non-pionnières est étudié au sein de la communauté d'arbres de Paracou. Elles sont sélectionnées en fonction de leur mode de dispersion et de leur tolérance à l'ombre. Cette dernière est connue *a priori* par l'appartenance à des groupes issus de classifications d'espèces dans la communauté locale. En conséquence, l'hypothèse principale se décline en deux sous-hypothèses écologiques :

- Le recrutement est d'autant plus limité par la dispersion que l'espèce a un mode de dispersion peu efficace, suivant le classement : non-assisté < anémochore < zoochore.
- Le recrutement est d'autant plus limité par la compétition pour la lumière que l'espèce est héliophile.

Le modèle écologique proposé est complété par l'hypothèse selon laquelle la compétition pour la lumière dépend des conditions de la structure actuelle du peuplement, et a pu varier en fonction de la perturbation passée. Par ailleurs, si la lumière est la ressource la plus critique en forêt tropicale humide (Whitmore, 1996), les ressources en eau du sol n'en exercent pas moins de fortes contraintes sur le recrutement des espèces (Clark et Clark, 1998; Harms et al., 2001). En conséquence, elles présentent souvent des habitats préférentiels en fonction du régime hydrique des sols (Collinet, 1997; Webb et Peart, 2000; Debski, 2002; Plotkin et al., 2002; Phillips et al., 2003). Cette variabilité est prise en compte dans le modèle écologique à travers la description du milieu physique.

Les répartitions spatiales d'espèces renseignent sur les processus biologiques dont elles sont issues (Austin, 2002). Concernant les juvéniles d'espèces d'arbres, elles fournissent une image instantanée du recrutement à un stade précoce de la régénération. Nous formulons l'hypothèse selon laquelle l'étude synchronique de la répartition spatiale de juvéniles installés permet d'étudier le déterminisme du recrutement. Cette proposition définit en partie le modèle de données (*data model*, Austin, 2002) de cette étude, c'est-à-dire la façon dont le modèle écologique est décrit *in situ*.

Le modèle de données concerne également la description des conditions de milieu dans lesquelles sont étudiées les répartitions spatiales. La tolérance à l'ombre peut varier de façon fine, en particulier si ne sont considérées que des espèces non-pionnières (Svenning, 2000; Montgomery et Chazdon, 2002). Chez ces espèces, la description subjective du milieu ou la dichotomie « trouée/non-trouée » sont insuffisantes pour mettre en évidence les relations éventuelles avec les conditions du milieu (Lieberman et al., 1995). Cette mise en évidence nécessite une description fine de leur environnement (Svenning, 2000; Montgomery et Chazdon, 2002). Dans le travail présenté, le milieu est décrit à la fois en termes d'habitats et de milieux contrastés, et de façon continue. Cette description sera basée sur la construction de variables *indirectes* (Guisan et Zimmermann, 2000) utilisées comme indicateurs de l'hétérogénéité du milieu.

Les répartitions spatiales de juvéniles sont étudiées à une échelle locale. Les distances concernées s'échelonnent de quelques mètres à la centaine de mètres. Elle est

abordée à deux niveaux d'échantillonnage statistique, soit au niveau individuel par la position des individus dans l'espace, soit à un niveau agrégé par la densité locale au sein de placettes d'inventaire. L'étude est réalisée sur quatre parcelles du dispositif expérimental de recherche en dynamique forestière à Paracou, en Guyane Française. Sur ce site, initié en 1984 par le Département Forêts du CIRAD²⁵, les parcelles ont subi des traitements sylvicoles entre 1986 et 1988. D'intensité variable, ils ont induit une perturbation majeure par rapport au régime de perturbation naturel. L'étude de la régénération dans ces conditions présente un double intérêt. D'une part, les traitements ont simulé une exploitation forestière dont l'impact sur la régénération peut être évalué. D'autre part, les traitements ont induit un gradient d'ouverture étendu par rapport aux conditions naturelles. Le recrutement peut donc être abordé dans des conditions contrastées, ce qui facilite a priori la mise en évidence des effets de niche.

5 Structure du mémoire

Ce mémoire comprend une partie principale présentant l'ensemble du travail et une partie annexe contenant les résultats et développements méthodologiques complémentaires, ainsi que les publications rédigées. Le premier chapitre est consacré à une présentation du site expérimental de Paracou, puis à une caractérisation de l'hétérogénéité spatiale de la zone d'étude. Le milieu physique est décrit en fonction de la topographie et des conditions édaphiques selon le drainage des sols. Le milieu biotique est caractérisé par la structure du peuplement arboré inventorié dans les parcelles d'étude (distribution diamétrique et surface terrière), la structure de la canopée et la dynamique locale. Les perturbations, soit induites par les traitements sylvicoles, soit naturelles sont également caractérisées.

Le second chapitre présente les espèces références de cette étude. Le choix des espèces repose sur les résultats d'études antérieures ayant proposé des classifications au sein de la communauté locale. Les espèces retenues sont décrites en fonction des deux axes de différenciation retenus – tolérance à l'ombre et dispersion spatiale – sur la base de traits biologiques.

Les trois chapitres suivants concernent l'analyse détaillée des répartitions spatiales des juvéniles. Le troisième chapitre présente les données d'inventaire utilisées pour l'étude, ainsi qu'une première description des effectifs des populations dans des habitats et milieux contrastés. Le quatrième chapitre est une étude des interactions spatiales entre adultes et juvéniles et de l'effet des traitements sylvicoles sur les répartitions de juvéniles. Le cinquième chapitre vise à prendre en compte à la fois les interactions avec les adultes et les conditions du milieu dans l'analyse des répartitions spatiales. Ces répartitions sont analysées dans une approche de modélisation statistique.

Enfin le dernier chapitre consiste en une discussion des trois modèles conceptuels – écologique, de données et statistique (Austin, 2002) – décrits dans les chapitres précé-

²⁵Centre International de Recherche en Agronomie et Développement

dents. Les implications écologiques des résultats de l'étude sont discutées dans le cadre des théories présentées dans cette introduction. Des perspectives sont envisagées afin de compléter le travail réalisé.

1

Hétérogénéité du milieu physique et du peuplement

1.1	Présentation du site d'étude : Paracou en Guyane française	26
1.1.1	Climat, substrat et faciès forestier	26
1.1.2	Le dispositif expérimental : parcelles et traitements	27
1.2	Topographie et régime hydrique	28
1.2.1	La topographie comme indicateur du régime hydrique	28
1.2.2	Le cas particulier des bas-fonds	31
1.3	Milieu biotique : structure et dynamique du peuplement	33
1.3.1	Structure de la canopée	33
1.3.2	Structure et dynamique du peuplement	35
1.4	Perturbation naturelle et anthropique	38
1.4.1	Deux échelles de description	38
1.4.2	Pistes et dégâts, marqueurs des traitements	39
1.4.3	Indices de perturbation anthropique et naturelle	40
1.4.4	Relations entre variables et redondance	41
1.5	Conclusion	42

LES forêts tropicales humides sont parmi les écosystèmes terrestres les plus hétérogènes (Ricklefs, 1977). L'hétérogénéité d'un milieu est définie comme la variabilité et la complexité de ses propriétés (Li et Reynolds, 1995). Dans ce chapitre, l'hétérogénéité fonctionnelle¹ du milieu prise en compte dans l'étude de la régénération est décrite. Dans une première partie, le site d'étude est décrit dans son ensemble. La deuxième partie du chapitre consiste en une caractérisation du milieu étudié. Le milieu *abiotique* est décrit par la topographie et la présence de bas-fonds. Le milieu *biotique* est limité au peuplement d'arbres des parcelles utilisées pour l'étude. La description du milieu biotique repose sur la caractérisation de la structure de la canopée, de la structure du peuplement, et de sa dynamique à l'échelle locale. La structure de la canopée est examinée « vue d'en dessous² » par photographie hémisphérique. La description de la structure et de la dynamique du peuplement est basée sur la construction de variables locales continues. Ces variables *indirectes* (Guisan et Zimmermann, 2000) sont utilisées comme indicateurs des conditions de milieu et de l'intensité de la compétition exercée par le peuplement en place. Les perturbations, soit liées aux traitements sylvicoles appliqués dans les parcelles, soit liées à la dynamique naturelle du peuplement sont également caractérisées.

1.1 Présentation du site d'étude : Paracou en Guyane française

1.1.1 Climat, substrat et faciès forestier

Le site de Paracou (5°18'N, 52°53'W), situé en bordure de la plaine alluviale guyanaise (voir la présentation de la Guyane, p.167) s'étend sur une zone de collines de faible altitude. Il repose sur la série géologique des schistes Armina (carte p.171). Les précipitations moyennes annuelles à Paracou s'élèvent à 3041 mm. Elles se répartissent selon un rythme à deux saisons (figure 1.1) et la température annuelle moyenne est de 26°C. Le site est établi dans une forêt de type *terra firme* du faciès *Caesalpinaceae* (Sabatier et Prevost, 1989), majoritairement sur sols ferralitiques³. Elle est dominée par les genres *Eperua*, *Swartzia*, *Dicorynia*, *Vouacapoua*, (*Caesalpinaceae*), *Lecythis*, *Eschweilera* (*Lecythidaceae*), *Licania*, et *Couepia* (*Chrysobalanaceae*) (Gourlet-Fleury et al., 2004a).

¹L'hétérogénéité *fonctionnelle* fait référence aux propriétés du milieu considérées comme importantes *a priori* dans le succès de la régénération, par opposition à l'hétérogénéité *structurale* définie de façon absolue (Li et Reynolds, 1995; Gomez et al., 2004).

²La caractérisation de la structure de la canopée « vue de dessus », par télémétrie satellitaire, a été abordée et a fourni des résultats préliminaires présentés dans l'annexe A.3.

³Les sols ferralitiques sont des sols argileux, riches en oxydes de fer et d'aluminium fixant les phosphates peu disponibles pour la végétation. Leur fertilité dépend en partie de leur teneur en matière organique. Ils se développent en climat humide sous couvert forestier.

1.1. Présentation du site d'étude : Paracou en Guyane française

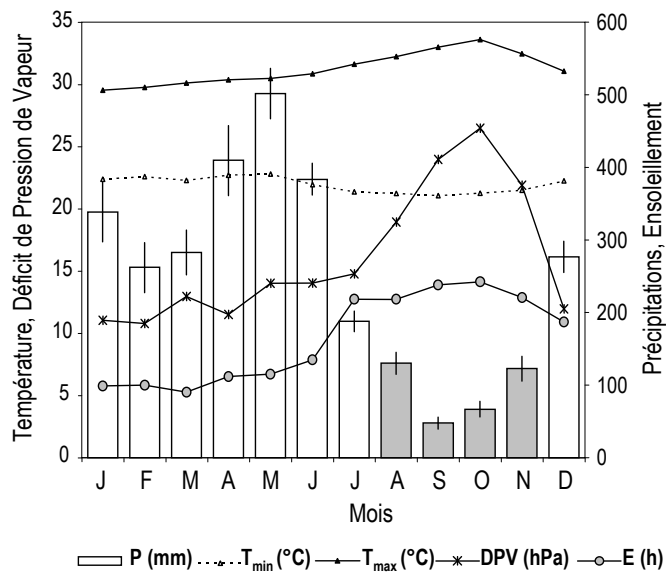


FIG. 1.1. Données climatiques annuelles à Paracou (5° 18'N, 52° 53'W). Précipitations (P) : moyennes et écart-types des valeurs mensuelles sur la période 1979-2001. Mois secs en gris. Les nombres moyens d'heures d'ensoleillement mensuels (E) et les températures moyennes mensuelles (T) ont été enregistrés sur les périodes 1989-1991 et 1995-2001 uniquement, le déficit de pression de vapeur d'eau (DPV) sur la période 1997-1998. Sources : CIRAD-forêt, Service Météorologique de la Guyane, INRA, données de [Sabatier \(1983\)](#); [Loubry \(1994\)](#); [Bonal et al. \(2000\)](#); [Baraloto \(2001\)](#). Extrait de ([Gourlet-Fleury et al., 2004b](#)).

1.1.2 Le dispositif expérimental : parcelles et traitements

Le dispositif d'origine de Paracou consiste en douze parcelles couvrant chacune 9 ha (un carré central de 250 × 250 m et une zone tampon de 25 m de large), délimitées et inventoriées en 1984⁴ (P1 à P12, figure 1.2). Au sein des carrés centraux des parcelles, les arbres de DBH supérieur à 10 cm sont inventoriés, repérés dans l'espace et identifiés au niveau de l'espèce⁵ depuis 1984. Le recrutement dans le peuplement (ici au sens de passage au-dessus du diamètre de précomptage de 10 cm DBH), la croissance et la mortalité ont été mesurés annuellement à partir 1984, puis la croissance a été mesurée sur une base bisannuelle à partir de 1998. Les types de mortalité sont distingués selon qu'il s'agit de chablis, primaires ou secondaires, ou de morts sur pied.

Entre 1986 et 1988, trois types de traitement sylvicole ont été appliqués selon un plan expérimental en trois blocs comprenant chacun une parcelle témoin (contrôle) et trois parcelles perturbées.

Les traitements appliqués aux parcelles ont combiné exploitation sélective et éclaircie par dévitalisation (*poison-girdling*) ([Gourlet-Fleury et al., 2004a](#)) :

- T1 : exploitation sélective d'espèces commerciales pour le bois d'œuvre soit en moyenne 10 arbres.ha⁻¹ de DBH ≥ 50 ou 60 cm,
- T2 : exploitation sélective similaire à T1 + éclaircie par dévitalisation d'arbres d'espèces non commerciales (ENC) de DBH ≥ 40 cm (en moyenne 30 arbres.ha⁻¹),
- T3 : exploitation sélective similaire à T1 + exploitation d'ENC pour le bois d'énergie (en moyenne 30 arbres.ha⁻¹ de DBH entre 40 et 50 cm) + éclaircie par dévitalisation d'arbres d'ENC ≥ 50 cm DBH (en moyenne 20 arbres.ha⁻¹).

⁴Entre 1990 et 1992, trois parcelles de 9 ha (P13 à P15) et une parcelle de 25 ha (P16) ont été ajoutées et laissées à l'état de peuplements témoins (figure 1.2)

⁵La détermination botanique, d'abord limitée aux espèces présentant un intérêt commercial, a été améliorée au cours du temps (voir [Gourlet-Fleury et al., 2004a](#)).

Le traitement par empoisonnement a été retenu comme traitement sylvicole permettant d'augmenter l'ouverture du couvert sans engendrer de dégâts liés à l'abattage. L'effet induit sur les arbres voisins est *a priori* similaire à la mort des arbres sur pied.

L'intensité des traitements a été volontairement choisie supérieure aux conditions d'exploitation en Guyane. Ce choix était justifié par la prévision d'une extension possible du marché local du bois, en termes de volume et de nombre d'espèces exploitées, ainsi que par la volonté de comparer les effets des traitements avec ceux pratiqués dans d'autres pays où la pression d'exploitation est plus forte (Gourlet-Fleury et al., 2004a). Ces conditions de perturbation ont induit des réactions fortes et contrastées sur le peuplement des parcelles (Gourlet-Fleury, 1997).

Le travail présenté dans ce mémoire a concerné le bloc Sud, rassemblant une parcelle dans chacun des traitements (figure 1.2).

1.2 Topographie et régime hydrique

Le régime hydrique du sol est une caractéristique essentielle du biotope des arbres en milieu tropical (Sabatier et al., 1997; Péliissier et al., 2002). Les espèces sont sensibles à l'engorgement des sols par une nappe d'eau dont le régime peut être variable (Couteron et al., 2003). En Guyane, il est fortement relié à la position topographique.

1.2.1 La topographie comme indicateur du régime hydrique

En milieu tropical, le climat chaud et humide conduit à une altération intense des matériaux géologiques. Le drainage intensif provoque la formation de sols à fertilité chimique faible. Cette fertilité est maximale dans les horizons superficiels (0-20 cm) du sol et varie suivant la nature de la roche mère altérée (Freycon et al., 2003). A l'échelle du dispositif de Paracou, les variations majeures de conditions édaphiques sont liées à la présence de loupes de sable blanc et d'engorgement en eau permanent dans les bas-fonds. Le réseau hydrographique est constitué de quelques criques majeures auxquelles s'ajoutent des cours d'eau intermittents actifs à la suite de pluies (figure 1.2).

Des études pédologiques en Guyane ont permis de synthétiser les grands types de régime hydrique en fonction de la position topographique (voir Ferry et al., 2003; Freycon et al., 2003) :

- Le *drainage vertical profond* (DVP) concerne les sols où l'épaisseur de roche altérée, le profil d'altération, est importante. Ceci s'observe principalement sur les plateaux. Le profil ne subit pas d'engorgement en saison des pluies même en profondeur. La réserve en eau utile⁶ est bien développée.
- Le *drainage latéral superficiel* (DLS) se développe principalement le long des *versants* sur un sol peu épais. Une nappe libre peut s'écouler en saison des pluies dans les

⁶Eau du sol disponible pour la végétation en l'absence de précipitation, s'écoulant par gravité, ou retenue par capillarité.

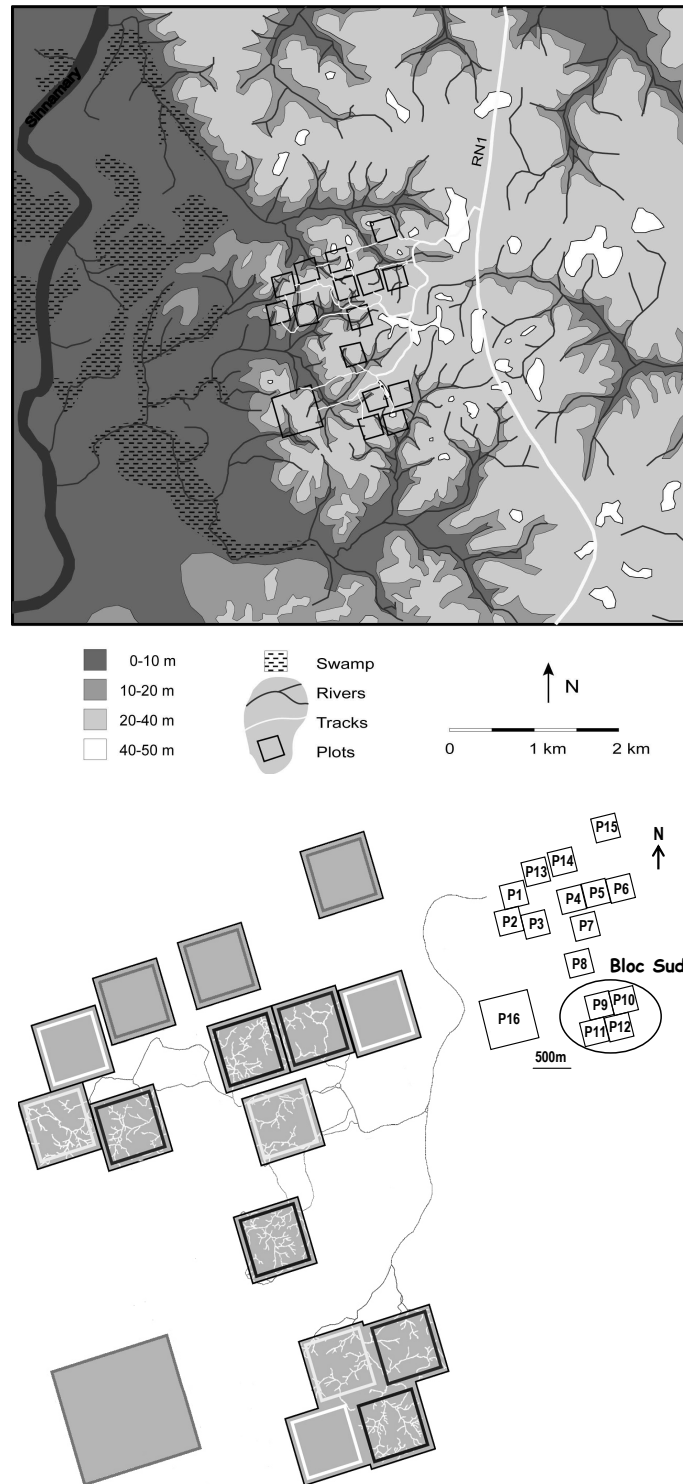


FIG. 1.2. Haut : Carte de la zone de Paracou et des parcelles du dispositif expérimental. A l'Ouest, le fleuve Sinnamary s'écoule vers le Nord (Extrait de [Gourlet-Fleury et al., 2004b](#)). Bas : Carte du dispositif. Les parcelles P1 à P12 font partie du plan expérimental d'origine établi en 1982. Les parcelles P13 à P16 ajoutées en 1990 ont été laissées intactes. Parcelles à l'état de témoin : T0 (P1, P6, P11, P13 à P16). Dans les parcelles traitées, la couleur du carré indique l'intensité du traitement : T1 (P2, P7, P9), T2 (P3, P5, P10), T3 (P4, P8, P12). Les pistes de débarquement sont figurées à l'intérieur des parcelles, ainsi que les voies d'accès aux parcelles.

horizons superficiels. La réserve d'eau utile en saison sèche est faible ou nulle, et la saisonnalité très marquée dans ce type de fonctionnement.

- Le *système hydromorphe des bas-fonds* est présent dans les talwegs subissant un engorgement permanent. Il est caractérisé par une nappe phréatique dont le toit ne descend pas sous un mètre de profondeur. La disponibilité de l'eau n'est pas limitante dans ces conditions mais l'engorgement peut entraîner un stress anoxique.

A Paracou, le type DLS est le plus fréquent. Aux trois types principaux s'ajoutent des types nuancés, de transition ou liés à des conditions très locales (Ferry et al., 2003). Le *système hydromorphe amont* correspond aux transitions entre les deux systèmes DVP et DSL dans le cas d'un plateau à pente faible. Le profil pédologique est peu épais et souvent engorgé en saison des pluies. Le *système hydromorphe des bas de versant* correspond aux transitions entre DLS et bas-fonds. La saisonnalité y est plus marquée que dans les bas-fonds, et l'eau utile plus abondante que dans le cas du DLS. Le *drainage vertical bloqué* (DVB) est lié à la présence d'un horizon imperméable bloquant le drainage en profondeur, par exemple un horizon d'altération microporeux ou une cuirasse latéritique ancienne (<2 m) (Ferry et al., 2003). Le *drainage latéral profond* (DLP) peut avoir lieu sur sols très perméables, par exemple dans le cas des sables blancs⁷.

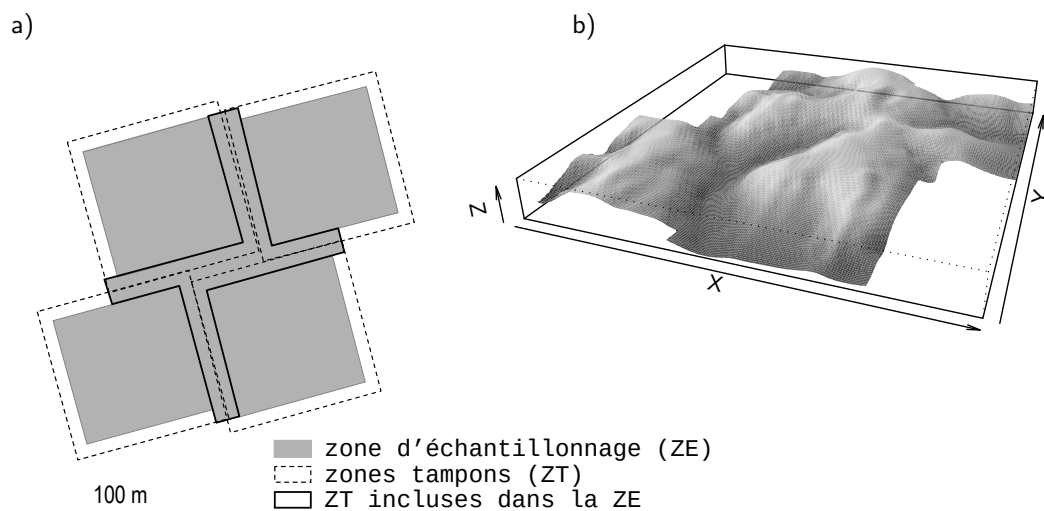


FIG. 1.3. a) Carte du bloc Sud. La zone d'échantillonnage des populations (ZE) couvre quatre parcelles, mais n'inclut pas toutes les zones tampons (ZT). b) Modèle numérique de terrain (MNT) du bloc Sud. L'axe Y est orienté selon une direction N-S.

⁷Les sables blancs constituent l'étape ultime d'évolution des sols sur roche cristalline en Guyane après déferrugineisation (perte du fer) et podzolisation (destruction des argiles et complexation de l'aluminium et du fer par la matière organique). Ils sont formés de quartz quasi pur.

La topographie des parcelles a été établie lors de la mise en place du dispositif. Des relevés réguliers à l'intérieur des parcelles ont permis de réaliser une cartographie relative, l'altitude minimale étant 0 dans chacune des parcelles. Des relevés en bordure des parcelles, effectués au GPS, ont servi à les référencer géographiquement et à déterminer leur altitude absolue. Dans le cadre de notre étude, la topographie du bloc Sud a été étendue aux zones tampons (figure 1.3a). Les courbes de niveau équidistantes de 2,5 mètres en altitude ont pu être reliées entre parcelles. Ces informations mises en forme sous SIG ont ensuite permis d'interpoler l'altitude et de calculer les pentes à l'intérieur de la zone complète sur une grille régulière de maille 2,5 m. Le modèle numérique de terrain obtenu (figure 1.3b) permet de caractériser les conditions de topographie locale en tout point de la zone d'étude, soit environ 30 ha.

Sur la zone étudiée, l'altitude (Ele⁸) varie entre 10 et 43 mètres pour une moyenne de 25 mètres. Les pentes (Slo) s'échelonnent entre 0 et 34° : <5° pour 15% de la surface (deux zones de plateau autour de 15 et 37 mètres d'altitude), 34% pour la classe [5 – 10[°, 47% pour la classe [10 – 20[° et 4% pour les pentes ≥ 20°. Au centre de la zone d'échantillonnage, une zone basse est parcourue par un bas-fond majeur (figure 1.3b). Des bas-fonds d'extension plus faible sont présents en bordure des parcelles.

1.2.2 Le cas particulier des bas-fonds

Les bas-fonds constituent un habitat particulier le long des talwegs, caractérisé par la saturation en eau des horizons superficiels du sol (*water-logging*). Les sols des bas-fonds sont hydromorphes. Ces zones présentent des compositions floristiques particulières (Couteron et al., 2003; Gourlet-Fleury et al., 2004b). Par exemple le Palmier wasaï, *Euterpe oleracea* (Arecaceae), est commun et peut être dominant dans les zones inondées. L'Anansi, *Rapatea paludosa* (Rapateaceae), est également caractéristique de cet habitat. Cette espèce est présente lorsque la nappe phréatique affleure à la surface du sol. Dans les bas-fonds, le peuplement est moins dense que sur les plateaux (Collinet, 1997), et présente un turn-over élevé. L'engorgement des horizons de surface assure un accès constant à l'eau, mais la saturation du milieu en eau diminue la disponibilité de l'oxygène pour la respiration racinaire et induit un stress anoxique. Ce stress est une contrainte forte à l'installation des jeunes stades des espèces arborées. De plus, l'engorgement en eau limite l'enracinement en profondeur (Freycon et al., 2003) et favorise le déracinement lors des chablis (Durrieu de Madron, 1994).



FIG. 1.4.
*Euterpe
oleracea*

⁸Les variables définies dans ce chapitre sont résumées en annexe (tableau p.192). Pour conserver l'homogénéité des noms utilisés dans les publications en annexe (B.2, et B.3), elles sont nommées selon une abréviation du nom anglais.

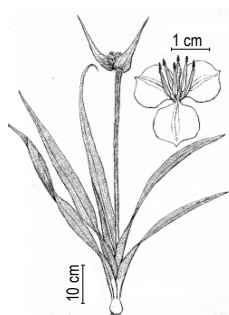


FIG. 1.5. *Rapatea paludosa*

La cartographie des bas-fonds de Paracou est le résultat de plusieurs campagnes de mesure dans les carrés centraux des parcelles (Gourlet-Fleury et al., 2004a). La profondeur du toit de la nappe phréatique a été mesurée à l'aide d'une tarière pendant la saison sèche. Dans les zones de talweg et de transition avec les versants voisins, les mesures ont été faites au pied des arbres inventoriés dans les parcelles. Une classe de *profondeur de nappe en saison sèche* (PNSS) a été attribuée à chaque point de mesure, suivant le code : 1 $\leftrightarrow$ [0 – 10] cm, 2 $\leftrightarrow$ [10 – 60] cm, 3 $\leftrightarrow$ [60 – 100] cm, 4 $\leftrightarrow$ >100 cm. Dans les zones de plateau, la classe a été fixée à 4. A Paracou, les bas-fonds sont définis comme des zones où la profondeur de la nappe phréatique en saison sèche (PNSS) est inférieure à 1 mètre.

Dans le cadre de notre travail, la cartographie de la PNSS a été étendue aux zones tampons de la zone d'étude (figure 1.3a), selon la méthodologie utilisée dans les carrés centraux⁹. Ce complément d'information, traité sous SIG, a permis la réalisation d'une carte des bas-fonds couvrant l'ensemble de la zone d'étude.

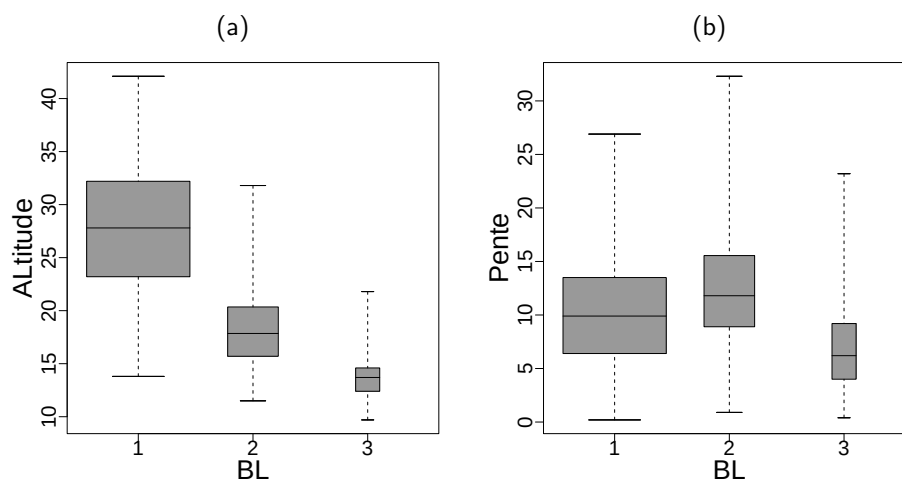


FIG. 1.6. Altitude (mètres) et pente (degrés) locales dans les habitats définis relativement à la distance aux bas-fonds, d'après le MNT (figure 1.3) : 1, hors bas-fonds, 2, zone de transition, 3, bas-fonds. La largeur des boîtes est proportionnelle à la surface des zones concernées.

L'influence de l'engorgement en eau peut s'étendre en dehors des bas-fonds (cas du système hydromorphe de bas de versant par exemple). Par ailleurs, la présence de talwegs mineurs associés n'a pas été prise en compte par la méthode de mesure de la PNSS. Afin de prendre en compte une zone d'influence autour des bas-fonds et les criques mineures, une zone *de transition* a été définie pour notre étude, de largeur 20 m le long des bas-fonds et 10 m le long des criques mineures. Les trois zones (bas-fonds, zone de transition et hors bas-fonds) définissent trois types d'habitat différents. Ils correspondent aux modalités d'une variable catégorielle (BL) utilisée au chapitre 3

⁹Travail réalisé dans le cadre du module « Forêt Tropicale Humide » de l'ENGREF (Kourou, Guyane française, 2003)

pour positionner les arbres par rapport aux bas-fonds.

Selon la définition retenue, les bas-fonds représentent 5% de la surface d'étude. La zone de transition représente 15% de cette surface. Dans les carrés centraux, les pourcentages sont les suivants : P9 2% pour les bas-fonds (20% pour la zone de transition), P10 6% (23%), P11 6% (22%), P12 2% (10%). L'altitude est relativement homogène et faible dans les bas-fonds (figure 1.6a), augmente dans la zone de transition et les zones hors bas-fonds bien drainées. Ces zones sont toutefois présentes à des altitudes variables. La pente est plus variable au sein des habitats, notamment dans la zone de transition, et entre habitats (figure 1.6b).

1.3 Milieu biotique : structure et dynamique du peuplement

Notre étude de l'influence du milieu biotique sur les juvéniles repose sur trois hypothèses de travail :

1. la structure de la canopée contrôle la disponibilité de la lumière en sous-bois, facteur limitant pour l'installation des juvéniles,
2. la structure du peuplement de DBH supérieur à 10 cm indique le niveau de compétition interspécifique, auquel les juvéniles sont sensibles *a priori*,
3. la dynamique locale du peuplement indique le niveau de compétition passée, ayant influencé l'installation des juvéniles *a priori*.

1.3.1 Structure de la canopée

Les conditions locales d'éclairement sont très hétérogènes en sous-bois (Nicotra et al., 1999; Baraloto, 2001). Diverses méthodes sont couramment utilisées pour évaluer cette variabilité : classification des sites en « trouée/non-trouée » (*gap/non-gap*, Hubbell et al., 1999), indice d'éclairement des couronnes, indice de Dawkins (Clark et Clark, 1992; Lieberman et al., 1995), projection d'ellipses et mesure de taille de trouées (Brown et al., 2000), papier photo-sensible (Englund et al., 2000; Baraloto, 2001), densiomètre (Ferment et al., 2001), photographie hémisphérique (Fraver et al., 1998; Walter et Torquebiau, 2000; Webb et Peart, 2000; Poorter et Arets, 2003), mesure instantanée de l'énergie lumineuse (Cournac et al., 2002).

La photographie hémisphérique, méthode que nous avons utilisée, permet une approche quantitative et relativement aisée de la ressource lumineuse en sous-bois. La méthode consiste à capturer une image du couvert végétal au-dessus d'un point focal, à l'aide d'un objectif grand angle (180°, figure 1.7). Le traitement numérique des photographies permet ensuite de caractériser la structure de la canopée, la durée des taches solaires (*sunflecks*) ou encore l'énergie lumineuse incidente.

- La structure de la canopée est généralement décrite par la répartition des trouées (zones de ciel visible) dans le couvert photographié (figure 1.7). L'ouverture totale de la canopée (*canopy openness*) estime la fraction de ciel visible dans un

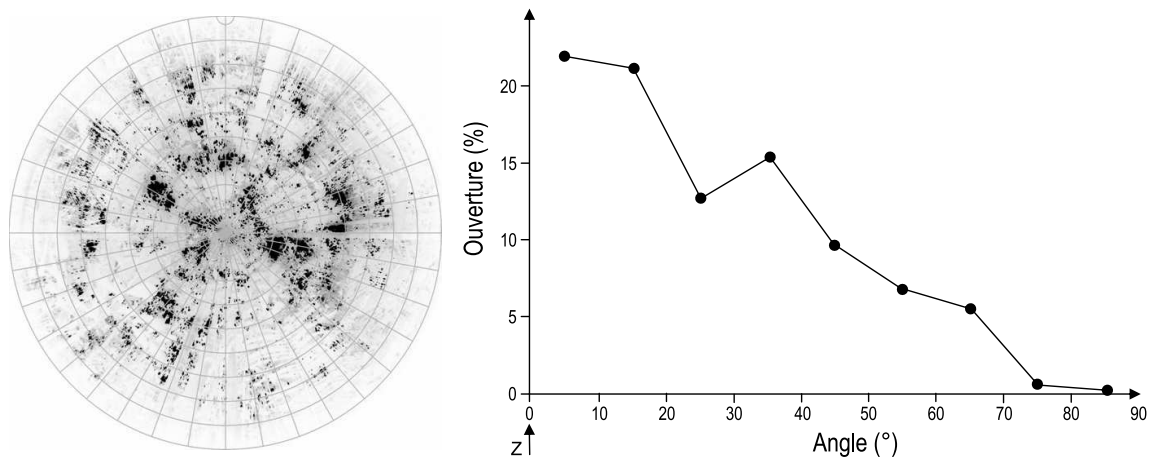


FIG. 1.7. Gauche : Photographie hémisphérique en négatif noir et blanc. La végétation apparaît en blanc, et le ciel (trouées) en noir. La demi-sphère photographiée est divisée en secteurs de $10 \times 10^\circ$. Droite : Distribution des pourcentages d'ouverture de la canopée en fonction de l'angle mesuré par rapport au zénith (Z) au centre de la photographie (obtenu avec le logiciel Gap Light Analyser GLA2.0 Frazer *et al.*, 1999).

angle de 180° , mesuré à partir du zénith. Elle est relative à la hauteur du point de mesure dans le sens où elle intègre les strates intermédiaires jusqu'à la canopée. L'estimation de la surface occupée par la végétation, projetée au sol (*Plant Area Index*, PAI, en $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) complète cette description. Le PAI est un indice d'encombrement de l'espace par la végétation et intègre les feuilles, les branches et les troncs visibles à partir du point de mesure.

- La durée des taches solaires est déterminée grâce au calcul de la trajectoire du soleil dans la scène photographiée, à partir de la localisation géographique de la mesure.
- L'estimation du rayonnement, plus délicate, repose sur trois éléments (Frazer *et al.*, 1999) : (1) la trajectoire du soleil dans la scène photographiée, (2) les paramètres climatiques de la zone de mesure, en particulier la couverture nuageuse (nébulosité), (3) des modèles radiatifs estimant le rayonnement transmis, diffus, et réfléchi sous le couvert végétal.

Les approches basées sur les taches ou le rayonnement mesurent une durée ou une énergie de façon absolue. Ces mesures peuvent ensuite être reliées à une vitesse de photosynthèse par exemple. Elles sont cependant délicates, compte-tenu des données et hypothèses nécessaires à leur obtention. Dans le cas présent, seule la structure du couvert a été caractérisée. Les variables de

	CO_{20} (%)	CO_{50} (%)	PAI ($\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$)
minimum	1.5	4.1	2.7
médiane	11.8	9.9	3.4
moyenne	12.5	10.2	3.4
maximum	41.6	20.8	4.6

TAB. 1.1. Résumé des variables de structure de la canopée mesurées en 259 points, échantillonnés dans la parcelle témoin (T0, $n = 81$) et deux parcelles traitées (T1, $n = 81$ et T3, $n = 97$).

structure obtenues ont été utilisées comme indicateurs relatifs (entre sites) de l'ouverture du milieu. La structure de la canopée a été décrite dans la parcelle témoin (T0, $n = 81$ points et deux parcelles traitées (T1, $n = 81$, et T3, $n = 97$). Cette descrip-

tion était initialement basée sur l'ouverture totale de la canopée, l'indice PAI et sur les profils d'ouverture en fonction de l'angle zénital (figure 1.7). Trois variables ont finalement été retenues afin de limiter les corrélations, et la redondance d'information dans la caractérisation de la canopée : deux indices d'ouverture, selon des angles solides de 20 et 50° (CO₂₀ et CO₅₀), et l'indice PAI (utilisées dans la publication en annexe B.2).

L'angle de 20° permet d'apprécier la lumière « verticale » au-dessus du point de mesure, tandis que l'angle de 50° prend en compte une plus grande zone d'ouverture.

Le tableau 1.1 résume les valeurs des variables de structure issues de l'analyse des photos hémisphériques. Les variables montrent des hétérogénéités différentes. La mesure de l'ouverture dans l'angle faible à 20° est plus hétérogène que dans l'angle à 50°. La variable CO₂₀ rend compte de conditions d'éclairement plus contrastées que la variable CO₅₀. La variable PAI, en revanche, présente une variabilité plus faible et est donc moins discriminante vis-à-vis des conditions du milieu.

1.3.2 Structure et dynamique du peuplement

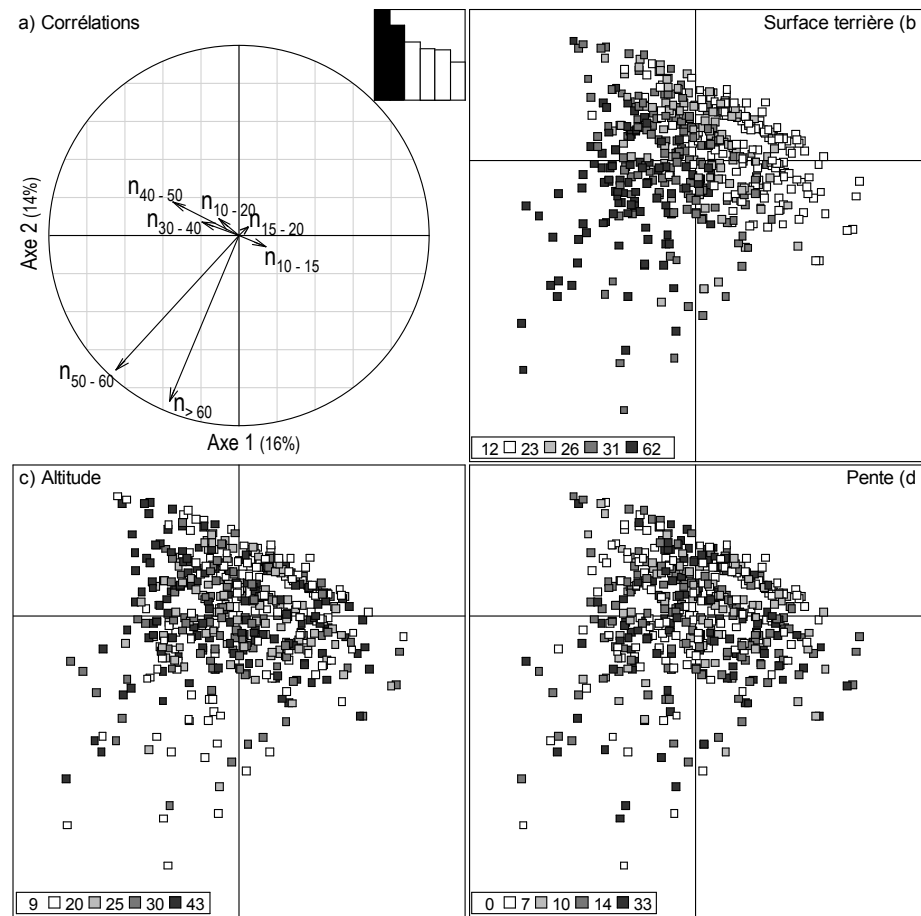
Echantillonnage et périodes de calcul

La description du peuplement a été réalisée à partir de la construction d'indices locaux basés sur le suivi du peuplement des parcelles. Nous avons caractérisé la structure du peuplement à partir de la campagne d'inventaire de 2002. La dynamique a été caractérisée sur la période post-traitement (1989–2002). Les variables ont été calculées sur des placettes circulaires de rayon 20 m, centrées sur une grille régulière de 10 × 10 m à l'intérieur des quatre parcelles d'étude (carrés centraux). Les disques sont donc partiellement chevauchants. Ce choix a permis de prendre en compte une surface d'influence autour des placettes utilisées dans l'étude de la densité locale des juvéniles au chapitre 5. Cet échantillonnage correspond à l'approche développée dans la publication en annexe B.3 (p.264).

Distribution diamétrique et surface terrière

La distribution diamétrique d'un peuplement intègre à la fois sa composition spécifique et sa dynamique. Elle fournit une information synthétique sur son fonctionnement local suivant l'abondance des gros et des petits diamètres. Parallèlement, la surface terrière estime l'encombrement de l'espace par la biomasse arborée. Cette variable, ou le nombre d'arbres correspondant, sont classiquement utilisés comme indices de compétition, en particulier dans la modélisation de la croissance ou de la mortalité (Gourlet-Fleury, 1998; Gourlet-Fleury et Houllier, 2000; Hubbell et al., 2001; Uriarte et al., 2004). De nombreuses variantes de ces indices ont été élaborées, pour tenir compte de l'asymétrie de la compétition par exemple. Elles peuvent ne prendre en compte que la contribution d'arbres voisins dont la taille est supérieure à celle d'un arbre focal par exemple. Dans le cas présent, la surface terrière totale (G_{tot}) est retenue comme indice

FIG. 1.8. Analyse des distributions diamétriques par AFC sur placettes de rayon 20 m. a) Cercle de corrélation des classes avec les deux premiers axes expliquant chacun 16% et 14% de l'inertie totale, et histogramme des valeurs propres de l'analyse. b à d : projection de 500 placettes issues d'un tirage aléatoire parmi les 2500 de l'analyse dans le plan factoriel des deux premiers axes et classification en fonction : b) de la surface terrière totale des placettes, unité : $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$. c) de l'altitude des placettes, unité : m. d) de la pente locale, unité : degré. Les bornes des classes correspondent aux extrema et aux quartiles de la distribution des variables.



de compétition, ainsi que deux scores basés sur l'analyse des distributions diamétriques, **diam1** et **diam2**.

Les distributions diamétriques ont été calculées sur les placettes circulaires de rayon 20 m et traitées par une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). Le tableau utilisé correspond aux effectifs de 7 classes de diamètre (figure 1.8a). Les deux premiers axes de l'AFC, **diam1** et **diam2**, résument 30% de l'information mesurée par l'inertie des distributions. Le premier axe est influencé par les effectifs des classes de fort diamètre (figure 1.8a). Il correspond en partie à un gradient de surface terrière (figure 1.8b). Le deuxième axe est plus difficilement interprétable (figure 1.8a). Les placettes présentent des structures variables le long de cet axe.

Les distributions diamétriques ne montrent pas de tendance claire en fonction de l'altitude ou de la pente locale (figure 1.8c et d). Cette absence de relation indique que la structure du peuplement est peu liée à la topographie. Néanmoins, les placettes contenant les arbres de plus gros diamètre et une surface terrière élevée sont situées sur les zones de plateau (figure 1.8c, quadrant inférieur gauche). Elles correspondent à des placettes situées en parcelle témoin.

Dynamique locale : variation de surface terrière et recrutement

Deux aspects de la dynamique du peuplement ont été caractérisés durant la période post-traitement (1989–2002) : la *variation brute de surface terrière* (dG) et le *recrutement* total dans le peuplement (Recru), au sens de passage au-dessus du diamètre minimal d’inventaire à Paracou (10 cm DBH) et mesuré par la surface terrière cumulée des individus recrutés.

Les valeurs positives de dG indiquent un gain de surface terrière, interprété comme une augmentation de la compétition exercée par le peuplement de DBH supérieur à 10 cm. Une variation négative indique un relâchement de cette compétition. Le recrutement, lui, dépend de la croissance des individus de DBH inférieur à 10 cm et de leur nombre. Suite à une perturbation, il est maximal dans les premiers stades de la succession quand la compétition est encore faible. La variable de recrutement définie indique un niveau de compétition locale cumulé sur la période post-traitement et complète la donnée de dG.

Occurrence de taxons pionniers

Du fait de leur forte dépendance à la lumière, la présence de taxons pionniers dans le peuplement indique une ouverture récente du couvert. Dans leur étude de la diversité floristique des arbres de 2 à 10 cm DBH à Paracou, [Molino et Sabatier \(2001\)](#) ont utilisé le pourcentage de tiges d’espèces pionnières comme marqueur du niveau de perturbation locale passée.

Afin d’affiner la description du peuplement selon une approche similaire, une variable basée sur la surface terrière de taxons pionniers a été construite (notée G_{pio}). Les taxons ont été retenus :

1. en recoupant la liste des taxons identifiés comme pionniers par [Molino et Sabatier \(2001\)](#)¹⁰ avec celle des taxons de Paracou ([Gourlet-Fleury et al., 2004a](#)),
2. en ne retenant que les taxons pionniers de la banque de graines ([Swaine et Whitmore, 1988](#)).

L’examen des courbes de recrutement post-traitement au-dessus de 10 cm DBH a permis d’identifier les taxons les plus réactifs à la perturbation : *Cecropia obtusa*, *Cecropia sciadophylla* (Cecropiaceae), *Miconia spp.* (Melastomataceae), *Palicourea guianensis* (Rubiaceae), *Schefflera morototoni* (Araliaceae).

Les taxons retenus sont présents dans la banque de graines du sol. De ce fait, leur installation dans le peuplement dépend essentiellement d’une ouverture importante du milieu. Ils sont donc relativement peu limités par la dispersion¹¹. Leur présence et leur surface terrière locale, indépendantes de la répartition des semenciers, constituent une première indication de la perturbation passée.

¹⁰<http://www.sciencemag.org/cgi/content/full/294/5547/1702/DC1>

¹¹[Dalling et al. \(2002\)](#) montrent des distances de dispersion maximales de l’ordre de la centaine de mètres

1.4 Perturbation naturelle et anthropique

Deux effets sont manifestes lors d'une perturbation : un effet destructeur de la biomasse locale, et un effet modificateur des conditions locales (Pickett et White, 1985). L'effet destructeur libère de l'espace et initie la succession végétale. L'effet modificateur modifie notamment l'énergie lumineuse disponible pour la végétation. Dans les parcelles étudiées, les perturbations les plus importantes ont eu lieu pendant la période d'application des traitements sylvicoles. Cependant, le régime de perturbation naturelle post-traitement a pu influencer la dynamique des populations. Deux périodes ont été distinguées afin de différencier les perturbations liées aux traitements (1986-1989), du régime de perturbation de la période post-traitement (1989-2002). Suivant leur importance et leur répartition dans le temps, les chablis ont induit des perturbations variables. Ces aspects ont été pris en compte dans la caractérisation de la perturbation. Les mêmes variables ont été utilisées dans la parcelle témoin et dans les parcelles traitées.

1.4.1 Deux échelles de description

Le type de traitement sylvicole est un premier niveau de description à l'échelle des parcelles. Sur le bloc Sud, les quatre modalités de traitement sont représentées : la parcelle 11 est restée à l'état de témoin (T0), les trois autres parcelles (P9, P10, et P12 figure 1.2) ont subi les traitements T1 à T3.

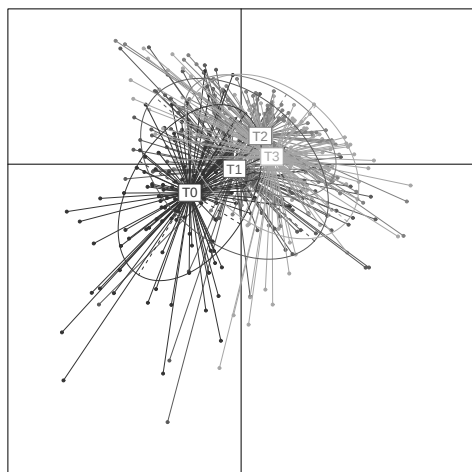


FIG. 1.9. Projection des scores des parcelles dans l'analyse des distributions diamétriques (voir figure 1.8) en fonction du traitement de la parcelle correspondante, de T0 à T3.

La figure 1.9 montre la répartition des distributions diamétriques du peuplement de 2002 en fonction des traitements. Les points sont projetés selon les scores issus de l'analyse des distributions diamétriques (figure 1.8). Des différences apparaissent entre parcelles indiquant l'impact des traitements. Les parcelles traitées présentent toujours un déficit d'effectif dans les classes de diamètre élevé (figure 1.9). Le recouvrement des nuages de points montre cependant des similitudes dans les distributions au sein des différentes parcelles. En particulier, les distributions diamétriques dans les traitements T2 et T3 sont comparables.

La structure du peuplement est donc hétérogène au sein des parcelles. Dans chacune, une zone est restée dans son état initial, même au sein des traitements les plus sévères (Durrieu de Madron, 1994). Pour tenir compte de cette hétérogénéité dans la description du milieu, il est nécessaire de caractériser la perturbation à un niveau local. Cette caractérisation a été réalisée en combinant le traitement

de données sous SIG, et la construction d'indices locaux.

1.4.2 Pistes et dégâts, marqueurs des traitements

Le relevé des pistes de débardage et des zones de dégâts d'abattage renseigne sur les deux types de perturbation causés par les traitements sylvicoles. Ces données proviennent de cartes numérisées disponibles sous SIG :

- Le tracé des pistes de débardage matérialise le passage des engins au moment des traitements. Après le passage des engins, la végétation est détruite, les horizons superficiels du sol sont remués et le couvert végétal au-dessus des pistes est ouvert.
- L'abattage des arbres engendre des trouées dans la canopée et des dégâts dans les zones d'impact. La souche d'un arbre abattu reste en place, à la différence des chablis naturels qui peuvent donner lieu à des buttes de déracinement.

Au moment des traitements, les zones de dégâts ont été délimitées par la position des arbres les plus proches d'arbres abattus et n'ayant pas subi de dommage, et dans les carrés centraux des parcelles uniquement (Schmitt, 1989). Les zones ainsi définies surestiment les surfaces d'ouverture de la canopée proprement dites car leur définition ne tient pas compte de l'étalement latéral des houppiers (Durrieu de Madron, 1994).

Selon le traitement sylvicole appliqué, les surfaces concernées par les pistes et les dégâts d'abattage sont très variables : dans le traitement 3, plus de la moitié (55%) de la parcelle 12 a été perturbée. A partir de la distribution spatiale des pistes et des dégâts, nous avons défini deux variables catégorielles pour positionner les arbres ou les placettes d'inventaire par rapport à ces perturbations : ST (*skid trail*) pour les pistes de débardage, et LD (*logging damage*) dans le cas des dégâts. Afin de tenir compte des effets de bord en lisière des zones perturbées, un tampon de 10 m a été défini pour chacune des variables, qui comptent donc trois modalités chacune : 1 : *témoin*, 2 : *tampon de 10 m*, 3 : *perturbé*.

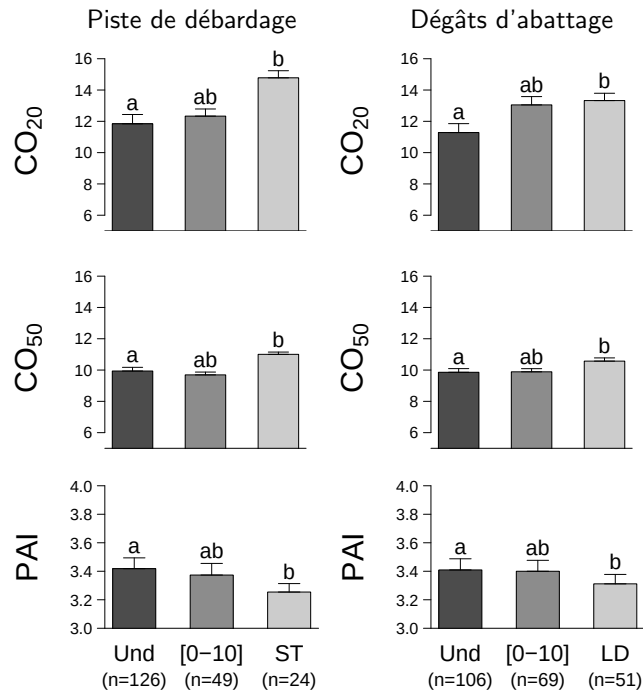
Des différences persistent encore aujourd'hui dans les propriétés de la canopée entre les zones perturbées par les pistes et dégâts et les zones non perturbées (figure 1.10). Les variables de structure CO₂₀ et CO₅₀ ont des valeurs moyennes plus élevées au-dessus des pistes et des zones de dégâts : l'ouverture de la canopée est donc plus importante dans ces zones. Le PAI en revanche est plus faible dans les zones perturbées : l'encombrement total par la végétation y est plus faible.

Les effets de bordure sont différents selon le type de perturbation considéré, bien que les différences soient faibles (non significatives au seuil de 5%, figure 1.10). Dans

Traitement	Pistes (ST)	Dégâts (LD)	Total (ST ∪ LD)
T0 (P11)	0	0	0
T1 (P9)	13	19	31
T2 (P10)	15	25	38
T3 (P12)	21	41	55
BS	12	—	—

TAB. 1.2. Répartition des pistes de débardage (ST) et des dégâts d'abattage (LD) dans les parcelles (carrés centraux uniquement), et à l'échelle du bloc Sud (BS) pour les pistes (en % de la surface totale).

FIG. 1.10. Structure de la canopée en fonction de la position des points d'échantillonnage par rapport aux pistes de débardage (ST pour skid trail), et aux dégâts d'abattage (LD pour logging damage). CO_{20} , CO_{50} : ouverture mesurée dans un angle de 20° , et 50° en %, PAI : Plant Area Index. Und : zone témoin non perturbée, [0 – 10] : tampon de 10 m autour des zones perturbées. Les barres indiquent les moyennes et les lignes les coefficients de variation. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à 5% entre zones (test de comparaisons multiples non paramétrique).



le cas des pistes, la structure de la canopée (au-dessus) du tampon est plus proche de celle de la zone témoin que de la structure au-dessus des pistes. Au contraire, dans le cas des dégâts, la structure de la canopée au-dessus du tampon est plus proche de celle des zones de dégât que de celle de la zone témoin.

1.4.3 Indices de perturbation anthropique et naturelle

La description de la perturbation a été précisée par la construction d'indices locaux. Pour cela, nous avons estimé l'intensité de la perturbation à partir de la mesure de la surface terrière perdue localement, selon une approche semblable à celle de [Molino et Sabatier \(2001\)](#)¹². Les deux types de mortalité principaux recensés sur Paracou ont été distingués :

- les **chablis** (primaires et secondaires confondus), notés M_{tfl} ¹³ pour la période de traitement et M_{tfr} ¹⁴ pour la période post-traitement,
- les **morts sur pied**, notés M_{sdL} ¹⁵ et M_{sdL} ¹⁶.

Pendant la période post-traitement, de 1989 à 2002, la distribution des chablis dans le temps est variable. Plusieurs chablis ont pu avoir lieu à un endroit donné à des dates différentes. La chronologie de ces perturbations peut avoir une incidence sur les répartitions de juvéniles : un chablis ancien peut être colonisé par des espèces sciaphiles,

¹²[Molino et Sabatier \(2001\)](#) utilisent la surface terrière perdue dans des placettes d'échantillonnage de 20×20 m. Les placettes utilisées ici sont circulaires de rayon 20 m.

¹³Mortality by treefall during logging

¹⁴Mortality by treefall during recovery

¹⁵Mortality by standing death during logging

¹⁶Mortality by standing death during recovery

tandis qu'un chablis récent est un site plutôt défavorable à leur installation.

Pour prendre en compte cette hétérogénéité, l'âge moyen des chablis (A_{tf}) et l'écart-type de ces âges (SD_{tf}) ont été calculés dans les placettes circulaires de rayon 20 m. Selon l'échantillonnage retenu, 3% des placettes seulement n'ont connu aucun chablis pendant la période post-traitement, et 7% n'en ont connu qu'un. Ces chiffres sont cependant surestimés car les placettes sont partiellement chevauchantes. Par rapport à l'année d'origine (2002), l'âge des chablis est de 7,7 ans en moyenne et de 13 ans au maximum (durée de la période post-traitement). L'écart-type des âges est de 2,8 ans en moyenne et de 8 ans au maximum.

1.4.4 Relations entre variables et redondance

Une part de l'hétérogénéité mesurée résulte de l'évolution récente du milieu, et en particulier des événements de perturbation. De ce fait, la description du peuplement en 2002, de sa dynamique et des perturbations conduit à répéter une partie de l'information dans les variables élaborées (Sheil, 1999). Cette redondance peut se traduire par la colinéarité des variables descriptives. Nous avons abordé ce point par l'analyse des corrélations entre variables continues : les variables de structure (hors canopée), de dynamique et de perturbation ont été retenues pour l'analyse. Cette analyse est basée sur la matrice de corrélation de Spearman (14 variables, figure 1.11). La mesure de corrélation de Spearman a été choisie du fait des distributions des variables éloignées de la normalité. Pour cette analyse, la variable **diam1**, issue de l'étude des structures diamétriques, a été transformée en son opposé pour garder la cohérence de la relation entre cette variable et la surface terrière (figure 1.8).

D'après l'histogramme des corrélations, la plupart des variables sont peu corrélées entre elles (figure 1.11b). Une classification hiérarchique des variables à partir de la matrice des corrélations met en évidence deux groupes principaux autour des plus fortes corrélations (figure 1.11c) :

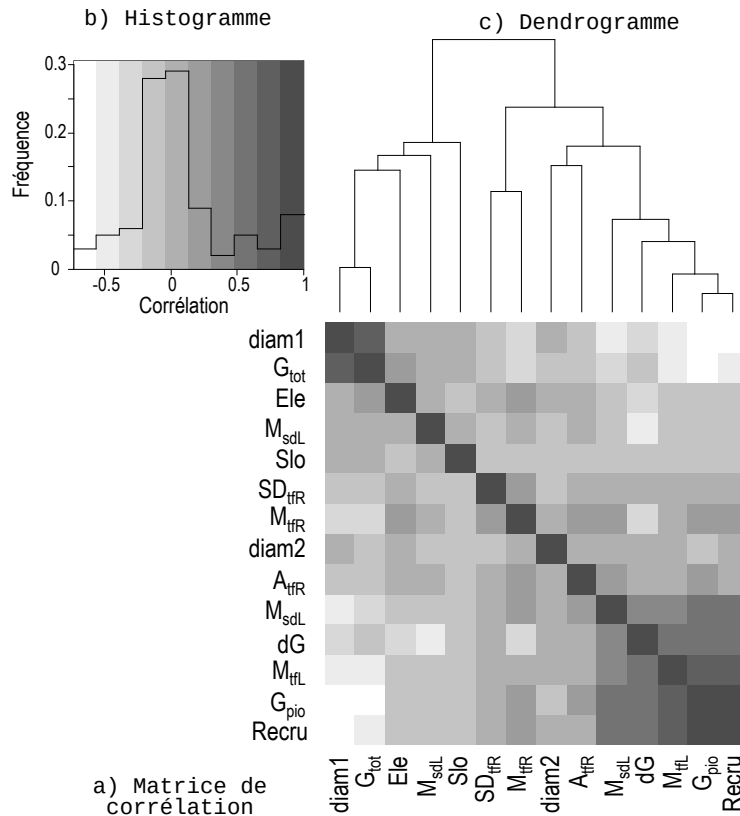
- Un premier groupe (5 variables) contient deux variables de structure du peuplement (l'axe 1 de l'analyse des distributions diamétriques – **diam1**, et la surface terrière totale – G_{tot}), les deux variables de topographie (l'altitude – **Ele**, et la pente – **Slo**) et la surface terrière des morts sur pied post-traitement – M_{sdL} . Les variables de structure sont les plus corrélées au sein du groupe.
- Dans le second groupe (9 variables), un sous-groupe de cinq variables montre des corrélations supérieures à 0,5. Il rassemble les deux variables de perturbation liées aux traitements (la surface terrière des arbres morts par abattage – M_{tffL} , et la surface terrière des arbres morts sur pieds – M_{sdL}), les deux variables de dynamique post-traitement (la variation de surface terrière totale – **dG**, et la surface terrière des individus recrutés – **Recru**), et enfin la surface terrière des taxons pionniers. Les variables du second groupe les plus corrélées entre elles indiquent l'intensité de la perturbation due aux traitements sylvicoles. En particulier, le recrutement

FIG. 1.11. Relations entre variables de milieu continues.

a) Matrice de corrélation de Spearman. Les labels des variables sont ceux du tableau A.5.1 en annexe p.192.

b) Histogramme des fréquences des corrélations. Les nuances de gris correspondent à des classes de corrélation utilisées dans la représentation de la matrice.

c) Dendrogramme de classification hiérarchique des variables d'après les corrélations. L'ordre des lignes et colonnes dans la matrice correspond à la classification obtenue.



est fortement corrélé aux taxons pionniers. Elles sont également corrélées de façon négative aux variables de structure du premier groupe (ρ de Spearman < -0.5).

L'analyse précédente révèle un degré de redondance de l'information portée par les variables étudiées et caractérisant l'hétérogénéité du milieu. Le recrutement pendant la période post-traitement est corrélé positivement à la surface terrière des pionnières, et négativement à celle du peuplement. On pouvait s'attendre à de telles relations dans la mesure où les taxons pionniers sélectionnés sont parmi les taxons les plus réactifs à la perturbation, dont une des conséquences est la diminution de la biomasse des arbres sur pied. Cependant la redondance entre les variables n'est pas stricte. Bien que corrélées, elles mesurent chacune un aspect particulier de l'hétérogénéité fonctionnelle du milieu et sa distribution dans l'espace.

1.5 Conclusion

Le croisement des informations de topographie et de peuplement permet une caractérisation fine des conditions du milieu dans lequel est étudiée la régénération. Cette caractérisation est basée essentiellement sur des variables indirectes (Guisan et Zim-mermann, 2000). La plupart de ces variables sont construites ici à partir des données d'inventaire d'arbres de DBH supérieur à 10 cm. Un intérêt de cette approche est que ces variables sont simples à définir, et donc à mesurer sur un autre site pour lequel on disposerait d'un suivi dynamique, ou à implémenter dans un modèle spatialisé de

dynamique forestière. Pour notre étude, la caractérisation du milieu biotique (le peuplement) et abiotique (le biotope) permet de positionner les arbres directement, ou des placettes d'inventaire relativement à ces conditions. Une partie cependant de l'information acquise est redondante et mérite d'être prise en compte dans l'étude des relations avec les juvéniles.

Dans la zone décrite, une part de l'hétérogénéité physique est due au drainage variable des sols dont la topographie constitue un indicateur. L'engorgement des horizons superficiels du sol définit trois types d'habitat : le bas-fond, habitat contraignant *a priori* pour l'installation des juvéniles, la zone de transition, mesurant une zone d'influence latérale des bas-fonds et la zone hors bas-fonds, non soumise à l'engorgement. La répartition de ces habitats contribue à l'hétérogénéité du milieu. Suivant leur tolérance, les espèces peuvent en être exclues, être présentes à des densités réduites en bas-fonds, ou, au contraire, être présentes préférentiellement dans ces zones (Collinet, 1997).

L'hétérogénéité du milieu est également visible dans la structure actuelle et l'histoire récente du peuplement des parcelles. Cette variabilité offre des conditions d'installation susceptibles de profiter à différentes espèces. Selon leur tolérance à l'ombre, les espèces préféreront les zones fermées de peuplement dense, peu perturbées ou au contraire des zones plus ou moins ouvertes et perturbées, où l'accès à la lumière est facilité. L'installation des juvéniles en un site particulier reste dépendante des événements de dispersion. Dans le chapitre suivant, les espèces de l'étude sont présentées en fonction des deux axes de différenciation retenus, la tolérance à l'ombre et les capacités de dispersion.

2

Espèces et stratégies, un échantillon de la communauté

2.1	Deux axes de différenciation	46
2.1.1	Définition des axes	46
2.1.2	Classifications et sélection des espèces	46
2.2	Traits spécifiques et stratégies	48
2.2.1	Différenciation selon l'axe de tolérance à l'ombre	48
2.2.2	Différenciation selon l'axe de dispersion	52
2.3	Conclusion	56

EN forêt tropicale humide, les communautés d'arbres rassemblent de nombreuses espèces aux relations *a priori* différentes avec leur environnement. Leur classification permet de simplifier cette diversité (Noble et Slatyer, 1980; Swaine et Whitmore, 1988) et d'identifier, selon certains critères, des groupes homogènes relativement à la diversité totale (Gitay et al., 1999). Ce chapitre présente les espèces sélectionnées pour notre étude selon leur stratégie le long de deux axes de différenciation majeurs : la tolérance à l'ombre et la dispersion spatiale. Les connaissances acquises sur la communauté d'arbres de Paracou permettent d'identifier un échantillon d'espèces représentatives de groupes différents le long de ces deux axes. Dans la première partie du chapitre, ces axes sont définis, ainsi que les critères utilisés pour la sélection. Dans un deuxième temps, les stratégies des espèces choisies sont détaillées sur la base de traits en relation avec chacun des axes. Le long de l'axe de tolérance à l'ombre, la taille, la hauteur de libération¹, la densité du bois, et l'accroissement diamétrique moyen sont utilisés pour différencier les espèces. Les modes de dispersion, les types de diaspores, la taille à maturité et les systèmes de reproduction sont décrits, eux, pour différencier les espèces par rapport à leur stratégie de dispersion.

2.1 Deux axes de différenciation

2.1.1 Définition des axes

Le premier axe de différenciation des espèces dans la communauté considérée concerne la tolérance à l'ombre. Elle est définie comme l'exigence moyenne d'une espèce par rapport aux conditions lumineuses nécessaires à son développement. Elle est susceptible de varier en fonction du stade de vie considéré.

Le second axe différencie les espèces selon leur mode de dispersion. Il s'agit d'un axe de la niche de régénération, par opposition aux axes impliquant une réponse aux facteurs abiotiques du milieu (Grubb, 1977). La dispersion concerne ici les diaspores, graines ou fruits, et non le pollen. De même, nous nous intéresserons à la dimension spatiale de la dispersion et non temporelle : les caractères spécifiques en lien avec la persistance des graines dans le sol ne sont pas abordés.

2.1.2 Classifications et sélection des espèces

La tolérance à l'ombre a été évaluée à partir de classifications réalisées à Paracou par Favrichon (1994), Collinet (1997), Gourlet-Fleury (1997) et Molino et Sabatier (2001). Ces classifications concernent divers aspects des caractéristiques spécifiques.

¹La hauteur de libération (H_{lib}) est le point de passage de la courbe empirique $H = f(DBH)$ au-dessus de la droite $H = 100 \times DBH$ observée par Oldeman (1974) pour les arbres se développant de manière conforme à leur modèle architectural initial. Elle indique une transition vers une croissance en diamètre accrue après une phase de croissance en hauteur. La hauteur de libération s'interprète comme la hauteur à laquelle les arbres sont "libérés" de la compétition (Collinet, 1997).

Dans chacune des classifications existantes, la tolérance à l'ombre est considérée de façon indirecte. Ces classifications ont été établies à l'échelle de la communauté, grâce à de larges échantillons d'espèces. Elles permettent d'évaluer la tolérance à l'ombre des espèces de façon relative au sein de la communauté.

Molino et Sabatier (2001) ont réalisé une classification en groupes écologiques basée sur une compilation de références bibliographiques. Les autres auteurs ont proposé des classifications utilisant la structure et la dynamique du peuplement des parcelles de Paracou (tableau 2.1, adapté de Blanc et al., 2003, p.209). Les caractéristiques prises en compte sont dans ces études sont :

- la taille et la démographie en parcelles témoins et traitées (Favrichon, 1994),
- la croissance et la sensibilité à la compétition (Gourlet-Fleury, 1997),
- la taille spécifique et la dépendance aux conditions lumineuses, appréhendée par la hauteur de libération (Collinet, 1997).

TAB. 2.1. Caractéristiques écologiques des groupes d'espèces d'arbres obtenus lors de travaux réalisés en Guyane française sur le dispositif de Paracou (adapté de Blanc et al., 2003).

Auteurs	Variables utilisées pour le regroupement		Groupes obtenus													
	Structure	Dynamique														
Collinet (1997)	Hauteur de libération		A	espèces de sous-bois (≤ 25 m), peu exigeantes en lumière												
	Hauteur moyenne		B	espèces de taille moyenne (≤ 35 m), peu exigeantes en lumière												
	Diamètre moyen		C	espèces de grande taille (≤ 40 m), exigences en lumière nuancées												
			D	espèces de grande taille (≥ 45 m), exigences en lumière nuancées												
			E	espèces émergentes (≥ 45 m)												
Gourlet-Fleury (1997)	Indices de compétition	Croissance (<i>résidu d'un modèle de croissance</i>)	<table><tr><th>Taille diamétrique potentielle</th><th>Sensibilité à la compétition</th></tr><tr><td>1 petite</td><td>aucune</td></tr><tr><td>2 moyenne à grande</td><td>aucune</td></tr><tr><td>3 grande</td><td>forte</td></tr><tr><td>4 moyenne à grande</td><td>forte</td></tr><tr><td>5 petite</td><td>forte</td></tr></table>		Taille diamétrique potentielle	Sensibilité à la compétition	1 petite	aucune	2 moyenne à grande	aucune	3 grande	forte	4 moyenne à grande	forte	5 petite	forte
Taille diamétrique potentielle	Sensibilité à la compétition															
1 petite	aucune															
2 moyenne à grande	aucune															
3 grande	forte															
4 moyenne à grande	forte															
5 petite	forte															
Gourlet-Fleury & Houiller (2000)	Taille (<i>diamètre</i>)															
Favrichon (1994)	Effectifs par classes de diamètre	Croissance	1	taxons tolérants de strate inférieure et moyenne												
			2	taxons tolérants de la voûte												
			3	taxons semi-tolérants émergents												
	Dimension potentielle (<i>hauteur et diamètre</i>)	Taux de mortalité et de recrutement	4	taxons héliophiles de la voûte												
			5	taxons héliophiles de strate inférieure												

Concernant l'axe de dispersion, les espèces ont été sélectionnées selon des modes de dispersion différents : la zoochorie (*endo-* ou *syn-zoochorie*), l'anémochorie et la

dispersion non-assistée (*baro-* ou *auto-*chorie).

Par ailleurs, le choix des espèces a tenu compte de leur abondance sur le site, estimée à partir de celle des stades de DBH supérieur à 10 cm, et de la possibilité d'identifier aisément les jeunes stades sur le terrain. Après croisement des différentes classifications, quinze espèces ont été sélectionnées pour faire l'objet de notre étude (tableau 2.2). Elles atteignent toutes des DBH supérieurs à 10 cm au stade adulte. Certaines sont exploitées en Guyane (*C.procera*, *D.guianensis*, *E.falcata*, *E.grandiflora*, *S.rubra*, *V.michelii*), au Guyana (*C.procera*) et au Surinam (*D.guianensis*, *V.michelii*) ; la plupart ont des usages traditionnels divers dans la consommation ou la médecine traditionnelle (DeFilipps et al., 2004).

Les quinze espèces appartiennent à des groupes communs selon les critères propres à chaque classification (tableau 2.2). Il existe donc une certaine redondance entre elles. Dans le détail cependant, elles diffèrent dans leur stratégie de tolérance à l'ombre et de dispersion. La suite du chapitre dresse une présentation des espèces selon un ensemble de traits biologiques en relation avec les axes de différenciation retenus (tableaux 2.3 et 2.4). Les données sont pour la plupart issues de la compilation de sources bibliographiques. Les relations entre certains traits et les classifications utilisées sont illustrées sur la figure 2.1.

2.2 Traits spécifiques et stratégies

2.2.1 Différenciation selon l'axe de tolérance à l'ombre

La taille au stade adulte, la densité du bois, et la croissance sont des indicateurs des besoins en lumière des espèces (Westoby, 1998; Falster et Westoby, 2005). La hau-

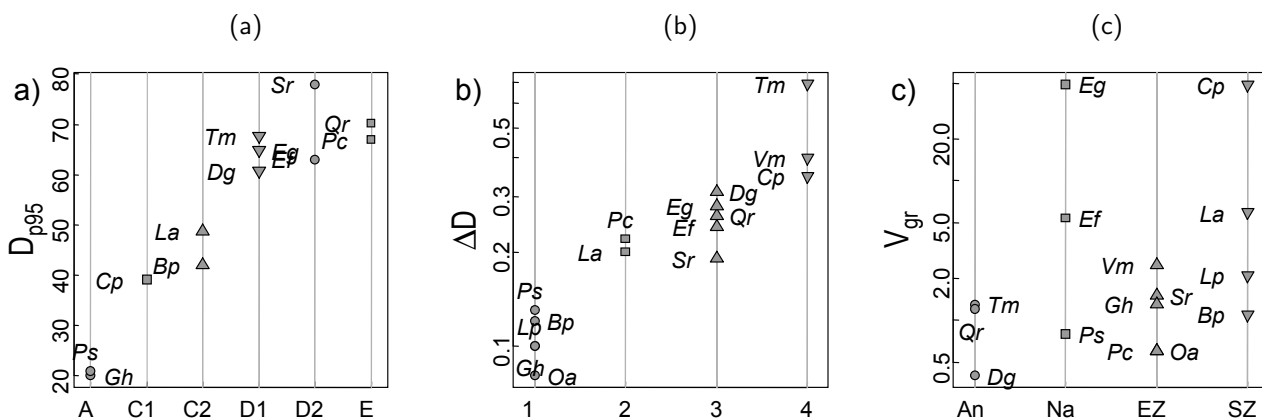


FIG. 2.1. Relations entre classifications et traits biologiques (d'après les tables 2.3 et 2.4, pages suivantes).

Les espèces sont repérées par les initiales des noms scientifiques. a) Quantile 95 de la distribution diamétrique des populations sur les parcelles témoins de Paracou selon les groupes de Collinet (1997). b) Accroissement diamétrique annuel moyen (cf. texte) (échelle logarithmique) selon les groupes de Favrichon (1994). c) Volumes des graines (échelle logarithmique) selon les modes de dispersion. An : anémochorie, Na : non assisté (autochorie, barochorie), EZ : endozochorie, SZ : synzoochorie.

TAB. 2.2. Présentation des espèces sélectionnées.

Nom vernaculaire : ¹ nom créole, ² nom boni.

Famille : ANNO : Annonaceae, CAES : Caesalpiniaceae, CHRY : Chrysobalanaceae, EUPH : Euphorbiaceae, LAURA : Lauraceae, LECY : Lecythidaceae, MELI : Meliaceae, MYRI : Myristicaceae, SAPO : Sapotaceae.

ECO : groupes écologiques de [Molino et Sabatier \(2001\)](#), T : espèces tolérantes à l'ombre, H : espèces héliophiles, H/Np : espèces héliophiles non pionnières,

F : groupes de taille et démographie de [Favrichon \(1995\)](#),

GF : groupes de croissance de [Gourlet-Fleury \(1997\)](#),

C : groupes de statut et taille de [Collinet \(1997\)](#).

Les sous-groupes indiquent des potentialités de croissance différentes pour GF ($x.1 < x.2 < \dots$), des exigences différentes / lumière pour C (différences de hauteur de libération, $x1 > x2$).

Dispersion : mode de dispersion, Z : zoochorie, Na : non-assisté, An : anémochorie.

Espèce	Nom vernaculaire	Famille	Groupes				Dispersion
			ECO	F	GF	C	
<i>Bocoa prouacensis</i>	Boco ¹ , Aieoudou ²	CAES	T	1	2.1	C2	Z
<i>Carapa procera</i>	Carapa ¹ , Kaapa ²	MELI	H/Np	4	4.2	C1	Na/Z
<i>Dicorynia guianensis</i>	Angélique ¹ , Singapetou ²	CAES	T/Np	3	3.1	D1	An
<i>Eperua falcata</i>	Wapa ¹ , Biodou ²	CAES	T	3	2.4	D2	Na
<i>Eperua grandiflora</i>	Wapa ²	CAES	T	3	3.1	D1	Na
<i>Gustavia hexapetala</i>	Mantapouhoupa ²	LECY	T	1	1.2	A	Z
<i>Lecythis persistens</i>	Maho rouge ¹ , Lebi loabi ²	LECY	T	1	1.1		Z
<i>Licania alba</i>	Santi koko ²	CHRY	T	2	2.3	C2	Z
<i>Orandra asbeckii</i>	Mouamba ²	ANNO	T	1	1.2		Z
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	Gueli koko ²	EUPH	T	1	1.4	A	Na
<i>Pradosia cochlearia</i>	Kimboto ^{1,2}	SAPO	T	2	2.3	E	Z
<i>Qualea rosea</i>	Gonfolo ^{1,2}	VOCH	H?	3	3.1	E	An
<i>Sextonia rubra</i>	Grignon franc ¹ , Wana ²	LAUR	T	3	3.1	D2	Z
<i>Tachigali melinonii</i>	Diaguidia ²	CAES	H/Np	4	3.2	D1	An
<i>Virola michelii</i>	Yayamadou montagne ¹	MYRI	H	4	4.2		Z

teur de libération (H_{lib}) définie par [Collinet \(1997\)](#) constitue un indicateur complémentaire moins utilisé.

Taille et hauteur de libération

La taille des adultes indique la strate occupée par l'espèce dans le profil de végétation et donc le niveau d'énergie lumineuse auquel les arbres ont accès à ce stade. Elle est quantifiée par la hauteur ou le diamètre à hauteur de poitrine (DBH, tableau 2.3). Les deux grandeurs sont liées par une relation d'allométrie : les espèces présentant les plus gros diamètres sont également les plus hautes (figure 2.4).

Parmi les espèces sélectionnées, *P.cochlearia* et *Q.rosea* atteignent les plus grandes tailles. Chez ces espèces, les arbres émergents dépassent 40 mètres (H_{max} , tableau 2.3). Leurs diamètres maximaux sont d'environ 80 cm (D_{max} , tableau 2.3). Chez *D.guianensis*, une partie des individus atteignent des hauteurs comparables à ces deux espèces. Entre 30 et 35 mètres de haut, se trouvent les espèces parmi les plus abondantes à Paracou ([Collinet, 1997](#)) : *E.grandiflora*, *E.falcata*, *L.alba*, *T.melinonii*, *B.prouacensis*, *C.procera*

TAB. 2.3. Traits spécifiques reliés à l'axe de tolérance à l'ombre.

D_{p95} : quantile 0.95 de la distribution des diamètres en traitement témoin à Paracou en 2003. D_{max} : DBH maximal atteint en traitement témoin à Paracou, H_{lib} : hauteur de libération (– non déterminée), H_{max} : hauteur maximale, ΔD : accroissement diamétrique annuel moyen de la classe [10-15] cm DBH à Paracou (cf. p.51). Les espèces sont classées par la vitesse de croissance. Références : ^a Cette étude, ^b Gourlet-Fleury, 1997, ^c Collinet, 1997, ^d Favrichon, 1994; Chave, 1999.

Espèce	Diamètres ^a (cm)		Hauteurs (m)		d_{bois}^b	ΔD^a (cm.an ⁻¹)
	D_{p95}	D_{max}	H_{lib}^c	H_{max}^d		
<i>O.asbeckii</i>	15	18	–	20	0.90	0.08
<i>L.persistens</i>	25	51	–	28	0.86	0.10
<i>G.hexapetala</i>	20	22	19	20	0.85	0.10
<i>B.prouacensis</i>	42	53	24	34	1.22	0.12
<i>P.schomburgkiana</i>	21	29	22	25	0.95	0.13
<i>S.rubra</i>	78	89	24	35	0.65	0.19
<i>L.alba</i>	48	56	24	35	1.06	0.20
<i>P.cochlearia</i>	67	82	31	43	0.93	0.22
<i>E.falcata</i>	63	94	22	33	0.87	0.24
<i>Q.rosea</i>	70	78	31	45	0.71	0.26
<i>E.grandiflora</i>	65	81	28	35	0.94	0.28
<i>D.guianensis</i>	60	98	28	40	0.78	0.31
<i>C.procera</i>	39	50	27	32	0.70	0.35
<i>V.michelii</i>	38	43	–	27	0.49	0.40
<i>T.melinonii</i>	67	78	30	35	0.60	0.69

et *S.rubra* occupent cette strate de la canopée à des diamètres variant entre 39 cm chez *C.procera* et 78 cm chez *S.rubra* (tableau 2.3). Entre 25 et 30 mètres, *L.persistens*, *P.schomburgkiana*, et *V.michelii* se dressent parmi les taxons de la voûte (Favrichon, 1994). Enfin, dans la strate inférieure du sous-bois (≤ 20 m) sont présentes *G.hexapetala* et *O.asbeckii*, les deux espèces les plus sciaphiles de l'étude. Les groupes de Collinet (1997) discriminent bien les espèces en fonction de leur taille maximale (figure 2.1a – *L.persistens*, *O.asbeckii*, et *V.michelii* non incluses).

Chez les douze espèces étudiées par Collinet (1997), la hauteur de libération est corrélée à la taille maximale (hauteur et diamètre, figure 2.4). Toutefois, des différences de hauteur de libération existent entre espèces occupant un statut similaire dans la canopée. *B.prouacensis*, *E.falcata*, *L.alba*, et *S.rubra* ont les hauteurs de libération les plus faibles (≤ 24 m) et sont, selon ce critère, les moins sensibles à la compétition asymétrique avec le peuplement. *P.cochlearia*, *Q.rosea*, et *T.melinonii* atteignent des hauteurs de libération supérieures à 30 m. Ce sont, parmi les espèces sélectionnées, les moins tolérantes à l'ombre et les plus sensibles à la domination. Au contraire, chez les espèces de sous-bois, la phase dite de libération est peu marquée, voire absente (groupe A de Collinet (1997), tableau 2.3) : l'absence d'allométrie marquée entre hauteur et diamètre chez ces espèces est le signe d'une relative insensibilité aux conditions lumineuses (Collinet, 1997).

Croissance et densité du bois

La croissance d'une espèce constitue un indicateur de son comportement par rapport à l'exploitation des ressources, notamment la lumière. Les espèces à forte croissance atteignent rapidement leur taille à maturité en tentant d'échapper à la compétition avec les autres espèces en présence. Elles optimisent ainsi l'acquisition des ressources en se maintenant à un niveau de disponibilité élevé. Les espèces les plus tolérantes à l'ombre ont une croissance plus faible et investissent plutôt dans la pérennité des structures végétatives, [Westoby et al. \(2002\)](#).

Pour notre étude, la croissance a été caractérisée par l'accroissement diamétrique annuel moyen (ΔD) des arbres de la classe [10 – 15] cm DBH présents à Paracou sur la période 1988 – 1997, toutes parcelles confondues (Gourlet-Fleury, comm.pers.). Cette donnée constitue un indicateur du tempérament des plus petits stades suivis à Paracou, utilisé au chapitre 3 dans la définition des classes démographiques.

Pour les espèces retenues, les groupes de [Favrichon \(1994\)](#) et ceux de [Gourlet-Fleury \(1997, non montrés\)](#) sont bien discriminants par rapport à la croissance (figure 2.1b). L'accroissement calculé est aussi relié positivement à la hauteur de libération (figure 2.4, 12 espèces) : les espèces dont les hauteurs de libération sont les plus élevées poussent le plus rapidement. L'espèce *S.rubra*, classée parmi les espèces « semi-tolérantes émergentes » (tableau 2.1 [Favrichon, 1995](#)) apparaît plus sciaphile que les espèces de ce groupe, d'après son accroissement diamétrique et sa hauteur de libération (figure 2.1). D'après ces caractéristiques, elle est plus proche des espèces « tolérantes de la voûte », *L.alba* et *P.cochlearia*.

La dureté du bois, reliée à sa densité (d_{bois}) est en général interprétée comme un investissement dans la résistance à la fois mécanique et aux pathogènes ([Falster et Westoby, 2005](#)). Parmi les espèces étudiées, la densité du bois est corrélée négativement à l'accroissement diamétrique ΔD (figure 2.4). Ainsi les espèces à croissance lente ont tendance à avoir des bois denses et durs. Cette relation négative entre croissance et densité du bois révèle un compromis entre l'acquisition et la conservation des ressources.

En résumé, parmi les espèces sélectionnées, les différences de tolérance à l'ombre s'expriment dans attributs particuliers de taille, de croissance et de densité du bois. Les espèces héliophiles ont dans l'ensemble des tailles² et des hauteurs de libération élevées, des accroissements diamétriques forts et un bois de densité faible. Ces relations sont inversées chez les espèces sciaphiles. Malgré ces caractéristiques générales, les espèces conservent leur particularité (figure 2.1). *C.procera* et *V.michelii*, par exemple, deux espèces à croissance rapide, ont des tailles relativement faibles (tableau 2.3), comparables à celles de *B.prouacensis*, espèce à croissance lente et présente en canopée.

²Les pionnières, de taille relativement faible ([Favrichon, 1994](#)), ne sont pas représentées parmi les espèces de l'étude.

2.2.2 Différenciation selon l'axe de dispersion

Cette description des stratégies de dispersion reposent sur les modes de dispersion, les diaspores, la taille à maturité et les systèmes de reproduction des espèces.

Mode de dispersion et taille des diaspores

Les modes de dispersion principaux en forêt tropicale sont représentés parmi les espèces sélectionnées : endo- et synzoochorie, anémochorie et dispersion non-assistée. Cette diversité de mode s'observe dans la morphologie des fruits et des graines. La figure 2.2 présente quelques exemples de ces morphologies selon les classes établies par Sabatier (1983) et décrites dans le tableau 2.4. Pour un mode de dispersion donné, le volumes des graines (V_{gr}) est très variable (figure 2.1c). A l'échelle de communautés entières, les gammes des tailles de graines sont aussi largement chevauchantes, bien que des différences existent en fonction des modes de dispersion (Hughes et al., 1994; Kelly, 1995; Westoby et al., 1996). Par ailleurs, le volume des graines est peu corrélé aux autres traits quantitatifs retenus pour l'étude (figure 2.4). Ter Steege et Hammond (2001) décrivent une corrélation entre taille des graines et densité du bois. Cette relation n'est pas observée ici sans doute à cause du nombre limité d'espèces de l'échantillon.

Neuf espèces zoochores. Cinq des espèces zoochores étudiées sont endozoochores (*G.hexapetala*, *O.asbeckii*, *P.cochlearia*, *S.rubra*, *V.michelii*) et quatre synzoochores (*B.prouacensis*, *C.procera*, *L.persistens*, *L.alba*). Leurs disperseurs appartiennent aux groupes des Oiseaux, des Mammifères (Primates, chauve-souris, Rongeurs). Un Carnivore fait également partie du cortège des disperseurs de *V.michelii* (*Potos flavus*, Kinkajou, Julien-Laferrrière, 2001).

TAB. 2.4. Traits spécifiques reliés à la dispersion.

Mode :

Endo- EZ, et synzoochorie SZ, Na, non-assisté (= Au, autochorie, B, barochorie), An, anémochorie.

Fruits :

(I) non pulpeux, capsulaires, de couleur terne, à déhiscence sans éjection des graines, (II) capsulaires à pulpe apposée aux unités de dissémination* (Ud), n'extériorisant jamais de coloration vive, (III) pulpeux à enveloppe externe plus ou moins indurée, non déhiscence, à coloration vive extériorisée, (IV) pulpeux, monodiasporés, à pulpe non cachée sous une enveloppe plus ou moins indurée, à coloration vive extériorisée, (V) capsulaires à pulpe intimement liée aux Ud, à coloration vive extériorisée, (VI) non pulpeux, capsulaires, de couleur terne, à déhiscence provoquant l'éjection des graines, (VII) à enveloppe externe non déhiscence, garnis d'un ou plusieurs appendices aliformes, (VIII) capsulaires à Ud garnies d'un ou plusieurs appendices non pulpeux ni charnus, – non renseigné.

* Unité de dissémination = plus petite partie pouvant se séparer du fruit et contenant une ou plusieurs unités de régénération (= plus petites parties capables de donner une plantule), d'après [Sabatier \(1983\)](#).
goa, gousse aliforme, gra, graine aliforme.

V_{gr} : volume des graines en cm³,**Disperseurs :**Chauve-souris : At, *Artibeus lituratus*,Oiseaux : Pc, *Psophia crepitans* (Agami), Ra, *Ramphastos* sp. (Toucans), Rr, *Rupicola rupicola* (Coq de roche),Singes : As, *Alouatta seniculus* (Singe hurleur), Ap, *Ateles paniscus* (Atèle, Kwata), Ca, *Cebus apella* (Capucin),Carnivore : Pf, *Potos flavus* (Kinkajou).

Entre parenthèses, disperseurs connus, mais de moindre importance.

Références :

^a [Charles-Dominique et al., 1981](#), ^b [Sabatier, 1983](#), ^c [Foresta et al., 1984](#), ^d [Roosmalen, 1985](#), ^e [Foresta et Prevost, 1986](#), ^f [Forget, 1988](#), ^g [Erard et al., 1989](#), ^h [Julliot, 1992](#), ⁱ [Charles-Dominique, 1993](#), ^j [Loubry, 1993](#), ^k [Skatulla et al., 2000](#), ^l [Julien-Laferrrière, 2001](#), ^m D : diplodontie (dispersion secondaire par les fourmis, [Sabatier, com.pers.](#))

Espèce	Mode	Fruits ^b	V _{gr}	Disperseurs	Références
<i>B.prouacensis</i>	SZ	–	1.1	Chauve-souris $\supset$ At, (Singes)	c,d
<i>C.procera</i>		I	48.3	Rongeurs ¹	b,d,f
<i>L.persistens</i>		II	2.1	Chauve-souris, Rongeurs	b
<i>L.alba</i>		II	5.9	Chauve-souris $\supset$ At et sp., Rongeurs, As	b,g
<i>G.hexapetala</i>	EZ	III	1.3	Singes $\supset$ Ca, (Rongeurs)	b,j
<i>O.asbeckii</i>		IV	0.6	Oiseaux $\supset$ Ra,Rr, Païpayo, Singes $\supset$ As	a,b,d,g
<i>P.cochlearia</i>		–	0.6	Ce,Ap,As	e,h,i
<i>S.rubra</i>		IV	1.5	Oiseaux $\supset$ Pc,Rr	
<i>V.michelii</i>		V	2.5	Pf, Oiseaux $\supset$ Ra, Singes $\supset$ As,Ap	b,d,l
<i>E.falcata</i>	Au	VI	5.4		b,d,f
<i>E.grandiflora</i>	Na B (+ SZ)	I	49.1	(Rongeurs, 3%)	b,f
<i>P.schomburgkiana</i>	Au (+ D ^m)	–	0.8	fourmis	k
<i>D.guianensis</i>	An	VII goa	0.4		b,k
<i>Q.rosea</i>		– gra	1.2		d,k
<i>T.melinonii</i>		VIII goa	1.3		b

¹dispersion II^{re} (rodontochorie), la dispersion I^{re} étant barochore.

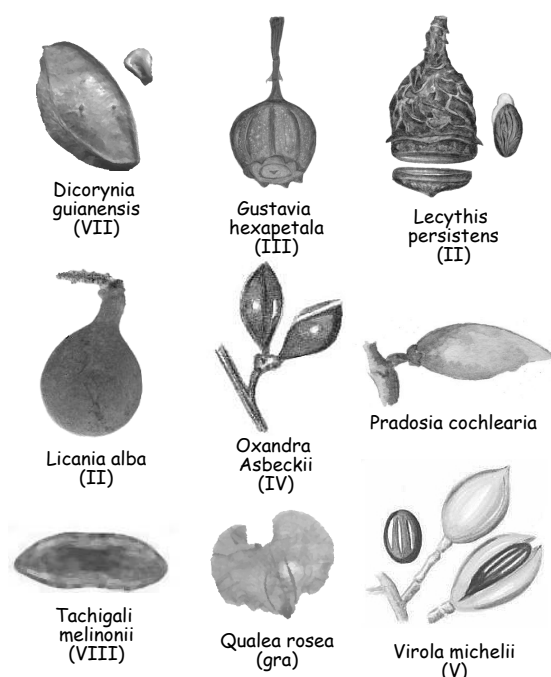


FIG. 2.2. Diversité morphologique des fruits des espèces de l'étude. Les chiffres romains font référence aux classes de fruits décrites par Sabatier (1983) (voir légende du tableau 2.4). Les graines sont également visibles pour *D.guianensis*, *L.persistens* et *V.michelii*.

Les espèces zoochores de l'échantillon montrent une spécialisation variable vis-à-vis de leurs disperseurs. Parmi les plus spécialisées, on note le Kimboto, *P.cochlearia*, dont les fruits coriaces sont principalement consommés par des Mammifères de taille importante (singes), et le Carapa, *C.procera*, dispersé par des Rongeurs (rodontochorie). Il s'agit là d'une dispersion secondaire, le mode de dispersion primaire de *C.procera* étant barochore (Forget, 1988). L'espèce est cependant considérée comme zoochore compte tenu de l'importance de la dispersion secondaire. *B.prouacensis* est principalement dispersé par les chauves-souris, mais également par des singes. Les autres espèces ont des cortèges de disperseurs plus étendus (tableau 2.4). Parmi ceux-ci, les Rongeurs interviennent également comme disperseurs secondaires chez *L.alba* et *L.persistens*.

Trois espèces anémochores. Les trois espèces anémochores de l'étude (*D.guianensis*, *Q.rosea*, *T.melinonii*) ont les tailles les plus

élevées (tableau 2.3). Cette tendance est souvent observée au sein des communautés végétales et constitue une adaptation à la dispersion par le vent (Hughes et al., 1994; Chazdon et al., 2003). En forêt, la circulation de l'air est favorisée par une forte « rugosité » de la canopée due aux trouées (Dam, 2001). Mais la fermeture du couvert végétal reste une contrainte à la dispersion des espèces anémochores (Nathan et al., 2001; Nathan et Casagrandi, 2004). Les distances de dispersion mesurées chez *D.guianensis* varient de 20 à 30 mètres en moyenne à 60 mètres au maximum (Sabatier, 1983; Forget, 1988; Loubry, 1993). Les tailles des graines sont comparables chez les trois espèces anémochores, mais la nature des diaspores varie : chez *Q.rosea*, les graines sont dispersées, tandis que chez *D.guianensis* et *T.melinonii*, ce sont souvent les fruits qui sont dispersés.

Trois espèces à dispersion non assistée. Il s'agit de *E.falcata*, *E.grandiflora* et *P.schomburgkiana*. *E.falcata*, au mode de dispersion autochore (les fruits explosent à maturité en dispersant les graines, Sabatier, 1983) est la seule des trois espèces qui ne semble pas profiter d'une dispersion secondaire. Une dispersion par l'eau, ou *hydrochorie*, est citée pour le genre *Eperua* par Flores (2002) mais sans mention d'espèce. Or, *E.falcata* est souvent présente en bas-fonds ou dans les pentes. Une telle situation peut être favorisée par l'hydrochorie mais celle-ci reste à confirmer. Pour *E.grandiflora*,

barochore, [Forget \(1992\)](#) fait état d'une dispersion secondaire par les Rongeurs, de l'ordre de 3% des graines tombées au sol. Chez *P.schomburgkiana*, la dispersion primaire semble avoir lieu par autochorie et une dispersion secondaire par les fourmis (*diplo dontie*) est supposée d'après les caractéristiques des fruits ([Skatulla et al., 2000](#), Sabatier, com.pers.). En Malaisie, des espèces du genre *Pogonophora* sont également dispersées par autochorie-diplo dontie ([Esser, 2003](#)).

Taille à maturité

L'âge moyen à maturité d'une espèce, en général estimé par une taille, et sa longévité influencent les temps de génération, et le chevauchement des générations dans le temps. Au niveau populationnel, ce paramètre est de première importance dans la démographie d'une espèce ([Clark et Ji, 1995](#)). Au niveau spécifique, la taille à maturité est reliée à la taille potentielle de l'espèce. Elle est donc variable selon le degré de tolérance à l'ombre ([Lugo et Zimmerman, 2002](#)). En forêt tropicale, les espèces héliophiles ont tendance à se reproduire tardivement, tandis que les espèces sciaphiles tendent à fructifier de façon précoce. La relation entre la taille à maturité et la taille potentielle d'une espèce est cependant très variable au sein des végétaux, en particulier chez les arbres tropicaux ([Thomas, 1996](#); [Enquist et al., 1999](#))³.

En pratique, la taille à maturité est déterminée par le suivi phénologique d'une population. Deux méthodologies sont généralement employées et donnent lieu à des estimations différentes. Au moment d'une fructification, l'inventaire d'arbres en fruits permet de déterminer la taille minimale de ces individus (ou un quantile de la distribution de taille), utilisée comme estimation de la taille à maturité de l'espèce. Ce type d'étude est *synchronique*. Alternativement, un suivi dans le temps d'une population d'arbres immatures permet de détecter les tailles au moment de la première fructification. Cette approche est *diachronique*. De telles études nécessitent un suivi de plusieurs années compte tenu du caractère saisonnier et irrégulier de la fructification ([Sabatier, 1983](#)). Du fait des difficultés méthodologiques liées à son estimation, la taille à maturité des espèces d'arbres reste très peu connue en milieu tropical ([Wright et al., 2005](#)).

Dans notre étude, les tailles à maturité ont été définies en fonction de données disponibles et de la position des arbres adultes dans la canopée, selon une approche similaire à celle de [He et al. \(1997\)](#). Deux sources bibliographiques fournissent des valeurs pour quelques unes des espèces étudiées ([Doligez, 1996](#); [Ulft, 2004](#))⁴. Les données de [Doligez \(1996\)](#) sont issues d'un suivi phénologique diachronique, celle de [Ulft \(2004\)](#) d'un suivi synchronique. Trois groupes d'espèces ont été définis avec des tailles à maturité différentes et les valeurs fixées à 10, 25 et 35 cm (tableau 2.5).

³La relation entre la taille à maturité et la taille potentielle d'une espèce est au contraire relativement constante chez les animaux ([Thomas, 1996](#)).

⁴Les données de [Ulft \(2004\)](#) sont récentes et n'ont pas été prises en compte initialement dans la définition des tailles à maturité

TAB. 2.5. Définition des DBH à maturité.

D_{mat} : DBH à maturité en cm en fonction de la strate occupée par l'espèce dans le profil vertical de végétation. Italique : initiales des noms botaniques. Données : ^aDBH minimal de fructification (arrondi) en cm (Doligez, 1996), ^b DBH minimal et médian d'arbres fructifiant en cm, taille de l'échantillon considéré (Uft, 2004).

D_{mat}	Strate	Espèces concernées
10	sous-bois	<i>Gh</i> , <i>Oa</i> (5, 14, $n = 60^b$), <i>Ps</i>
25	canopée et canopée inférieure	<i>Bp</i> , <i>Cp</i> (17) ^a , <i>Dg</i> (32) ^a , <i>Lp</i> , <i>La</i> (8, 25, $n = 31^b$), <i>Vm</i> (24) ^a
35	canopée supérieure, émergents	<i>Ef</i> (12, 39, $n = 150^b$), <i>Pc</i> , <i>Qr</i> , <i>Tm</i> <i>Eg</i> (32 ^a et 17, 25, $n = 5^b$), <i>Sr</i> (32 ^a)

Système de reproduction

Parmi les espèces étudiées, quatorze sont hermaphrodites (93%) et une dioïque, *V.michellii* (Myristicaceae). La dioécie, présente chez 7 à 11 % des Angiospermes (Vamosi et al., 2003), est commune chez les Myristicacées, famille dont 78% des genres sont dioïques (Renner et Ricklefs, 1995). Ce caractère a des implications importantes sur la biologie des espèces. Parmi les caractéristiques les plus corrélées à la dioécie chez les Angiospermes, on trouve l'anémogamie, la zoochorie, le caractère cryptique des fleurs et des inflorescences, la forme de vie ligneuse et une aire de distribution tropicale (Renner et Ricklefs, 1995; Vamosi et al., 2003). D'un point de vue génétique, la dioécie limite la dépression de consanguinité en empêchant l'auto-fécondation. Cependant au regard de la dispersion dans l'espace, les espèces dioïques sont désavantagées par la séparation des sexes. En effet, seuls les arbres portant des fleurs femelles contribuent à la pluie de graines engendrée par une population dioïque (Heilbuth et al., 2001). Une fécondité et/ou une dispersabilité élevées peuvent compenser ce désavantage chez certaines espèces, comme chez les pionnières du genre *Cecropia* (Cecropiaceae). Cette tendance n'est cependant pas connue chez *V.michellii*. Par ailleurs, le genre des arbres adulte de *V.michellii* n'a pas pu être connu dans le contexte de cette étude, ce qui a des incidences, notamment dans la caractérisation des relations adultes-juvéniles.

2.3 Conclusion

Les espèces retenues pour notre étude forment un échantillon varié de la communauté locale des espèces arborescentes de Paracou. Elles ont été sélectionnées sur la base de plusieurs classifications réalisées à l'échelle de la communauté, c'est-à-dire sur un nombre d'espèces assez large, et utilisant des critères variables le long des axes de tolérance à l'ombre et de dispersion spatiale. Elles sont donc *a priori* représentatives de groupes d'espèces au sein de la communauté. Par la suite, la description des espèces le long de l'axe de tolérance à l'ombre sera limitée à la classification en groupes de Favrichon (1995) (taille et de réponse à la perturbation), modifiée pour l'espèce *S.rubra* : nous avons reclassé cette espèce dans le même groupe que *L.alba* et *P.cochlearia*, compte

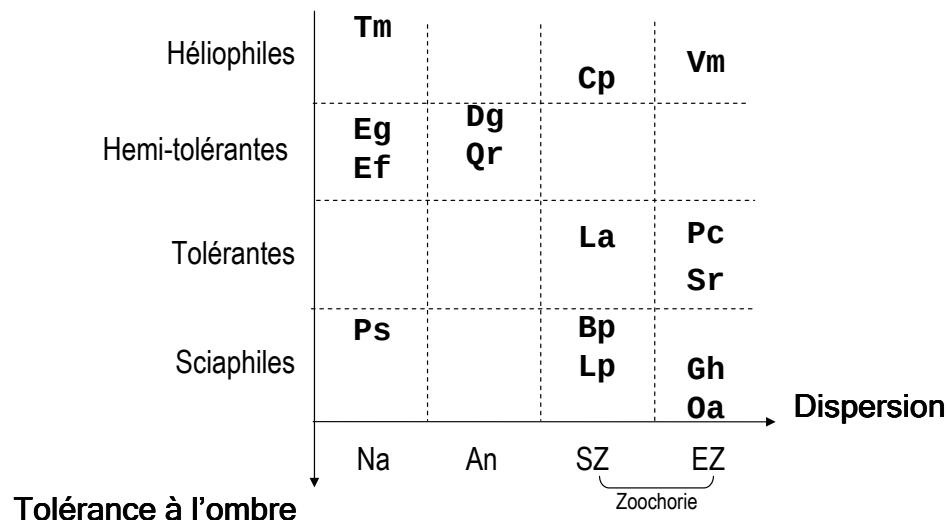


FIG. 2.3. Résumé des positions des espèces le long des deux axes de différenciation de tolérance à l'ombre et de dispersion. Dans les groupes de tolérance, les espèces sont placées en fonction de l'accroissement diamétrique moyen estimé, ΔD . L'espèce *S.rubra* semi-tolérante émergente pour Favrichon (1994), est reclassée dans le groupe des espèces tolérantes.

tenu de la valeur de son accroissement diamétrique (ΔD) et de sa hauteur de libération, faibles chez cette espèce (figure 2.3). Dans la suite, nous adopterons la terminologie suivante pour désigner ces groupes : les espèces *sciaphiles* correspondent au groupe 1, les espèces *tolérantes* au groupe 2, les espèces *hemi-tolérantes* au groupe 3 et, enfin, les espèces *héliophiles* correspondent au groupe 4.

Le regroupement effectué présente une certaine redondance le long des deux axes, mais les quinze espèces retenues possèdent chacune une stratégie propre. Elles sont différentes dans leurs stratégies de réponse aux gradients d'énergie lumineuse décrits dans l'introduction de ce mémoire, c'est-à-dire le gradient vertical et le gradient successional. Leurs attributs révèlent des statuts et des potentialités de croissance divers. Les niches de régénération (Grubb, 1977) diffèrent également d'une espèce à l'autre en fonction des modes de dispersion. Les stratégies de dispersion spatiale représentées sont donc également variables. Dans la suite du mémoire, ces stratégies sont reliées à l'analyse des répartitions spatiales des juvéniles des espèces selon une approche synchronique basée sur un inventaire.

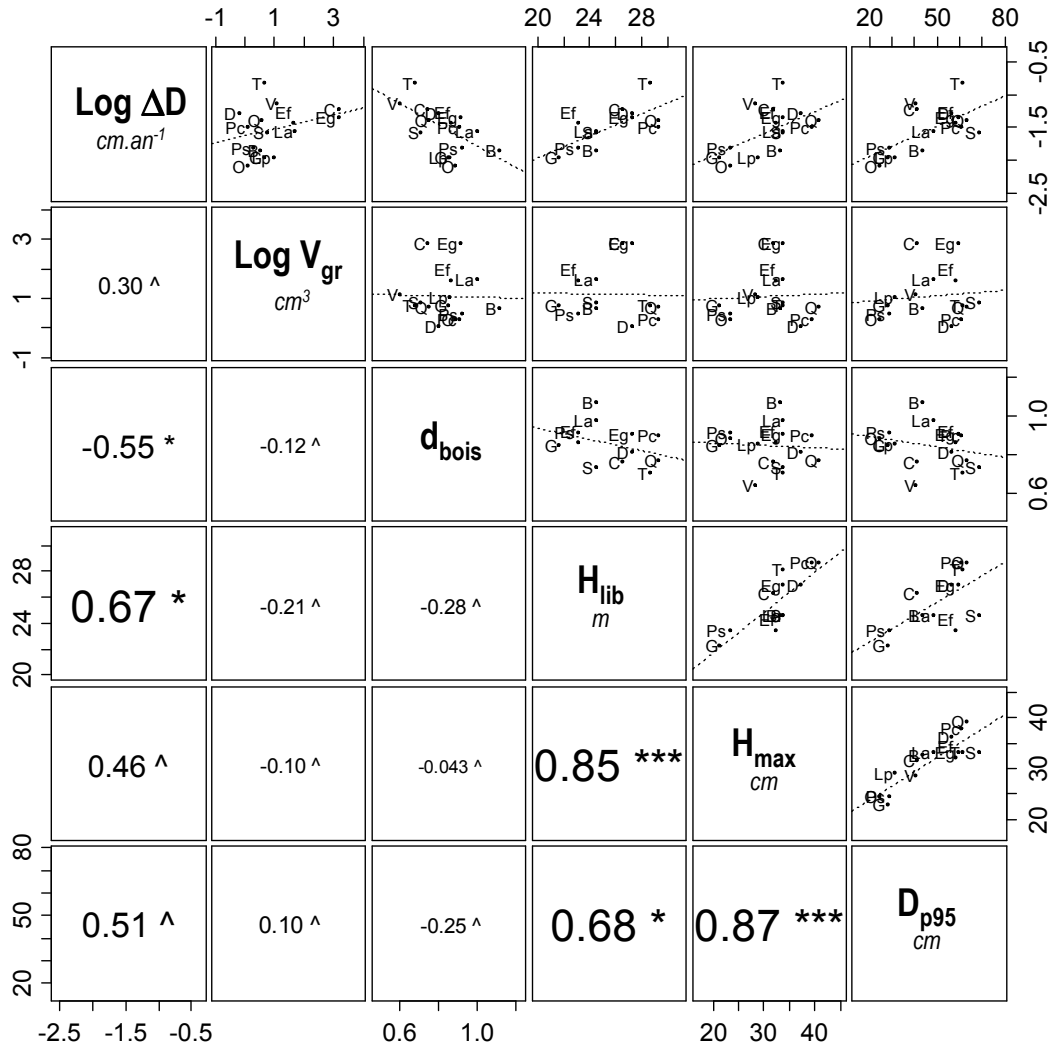


FIG. 2.4. Relations bivariées entre traits quantitatifs (cf tables 2.3, et 2.4). Diagonale : nom de la variable projetée sur l'axe des ordonnées le long des lignes, sur l'axe des abscisses le long des colonnes. Log ΔD : logarithme de l'accroissement diamétrique moyen de la classe [10 – 15] cm (cf. texte), V_{gr} : logarithme du volume des graines, d_{bois} : densité du bois, H_{lib} : hauteur de libération, H_{max} : hauteur maximale, D_{p95} : DBH quantile 0.95 des diamètres atteints en traitement témoin.

Haut et droite : relation entre les traits de la diagonale. Les espèces sont repérées par l'initiale du nom de genre s'il est non ambigu, ou les initiales du nom complet.

Bas et gauche : coefficients de corrélation de Spearman entre traits et p-value du test de Spearman associé. *** < 0.001, ** < 0.01, * < 0.05, ^ < 0.1.

3

Démographie des espèces : habitat et milieux perturbés

3.1	Inventaire des populations	60
3.2	Classes démographiques : définition et ratios	62
3.2.1	Définition des stades juvénile, immature et adulte	62
3.2.2	Prise en compte des adultes morts	63
3.2.3	Analyse des ratios juvéniles/adultes	64
3.3	Sélection d'habitat par espèce et par stade	66
3.3.1	Évaluation par l'abondance spécifique relative	66
3.3.2	Répartition des stades par habitat	67
3.4	Sensibilité aux milieux perturbés	69
3.4.1	Échantillonnage des facteurs liés aux traitements	69
3.4.2	Distribution en milieu perturbé	69
3.5	Discussion	71
3.6	Conclusion	74

DANS ce chapitre, nous analysons la sensibilité des espèces aux conditions du milieu : engorgement en eau du sol et perturbations causées par les traitements sylvicoles (chapitre 1). Pour cela, nous envisageons une approche synchronique de leur démographie basée sur un inventaire des populations du bloc Sud. La dynamique des populations n'est pas abordée : la démographie est appréhendée par le dénombrement de trois stades de développement dans chaque population : juvénile, immature et adulte.

L'engorgement en eau des sols exerce une contrainte sur l'installation des espèces. L'analyse de leur abondance dans les habitats définis par rapport à la distance aux bas-fonds peut permettre d'évaluer leur sensibilité aux conditions édaphiques. Le degré d'(in)tolérance des espèces à ces conditions devrait se traduire par des différences d'abondance aux différents stades de développement. Les espèces les moins tolérantes ne parviendraient pas à s'installer au stade juvénile.

Les perturbations sont décrites à deux échelle : à l'échelle des parcelles (traitements) et, à une échelle plus fine, par la présence de pistes de débardage (ST) et de dégâts d'abattage (LD, chapitre 1). Dans les milieux perturbés, la modification des conditions environnementales a *a priori* sélectionné les espèces selon leur tolérance à l'ombre (ou inversement leur degré d'héliophilie). Selon une hypothèse simple, l'ouverture du milieu a le plus profité aux espèces héliophiles pour l'installation et la survie des juvéniles. Au contraire, ces conditions ont pu être défavorables aux espèces sciaphiles. On s'attend ainsi à ce que :

- les juvéniles des espèces héliophiles soient plus abondants, relativement au stade adulte, dans les parcelles traitées qu'en parcelle témoin,
- les juvéniles des espèces héliophiles soient favorisés dans les zones ouvertes par les pistes et les dégâts d'abattage.

Ces effets sont supposés inversement proportionnels à la tolérance à l'ombre des espèces et, pour les espèces les plus sciaphiles, opposés à ceux décrits ci-dessus.

3.1 Inventaire des populations

Le peuplement des parcelles (les arbres de DBH supérieur à 10 cm) est suivi annuellement sur le dispositif de Paracou depuis 1984. Les inventaires des populations des quinze espèces de l'étude étaient donc disponibles pour cet ensemble d'individus. Ils ont été complétés par un inventaire exhaustif des individus de 1 à 10 cm DBH sur la zone d'étude (figure 1.3a, p.30). Par la suite, nous désignerons les arbres de la classe de DBH supérieur à 10 cm comme les stades *avancés*, et les arbres de la classe de DBH entre 1 et 10 cm comme les stades *jeunes* d'une population donnée.

En début d'inventaire, les stades jeunes ont d'abord été répertoriés à partir de 1 m de hauteur sur une surface de 125 m $\times$ 125 m (parcelle 10, carré N-O). Des travaux menés sur l'Angélique (*D.guianensis*) ont montré qu'à partir de ce stade de développement, la mortalité chute et dépend essentiellement de facteurs abiotiques : les individus atteignant cette hauteur sont *installés* dans le peuplement. Les diamètres à 10 cm au-dessus du sol ont également été relevés et des observations complémentaires faites pour distinguer les rejets, les individus endommagés ou en descente de cime. Vu le temps et l'effort d'échantillonnage nécessaires, ces relevés ont été abandonnés et la limite d'inventaire a été remontée à 1 cm DBH.

Dans les carrés centraux des parcelles, l'inventaire a été réalisé par placettes de 12,5 $\times$ 12,5 m délimitées par des piquets en bois. Dans ces placettes, la totalité des individus des quinze espèces a été inventoriée entre 1 et 10 cm DBH. Les jeunes arbres ont été positionnés par rapport à un voisin ≥ 10 cm DBH (numéroté et positionné dans la base de données générale du site) et classés en 9 classes de DBH de 1 cm d'amplitude (1 – 2 à 9 – 10). Les DBH ont été mesurés au pied à coulisse. Dans les zones tampons et la zone intersticielle située entre les parcelles (figure 1.3a, p.30), aucun inventaire n'avait été réalisé. Le peuplement complet des arbres de DBH supérieur à 10 cm a d'abord été inventorié et positionné. Puis les individus de la classe [1 – 10] cm ont été positionnés par rapport à ces voisins.

Plus de 28 700 arbres des stades jeunes ont été inventoriés sur le bloc Sud. Trois

TAB. 3.1. Effectifs des individus inventoriés dans la classe [1 – 10] cm DBH dans les parcelles du bloc Sud (T0 à T3, zones tampons incluses), dans la zone intersticielle (ZI) et sur la zone d'échantillonnage complète (BS, figure 1.3, p.30). Les effectifs maximaux dans les parcelles sont indiqués en gras. % : abondance relative au sein de l'échantillon ($n = 15$ espèces).

Rangs : rangs d'abondance dans les stades avancés (de DBH supérieur à 10 cm) et pour la population totale (entre parenthèses) – à partir des tableaux d'effectif en annexe A.5, p.194). Les espèces sont classées par rang d'abondance décroissant dans la classe des stades jeunes ([1 – 10] cm).

Espèce	T0	T1	T2	T3	ZI	BS	%	Rangs
<i>O.asbeckii</i>	2140	1003	1338	1260	21	5762	20.1	5 (1)
<i>L.persistens</i>	1204	1333	840	1060	48	4485	15.6	1 (2)
<i>P.schomburgkiana</i>	897	1161	671	805	8	3542	12.3	4 (3)
<i>L.alba</i>	660	776	635	620	18	2709	9.4	2 (4)
<i>V.michelii</i>	129	664	747	686	14	2240	7.8	13 (5)
<i>Q.rosea</i>	628	339	0	731	1	1699	5.9	12 (8)
<i>E.grandiflora</i>	563	477	150	328	17	1535	5.3	7 (7)
<i>E.falcata</i>	368	247	93	735	12	1455	5.1	3 (6)
<i>P.cochlearia</i>	408	323	298	346	14	1389	4.8	8 (9)
<i>D.guianensis</i>	208	269	275	264	12	1028	3.6	9 (11)
<i>B.prouacensis</i>	246	331	223	217	5	1022	3.6	6 (10)
<i>T.melinonii</i>	30	419	230	205	9	893	3.1	14 (12)
<i>G.hexapetala</i>	76	119	203	95	4	497	1.7	11 (13)
<i>C.procera</i>	46	58	85	78	5	272	0.9	10 (14)
<i>S.rubra</i>	40	56	49	36	0	181	0.6	15 (15)
Σ	7643	7575	5837	7466	188	28709	100	

espèces (*P.schomburgkiana*, *L.persistens* et *O.asbeckii*) représentent chacune plus de 10% des individus inventoriés, et 48% de l'effectif total des stades jeunes (tableau 3.1). A l'échelle des populations complètes, elles représentent 47% de l'effectif des quinze espèces (tableau A.5, p.194). Les espèces les plus rares, *S.rubra* et *C.procera*, présentent des abondances relatives inférieures à 1% (tableau 3.1).

Les rangs d'abondance des espèces dans les stades jeunes et dans la population totale sont semblables : les espèces les plus communes dans les jeunes stades sont les plus communes en général (tableau 3.1). Ils sont également comparables entre les deux ensembles (stades jeunes et stades avancés). Trois espèces cependant sont plus abondantes dans les stades jeunes que dans les stades avancés : *O.asbeckii*, la plus commune des quinze espèces dans les stades jeunes et 5^e en abondance dans les stades avancés (tableau 3.1), *V.michelii* (5^e et 13^e rang), et *Q.rosea* (6^e et 12^e rang). Chez *O.asbeckii*, cette différence de rang reflète la petite taille de l'espèce qui occupe le sous-bois au stade adulte et dépasse rarement 15 cm de DBH (voir distribution diamétrique, annexe A.6.1, p198). Chez *V.michelii* et *Q.rosea*, elle indique l'abondance relative élevée des stades jeunes dans la population. Au contraire, *E.falcata* et *B.prouacensis* ont des rangs plus élevés dans les stades avancés (8/3 pour *E.falcata* et 11/6 pour *B.prouacensis*) : les stades jeunes montrent un déficit relatif marqué.

L'examen des données brutes montre une forte variabilité d'abondance des jeunes stades dans les traitements. Trois espèces sont moins abondantes dans les parcelles traitées relativement à la parcelle témoin : *O.asbeckii*, *E.grandiflora*, *P.cochlearia* (tableau 3.1). Au contraire, les effectifs dans les trois parcelles traitées sont plus élevés qu'en parcelle témoin chez cinq espèces : *V.michelii*, *D.guianensis*, *T.melinonii*, *G.hexapetala* et *C.procera*. Chez les autres espèces, ils ne montrent pas de différence systématique par rapport à la parcelle témoin. En particulier, *Q.rosea* est totalement absente dans le traitement 2, ce qui indique la répartition particulière de la population sur le site (voir chapitre 4, p.96, et carte p.178).

Les espèces sélectionnées diffèrent à la fois dans leur abondance relative au sein du peuplement et entre les parcelles. Chez certaines, ces différences sont reliées à des écarts importants d'abondance entre les stades jeunes et les stades avancés. Un examen plus détaillé des répartitions des effectifs par stade de développement peut permettre de relier leur démographie aux conditions de milieu (bas-fonds et perturbations causées par les traitements).

3.2 Classes démographiques : définition et ratios

3.2.1 Définition des stades juvénile, immature et adulte

Les espèces étudiées ont des potentialités de croissance et des tailles maximales différentes (chapitre 2). En conséquence, une classe de taille représente des stades de développement variables selon les espèces. Il est nécessaire de tenir compte de ces dif-

3.2. Classes démographiques : définition et ratios

Espèce	D _{juv}	D _{mat}	D _{max}	TAB. 3.2. <i>Limites des classes démographiques (DBH en cm).</i> <i>La taille limite inférieure, fixée lors de l'inventaire des jeunes individus, est de 1 cm pour toutes les espèces.</i> D _{juv} : <i>taille limite supérieure des juvéniles.</i> D _{mat} : <i>diamètre à maturité (cf. p.56),</i> D _{max} : <i>diamètre maximal dans la population en 2002.</i>
<i>G.hexapetala</i>	2	10	24	
<i>O.asbeckii</i>	2		27	
<i>P.schomburgkiana</i>	2		39	
<i>B.prouacensis</i>	2	25	69	
<i>L.persistens</i>	2		37	
<i>L.alba</i>	3		57	
<i>C.procera</i>	5		47	
<i>D.guianensis</i>	5		79	
<i>V.michelii</i>	6		50	
<i>E.grandiflora</i>	3	35	93	
<i>S.rubra</i>	3		73	
<i>E.falcata</i>	4		74	
<i>P.cochlearia</i>	4		82	
<i>Q.rosea</i>	4		80	
<i>T.melinonii</i>	9		62	

férences pour caractériser les relations entre juvéniles et adultes par espèce. Pour cela, nous avons défini le stade juvénile relativement aux potentialités de croissance des espèces. Suivant une approche classique et dans un but pratique, les stades de développement ont été définis par des classes de taille (DBH) propres à chaque espèce (tableau 3.2). On parlera de classe démographique pour une classe de taille correspondant à un stade de développement.

Le stade *juvénile* rassemble les individus des stades jeunes dont l'apparition est le plus susceptible d'avoir eu lieu juste après les traitements sylvicoles. La taille limite supérieure de ce stade correspond à la taille qu'aurait atteinte en 2002 un individu moyen de DBH 1 cm en 1989, après la période de traitement : cette taille a été calculée en utilisant l'accroissement diamétrique des plus petits arbres suivis à Paracou (classe [10 – 15] cm DBH, cf. p.50). Le stade *adulte* rassemble les arbres reproducteurs capables de produire des diaspores. La limite de taille inférieure de la classe des arbres adultes est la taille à maturité (D_{mat}), définie au chapitre 1 (p.56). Entre ces deux stades, le stade *immature* rassemble les arbres n'ayant pas encore atteint la taille à maturité.

3.2.2 Prise en compte des adultes morts

La mortalité, soit d'origine naturelle, soit causée par les traitements sylvicoles, entraîne la disparition d'arbres adultes. Ces disparitions peuvent biaiser l'analyse des relations juvéniles – adultes à cause d'une sous-estimation des effectifs d'adultes, parents potentiels des juvéniles des populations étudiées (Condit et al., 1992b), et par une sur-estimation des distances entre les individus des deux stades. Pour tenir compte de ces disparitions, les arbres inventoriés de diamètre $\geq D_{mat}$ et morts de façon naturelle ou du fait des traitements sylvicoles ont été inclus pour les besoins des analyses à l'ensemble des adultes, à partir du suivi des parcelles.

Cependant, les données concernant les arbres morts ne sont pas homogènes entre

espèces. Lors de l'établissement du dispositif, les premiers inventaires des parcelles ont été réalisés en distinguant uniquement les espèces ayant un intérêt économique, selon leur nom vernaculaire (local). Un large groupe indifférencié a rassemblé toutes les autres (Gourlet-Fleury et al., 2004a). Dans certains cas, les correspondances entre noms vernaculaires et noms scientifiques sont sans ambiguïté. Mais les noms vernaculaires peuvent regrouper plusieurs espèces. En définitive, l'évolution des populations n'est connue en détail que pour *B.prouacensis*, *C.procera*, *D.guianensis*, *P.cochlearia*, *S.rubra* et *T.melinonii*. Pour les autres espèces, la détermination botanique n'a été affinée qu'en 1990, date à partir de laquelle sont connus les arbres morts chez *E.falcata*, *E.grandiflora*, *G.hexapetala*, *L.persistens*, *L.alba*, *O.asbeckii*, *P.schomburgkiana*, *Q.rosea* et *V.michelii*.

3.2.3 Analyse des ratios juvéniles/adultes

Les ratios entre les effectifs des juvéniles et des adultes donnent une image de la dynamique des populations à un instant donné. Leur comparaison à l'échelle des traitements permet de dégager des différences dans la démographie des espèces selon l'intensité de la perturbation. Afin de tenir compte de la disparition de parents potentiels, nous avons calculé ces ratios en incluant les effectifs des adultes morts, dans la mesure du possible (cf. §3.2.2). Selon les hypothèses présentées en introduction du chapitre, on s'attend à observer les ratios les plus élevés chez les espèces les plus héliophiles. De même, ces ratios sont *a priori* plus élevés chez ces espèces en parcelle traitée qu'en parcelle témoin, et inversement chez les plus tolérantes à l'ombre. L'effet des traitements n'a pas été testé, car nous ne disposions à cette échelle que d'une seule observation par traitement (parcelle).

A l'échelle du bloc Sud, les ratios varient de 1,1 pour *G.hexapetala* à 35 pour *V.michelii*, selon les classes de taille retenues (tableau 3.3 et graphique associé)¹. Les ratios les plus élevés (>10) sont atteints chez les espèces héliophiles *Q.rosea*, *T.melinonii* et *V.michelii*, mais également chez *L.persistens*, espèce sciaphile. Cinq espèces ont moins de trois juvéniles pour un adulte. Parmi celles-ci, *C.procera*, espèce héliophile, a un ratio de 1,6, inférieur à ceux des espèces sciaphiles *B.prouacensis*, *P.schomburgkiana* et de *S.rubra*, espèce tolérante (tableau 3.3). *G.hexapetala* présente le ratio le plus faible des quinze espèces (1,1). Enfin, six espèces ont des ratios intermédiaires de 3,6 chez *E.falcata* à 8,6 chez *E.grandiflora*.

A l'échelle des traitements, la majorité des espèces (11/15) a un ratio maximal dans l'une des parcelles traitées (tableau 3.3). Parmi celles-ci, figurent quatre espèces sciaphiles (*G.hexapetala*, *L.persistens*, *B.prouacensis* et *P.schomburgkiana*), une espèce tolérante (*L.alba*), trois espèces hemi-tolérantes (*E.falcata*, *E.grandiflora* et *Q.rosea*) et deux héliophiles (*T.melinonii* et *V.michelii*). Les différences les plus importantes sont observées chez les espèces héliophiles et chez *Q.rosea* (tableau 3.3). Au contraire, chez *D.guianensis*, *S.rubra*, *O.asbeckii* et *P.cochlearia*, de tolérance à l'ombre variable, les juvéniles sont plus abondants, relativement aux adultes, en parcelle témoin (T0)

¹Les effectifs utilisés pour le calcul des ratios sont présentés dans le tableau en annexe, p.195.

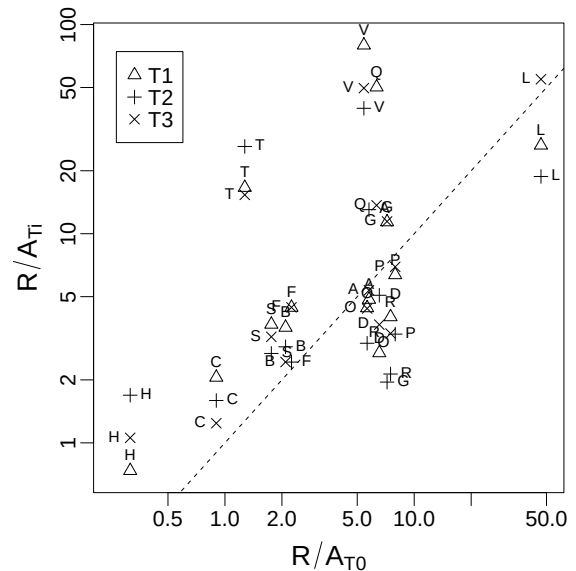
3.2. Classes démographiques : définition et ratios

TAB. 3.3. **Gauche** : Ratios juvéniles (J)/adultes (A, morts inclus), dans les quatre traitements (T0 à T3) et à l'échelle de la zone d'échantillonnage complète (BS).

Les espèces sont classées par rapport à la colonne BS dans l'ordre croissant. En **gras**, ratio maximal. Les effectifs des deux stades J et A sont présentés dans l'annexe A.5.3.

Droite : Graphique des ratios en parcelles exploitées (T1 à T3) en fonction du ratio en parcelle témoin (T0), échelles logarithmiques. Pointillés : droite d'égalité des ratios. Les espèces sont représentées par une lettre indiquée dans le tableau.

Espèce		T0	T1	T2	T3	BS
<i>G.hexapetala</i>	H	0.3	0.7	1.7	1.1	1.1
<i>C.procera</i>	C	0.9	2.1	1.6	1.2	1.6
<i>B.prouacensis</i>	B	2.1	3.6	2.9	2.4	2.7
<i>S.rubra</i>	R	7.5	4.0	2.1	3.3	2.9
<i>P.schomburgkiana</i>	S	1.8	3.7	2.7	3.2	3.0
<i>E.falcata</i>	F	2.3	4.5	2.4	4.4	3.8
<i>O.asbeckii</i>	O	5.6	4.4	3.0	4.4	4.4
<i>D.guianensis</i>	D	6.5	2.7	5.1	3.7	4.8
<i>L.alba</i>	A	5.8	4.9	13.0	5.4	6.2
<i>P.cochlearia</i>	P	7.9	6.4	3.3	6.9	7.1
<i>E.grandiflora</i>	G	7.2	11.4	1.9	11.4	8.6
<i>Q.rosea</i>	Q	6.3	50.2	—	13.7	12.4
<i>T.melinonii</i>	T	1.3	16.6	26.1	15.3	17.1
<i>L.persistens</i>	L	46.8	26.5	18.8	54.8	30.1
<i>V.michelii</i>	V	5.4	79.7	39.8	49.7	35.0



qu'en parcelle traitée (T1 à T3, tableau 3.3). La comparaison des parcelles traitées entre elles montre que la parcelle du traitement 2 a une position singulière. Dans ce traitement, les ratios ont des valeurs extrêmes, maximale pour *L.alba* et minimale pour *E.grandiflora*, *P.cochlearia* et *L.persistens*. *E.falcata* a également un ratio plus faible en T2 (comparable au ratio en T0, tableau 3.3).

Les ratios présentés révèlent des tendances entre espèces et selon les traitements : les ratios plus élevés dans les parcelles traitées pour la plupart des espèces indiquent un effet favorable des traitements sur la régénération. Les différences les plus fortes entre la parcelle témoin et les parcelles traitées sont atteintes chez les espèces héliophiles et chez *Q.rosea*.

Dans la suite, nous nous intéressons aux distributions des populations actuelles relativement aux habitats définis par la distance aux bas-fonds et aux perturbations causées par les traitements (chapitre 1). Les données utilisées correspondent à l'inventaire complet des populations en 2002, et n'incluent donc pas les adultes morts.

3.3 Sélection d'habitat par espèce et par stade

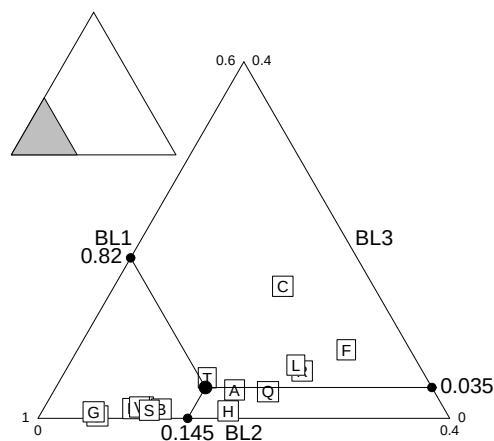
3.3.1 Évaluation par l'abondance spécifique relative

La tolérance des espèces à l'engorgement en eau a été évaluée par la position des arbres relativement aux habitats définis au chapitre 1 (p.32). Les trois habitats correspondent aux modalités de la variable BL : hors bas-fond (BL1), zone de transition (BL2) et bas-fonds (BL3). L'écart à la distribution moyenne des quinze espèces dans les différentes zones a fourni une estimation relative de la tolérance spécifique (tableau 3.4). Lorsque les quinze espèces sont confondues, les abondances relatives dans les trois zones sont : 84% en BL1, 14% en BL2 et 3% en BL3.

Parmi les quinze espèces, quatre sont supérieures en abondance par rapport à la moyenne en bas-fonds (*C.procera*, *E.falcata*, *L.persistens* et *S.rubra*, tableau 3.4). *C.procera*, en particulier, a l'abondance relative la plus élevée dans cet habitat. *E.falcata*, en deuxième position dans les bas-fonds, est l'espèce la plus abondante dans la zone de transition (tableau 3.4). Deux espèces, *L.persistens*, *S.rubra*, ont également une part importante de leur population dans cette zone (tableau 3.4). Les effectifs sont faibles chez *S.rubra* qui est l'espèce la moins abondante au sein des quinze étudiées (tableau 3.1).

TAB. 3.4. Distribution des populations étudiées sur le bloc Sud complet par rapport aux bas-fonds. Les colonnes correspondent aux modalités du facteur BL : BL1, arbres hors bas-fond, BL2, arbres en zone de transition, BL3, arbres en bas-fonds. Pour chaque modalité, la colonne d% indique la différence en % entre l'abondance relative d'une espèce dans la zone correspondante et la proportion pour les 15 espèces. Les espèces sont classées en fonction de la colonne d% pour BL3, puis d% pour BL1. Le graphique présente les pourcentages du tableau, chaque espèce étant représentée par une lettre. Le petit triangle de gauche indique la partie correspondant au grand triangle en grisé. Le point correspond à la position moyenne des 15 espèces. Les espèces ayant des positions proches sur le graphique sont rassemblées dans le tableau.

Espèce		BL1	d%	BL2	d%	BL3	d%
<i>C.procera</i>	C	353	-15	84	2	76	12
<i>E.falcata</i>	F	1438	-18	567	12	167	5
<i>L.persistens</i>	L	4133	-12	1267	8	343	3
<i>S.rubra</i>	R	162	-12	52	9	12	2
<i>Q.rosea</i>	Q	1428	-8	391	7	56	0
<i>L.alba</i>	A	2736	-5	604	4	110	0
<i>T.melinonii</i>	T	786	-3	137	0	44	2
<i>G.hexapetala</i>	H	584	-3	130	4	6	-2
<i>B.prouacensis</i>	B	1260	4	165	-3	15	-2
<i>D.guianensis</i>	D	1191	5	128	-4	17	-2
<i>P.schomburgkiana</i>	S	3693	5	431	-4	38	-2
<i>P.cochlearia</i>	P	1566	6	150	-5	19	-2
<i>V.michelii</i>	V	2106	6	217	-5	30	-2
<i>E.grandiflora</i>	G	1814	10	97	-9	14	-2
<i>O.asbeckii</i>	O	5940	10	356	-8	17	-3



Enfin, trois espèces ont une position moyenne : *T.melinonii*, *L.alba* et *G.hexapetala*. Parmi celles-ci, *G.hexapetala* est surtout abondante en zone de transition, alors que *T.melinonii* et *L.alba* sont plus proches de la distribution moyenne.

Sept espèces, en revanche, sont plus abondantes en dehors des bas-fonds par rapport à la distribution moyenne (de *B.prouacensis* à *O.asbeckii*, tableau 3.4). De *B.prouacensis* à *V.michellii*, les espèces sont représentées de façon similaire et montrent une préférence pour l'habitat hors bas-fond. En fin de tableau, *O.asbeckii* et *E.grandiflora* ont une distribution similaire. Ces espèces sont les moins tolérantes de l'étude aux conditions d'habitat dans les bas-fonds.

3.3.2 Répartition des stades par habitat

D'après les distributions relatives, environ la moitié des espèces de l'étude (7/15) sont affectées négativement par les conditions d'habitat dans les bas-fonds, et sont réparties principalement en dehors des bas-fonds. Huit espèces, en revanche, sont abondantes dans les bas-fonds et/ou en zone de transition (de *C.procera* à *G.hexapetala*, tableau 3.4). Pour ces espèces, nous avons détaillé l'étude des répartitions des stades de développement en fonction des habitats. Les tables de contingence *Classe* × *Habitat* ont permis de tester l'indépendance de la distribution des stades relativement aux habitats. Cette analyse suit une approche similaire à celle de Clark et Clark (1998). Les effectifs de *G.hexapetala* et *S.rubra* étant faibles, elles n'ont pas été considérées dans l'analyse (tableau 3.4).

Sous l'hypothèse nulle d'indépendance (H_0), la fréquence associée à une cellule de la table d'une espèce est le produit de la fréquence des classes toutes modalités confondues et de la proportion de la population dans cette modalité² : $f(C_i \cap BL_j) = f(C_i) \times f(BL_j)$, pour la classe C_i dans la modalité BL_j . H_0 peut être évaluée par un test du χ^2 qui repose sur l'indépendance des observations (discutée en fin de chapitre). Parmi les six espèces retenues, l'effet du facteur BL est significatif au seuil de 5% uniquement chez *L.alba* (tableau 3.5). Dans tous les cas, les différences entre les effectifs observés et les effectifs attendu sous H_0 informent sur les associations entre stade de développement et habitat.

Espèce	χ^2	p
<i>C.procera</i>	0.7	0.9 ·
<i>E.falcata</i>	5.9	0.2 ·
<i>L.persistens</i>	7.8	0.09 ·
<i>Q.rosea</i>	5.6	0.2 ·
<i>L.alba</i>	19.9	0.001 ***
<i>T.melinonii</i>	3.3	0.5 ·

TAB. 3.5. Test du χ^2 d'indépendance des effectifs des classes démographiques par rapport au facteur BL.

Chez *C.procera*, les juvéniles sont favorisés dans les bas-fonds, au sens où le déséquilibre d'effectif observé est positif par rapport à H_0 (figure 3.1, gauche). Cette position est concordante avec celle des adultes. Chez *E.falcata*, les juvéniles sont également favorisés dans les bas-fonds (figure 3.1), alors que les adultes sont plus abondants qu'attendu en zone de transition. *L.persistens* et *L.alba* montrent des distributions similaires entre elles (figure 3.1, milieu) : les juvéniles de ces deux espèces sont plutôt situés en dehors des bas-fonds. Chez *L.alba*, leur position est concordante avec celles des adultes,

²D'autres hypothèses nulles sont possibles, voir Gotelli et Graves (2000).

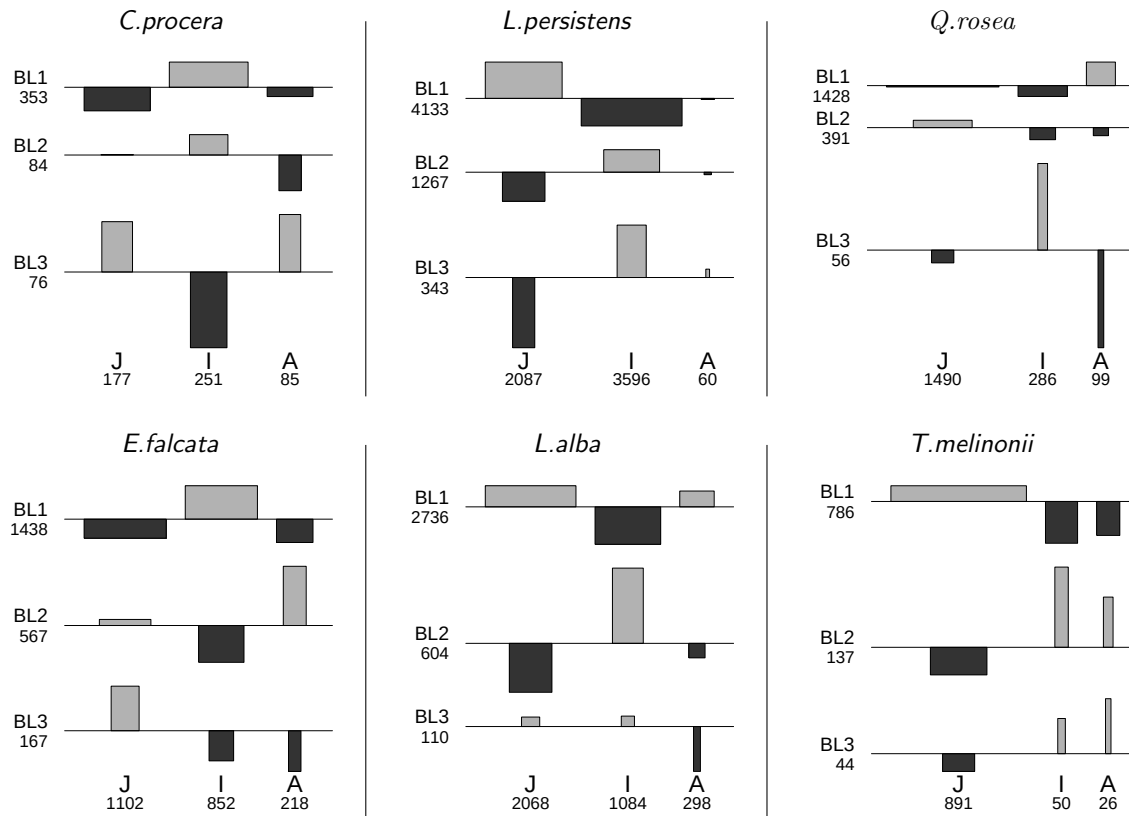


FIG. 3.1. Distribution des classes démographiques par rapport aux bas-fonds.

Pour chaque espèce, les lignes correspondent aux modalités du facteur BL. Sur chaque ligne, trois classes démographiques sont représentées : les juvéniles J, les immatures I et les adultes A. Les effectifs marginaux sont indiqués par classe et par modalité. Les rectangles représentent les déviations entre effectifs observés (o) et attendus dans le cas d'indépendance entre classe démographique et habitat (a). En gris (resp. noir), effectifs observés supérieurs (inférieurs) aux effectifs attendus. La surface des rectangles est proportionnelle à la différence $o - a$ sous l'hypothèse d'indépendance (hauteur $\propto$ résidu de Pearson $= \frac{o-a}{\sqrt{a}}$, largeur $\propto \sqrt{a}$)

également bien représentés en dehors des bas-fonds. Chez *L.persistens*, en revanche, les adultes, dont l'abondance est faible, sont plutôt présents dans les bas-fonds. Enfin, chez *Q.rosea* et *T.melinonii*, les distributions sont également proches (figure 3.1, droite). Les effectifs observés sont plus éloignés des attendus chez *T.melinonii* que chez *Q.rosea* qui montre une répartition relativement uniforme. Chez *T.melinonii*, les juvéniles sont favorisés hors bas-fond (BL1), tandis que chez *Q.rosea*, ils montrent une faible association positive avec la zone de transition (BL2).

Chez les six espèces analysées en détail, les juvéniles et les adultes ne sont pas représentés de façon uniforme dans les différents habitats, ce qui est une indication de tolérance différente. Chez *E.falcata*, la tolérance aux conditions d'engorgement semble diminuer chez les adultes. En effet, ceux-ci sont surtout présents à proximité des bas-fonds, mais ils sont moins abondants que les juvéniles dans les bas-fonds eux-mêmes. Cette différence ne s'observe pas chez *C.procera*. Chez les autres espèces considérées, les effectifs déséquilibrés limitent les conclusions de ces analyses.

3.4 Sensibilité aux milieux perturbés

3.4.1 Échantillonnage des facteurs liés aux traitements

Les traitements sylvicoles ont entraîné des perturbations dues à la création des pistes de débardage, et à la destruction d'arbres, soit par l'abattage, soit par les dégâts causés par la chute d'arbres exploités. Selon une approche similaire à celle utilisée pour les bas-fonds, nous avons évalué l'abondance des espèces et des stades dans les milieux définis par les facteurs *pistes de débardage* (ST) et *dégâts d'abattage* : 1. *témoin*, 2. *tampon de 10 m*, 3. *perturbé* (chapitre 1). Pour cette analyse, seules les parcelles traitées (T1 à T3) ont été considérées. De plus, les stades immature et adulte ont été cumulés en une classe d'arbres, désignée comme complémentaire (C), afin de limiter les déséquilibres d'effectifs entre les classes.

Les effets des pistes et des dégâts d'abattage ont d'abord été considérés séparément. Dans ce cas, nous avons retenu, pour l'analyse d'un facteur (par exemple ST), uniquement les arbres vivants situés en milieu non perturbé pour l'autre facteur (hors LD3). Cet échantillonnage a permis d'analyser indépendamment les effets des deux facteurs. Dans certains cas, il a pu entraîner un déséquilibre d'effectif du fait de l'exclusion des zones dans lesquelles les deux types de perturbation ont eu lieu. Nous avons ensuite défini un facteur de perturbation caractérisant un effet d'ensemble des perturbations (P). Ce facteur prend en compte la perturbation maximale indiquée par les facteurs pistes et dégâts : pour chaque arbre, P est défini par $P = \max(ST, LD)$.

3.4.2 Distribution en milieu perturbé

Chez onze espèces sur quinze, l'un des trois facteurs de perturbation au moins a un effet significatif (au seuil de 5%). Les pistes ont un effet dans neuf cas sur quinze. Parmi les espèces concernées, cinq ne sont pas influencées par les dégâts (*O.asbeckii*, *L.persistens*, *G.hexapetala*, *E.grandiflora* et *V.michelii*, tableau 3.6). Quatre sont influencées par les pistes et les dégâts simultanément (*P.schomburgkiana*, *L.alba*, *E.falcata* et *Q.rosea*). Une seule espèce, *P.cochlearia*, est influencée par les perturbations dues aux dégâts, alors que les pistes n'influencent pas ses effectifs (tableau 3.6). L'effet du facteur P est redondant avec celui des pistes, sauf chez *P.cochlearia* où il correspond à un effet des dégâts, chez *O.asbeckii* où l'effet d'ensemble n'est pas détecté, et chez *T.melinonii* où aucun effet n'est détecté pour les facteurs séparés. Enfin, chez quatre espèces (*B.prouacensis*, *S.rubra*, *D.guianensis* et *C.procera*), les effectifs des classes J et C sont indépendants des facteurs testés. Chez certaines espèces, le déséquilibre d'effectif entre les classes peut limiter la puissance des tests : ce peut être le cas en particulier chez *V.michelii* et *T.melinonii* (figures 3.4.2).

Les tests réalisés permettent de détecter un effet de la perturbation sur la distribution des effectifs, mais ne renseignent pas sur le sens des associations, ni sur les milieux dans lesquels les juvéniles sont les plus abondants. Les cas dans lesquels les juvéniles

sont favorisés, au sens d'un déséquilibre positif, sont résumés dans le tableau 3.6 (notés J_+ , d'après les graphiques d'association, pp.75 et 76). Pour la plupart des espèces, les juvéniles sont favorisés sur les pistes et leur tampon (ST2 et ST3), et dans les zones de dégât (LD3), relativement aux individus de la classe C (tableau 3.6).

Dans le détail, les distributions de plusieurs espèces diffèrent de ces tendances :

- Par rapport aux pistes, les juvéniles de *B.prouacensis*, *E.falcata*, *Q.rosea*, *C.procera* ne sont favorisés que dans le tampon (tableau 3.6). Chez *S.rubra*, ils sont excédentaires en zone non perturbée uniquement.
- Par rapport aux dégâts, les juvéniles de *G.hexapetala* et *O.asbeckii*, deux espèces sciaphiles, sont défavorisés en zone perturbée, mais favorisés dans le tampon chez *O.asbeckii* (tableau 3.6). Chez *P.cochlearia*, les juvéniles ne sont favorisés que dans le tampon.

Le cas des trois espèces héliophiles *C.procera*, *V.michelii* (héliophiles) et *Q.rosea* (semi-tolérante) est particulier. Les juvéniles de *C.procera* sont favorisés à la fois en zone perturbée et en zone non perturbée par rapport aux dégâts (déficit dans les tampons), et dans le tampon des pistes (tableau 3.6). L'excédent de juvéniles en zone non perturbée pourrait être dû à un effet favorable des chablis naturels en dehors des zones de dégât. Ceux de *V.michelii* et *Q.rosea* sont favorisés en zone non perturbée uniquement. Chez ces espèces, la classe C est excédentaire dans les zones de dégât. Ces espèces pouvant

TAB. 3.6. Test d'indépendance des effectifs des classes démographiques par rapport aux facteurs d'exploitation.

Tol. : groupes de tolérance à l'ombre (p.57), S. espèces sciaphiles, T. espèces tolérantes, hT. espèces héliophiles. ST. pistes de débordage, LD. dégâts d'abattage, P = max(ST, LD), p : p-valeur du test du χ^2 , $*** < 10^{-3}$, $** < 10^{-2}$, $* < 5.10^{-2}$, $\cdot \geq 5.10^{-2}$. J_+ : milieu dans lequel les effectifs observés des juvéniles sont supérieurs aux attendus sous l'hypothèse d'indépendance (d'après graphiques d'association, p.75-76) : 1. zone témoin (non perturbée), 2. tampon de 10 m, 3. zone perturbée (entre parenthèses, différences faibles).

Espèce	Tol.	ST			LD			P	
		χ^2	p	J_+	χ^2	p	J_+	χ^2	p
<i>O.asbeckii</i>	S	15.4	**	2-(3)	1.1	$\cdot$	(1)-2	0.9	$\cdot$
<i>L.persistens</i>		8.9	**	2-3	4.6	$\cdot$	3	30.4	***
<i>G.hexapetala</i>		7.2	*	2-3	1.6	$\cdot$	1	8.6	**
<i>B.prouacensis</i>		2.5	$\cdot$	2	0.3	$\cdot$	3	5.2	$\cdot$
<i>P.schomburgkiana</i>		35.2	***	2-3	9.7	**	3	74.3	***
<i>S.rubra</i>	T	0.8	$\cdot$	1	2.3	$\cdot$	3	2.0	$\cdot$
<i>L.alba</i>		30.2	***	2-3	12.1	**	3	60.9	***
<i>P.cochlearia</i>		1.4	$\cdot$	(2)-3	6.7	*	2	11.0	**
<i>E.falcata</i>	hT	10.3	**	2	8.3	*	3	83.3	***
<i>Q.rosea</i>		6.7	*	2	12.1	***	1	8.8	**
<i>E.grandiflora</i>		11.2	**	2-3	0.6	$\cdot$	3	13.3	**
<i>D.guianensis</i>		0.1	$\cdot$	2-3	0.9	$\cdot$	3	5.1	$\cdot$
<i>C.procera</i>	H	2.1	$\cdot$	2	3.3	$\cdot$	1-3	5.4	$\cdot$
<i>V.michelii</i>		6.5	*	2-(3)	4.1	$\cdot$	1	6.1	$\cdot$
<i>T.melinonii</i>		1.9	$\cdot$	2-3	4.0	$\cdot$	3	19.6	***

avoir une croissance rapide en pleine lumière, il est possible que les individus ayant profité de l'ouverture du milieu causée par les traitements sylvicoles aient été pris en compte dans la classe C, et non dans la classe J.

3.5 Discussion

A l'échelle du bloc Sud, les abondances varient fortement au sein des quinze espèces étudiées : trois d'entre elles (*O.asbeckii*, *L.alba*, *L.persistens*) représentent chacune plus de 10% des arbres étudiés, tandis que *C.procera* et *S.rubra* représentent au contraire moins de 1%. Chez toutes les espèces, l'abondance locale varie à la fois selon l'engorgement en eau des sols et selon les perturbations causées lors des traitements sylvicoles.

Sélection d'habitat en fonction de l'engorgement des sols

De manière générale, les juvéniles de toutes les espèces sont capables de s'installer dans les bas-fonds. Cependant, l'abondance totale présente de fortes variations entre les bas-fonds et les zones mieux drainées. L'engorgement provoque un déficit de survie avant le stade juvénile chez sept d'entre elles (*O.asbeckii*, *E.grandiflora*, *B.prouacensis*, *P.schomburgkiana*, *P.cochlearia*, *Q.rosea*, *D.guianensis*). Au contraire, deux espèces (*E.falcata* et *C.procera*) sont préférentiellement présentes dans les bas-fonds, et six montrent une position intermédiaire moins stricte vis-à-vis des habitats considérés (*L.persistens*, *L.alba*, *T.melinonii*, *Q.rosea*, *S.rubra* et *G.hexapetala*). Ce classement a été élaboré de façon relative à la tolérance moyenne au sein du groupe d'espèces étudiées. Le gradient de tolérance mis en évidence peut n'être représentatif que d'une gamme limitée de comportements par rapport à l'ensemble du peuplement. Ainsi, la tolérance des espèces intermédiaires de l'étude a pu être sur-estimée par rapport à la tolérance moyenne du peuplement.

Le classement réalisé est cependant cohérent avec celui de Collinet (1997) à partir d'une étude des stades avancés (de DBH supérieur à 10 cm) dans les parcelles témoins de Paracou (tableau 3.7), sauf chez *Q.rosea*, *L.alba* et *S.rubra*. Ces trois espèces, pour lesquelles nous concluons à une tolérance moyenne aux bas-fonds, ont été classées « hors bas-fonds » pour *Q.rosea* et *L.alba*, et « indifférente » pour *S.rubra*. Ces divergences s'expliquent en partie par les stades pris en compte (plus précoces ici). Par exemple, chez *L.alba* et *Q.rosea*, les adultes sont essentiellement présents en dehors des bas-fonds (figure 3.1). De plus, la définition des bas-fonds varie également entre les deux études. Dans celle de Collinet (1997), les bas-fonds ont été définis par Barthès (1991b) à partir de l'humidité du profil de sol, information qui n'était pas disponible sur les parcelles traitées du dispositif. Leur extension est plus importante selon cette définition et inclut en partie les surfaces définies comme zone de transition dans notre étude.

TAB. 3.7. Typologie des espèces basée sur leur abondance (arbres de DBH supérieur à 10 cm) dans les bas-fonds des parcelles témoins de Paracou (adapté de Colli-net, 1997). **BL** : espèces plus abondantes dans les bas-fonds, **hBL** : espèces plus abondantes hors bas-fonds, **Ind** : espèce indifférente.

	Espèce
BL	<i>C.procera</i>
	<i>E.falcata</i>
Ind	<i>S.rubra</i>
	<i>Q.rosea</i>
	<i>L.alba</i>
hBL	<i>B.prouacensis</i>
	<i>D.guianensis</i>
	<i>E.grandiflora</i>
	<i>O.asbeckii</i>
	<i>P.cochlearia</i>

Effet des perturbations sur la démographie

A l'échelle des parcelles, les traitements ont eu un effet destructeur et ont réduit les effectifs des populations étudiées. Comme nous l'avons supposé en introduction, suite à ces perturbations, le recrutement a pu augmenter chez les espèces héliophiles du fait de l'ouverture du milieu, ou au contraire être limité par des conditions de milieu défavorables pour les espèces sciaphiles. Les résultats accumulés dans ce chapitre confirment en partie ces hypothèses. A l'échelle des parcelles, l'abondance des jeunes stades est plus élevée dans les parcelles traitées que dans la parcelle témoin chez cinq des espèces étudiées. Il s'agit des trois espèces héliophiles (*C.procera*, *V.michelii* et *T.melinonii*), de l'espèce héli-tolérante *D.guianensis* et de l'espèce *a priori* sciaphile *G.hexapetala*. Chez ces espèces, le recrutement semble avoir été favorisé. Au contraire, il semble avoir été limité chez *O.asbeckii*, *P.cochlearia* et *E.grandiflora* dont les effectifs en parcelle témoin sont supérieurs à ceux dans les trois parcelles traitées.

Les différences observées dans les ratios juvéniles/adultes confirment la surabondance des juvéniles de *V.michelii*, *C.procera*, *T.melinonii* et *G.hexapetala* dans les parcelles traitées, et au contraire le déficit de ceux d'*O.asbeckii* et de *P.cochlearia*. Le caractère sciaphile de *G.hexapetala* au stade juvénile peut être mis en doute. De même, le cas de *C.procera* est particulier : les juvéniles restent peu abondants relativement aux adultes, contrairement à ce que l'on observe chez les autres espèces héliophiles. Chez cette espèce, le recrutement a été moins favorisé que chez les autres espèces héliophiles. Ce peut être dû à une mortalité d'origine biotique élevée dans les stades précoces de la régénération ou à une diminution du nombre de graines dispersées dans le milieu suite à la disparition des adultes lors des traitements.

Chez *D.guianensis* et *E.grandiflora*, la variabilité naturelle de répartition des populations a pu masquer l'effet des perturbations sur l'abondance. En effet, *D.guianensis* a un ratio juvéniles/adultes plus faible dans les parcelles traitées, ce qui laisse supposer un effet négatif des traitements sur l'installation et la survie des juvéniles. Cette espèce a fait l'objet d'une exploitation sélective lors des traitements : le recrutement a pu être limité par le nombre d'adultes reproducteurs restant et non par les conditions du milieu. Chez *E.grandiflora*, comme chez les autres espèces non considérées jusqu'ici, les

ratios juvéniles sont plus élevés en parcelle traitée, sauf chez *S.rubra*. Il faut toutefois rappeler qu'une part non estimable de la variabilité des ratios est due au fait que les données disponibles nous ont conduit à sous-estimer les effectifs des arbres morts de certaines espèces, et donc à sur-estimer le nombre de juvéniles par rapport au nombre d'adultes (p.63).

A l'échelle des pistes et des dégâts d'abattage, l'ouverture du milieu a eu un effet positif sur les effectifs de juvéniles quel que soit le degré de tolérance des espèces à l'ombre. Dans la plupart des cas, en effet, l'installation et la survie des juvéniles semblent avoir été favorisées sur les pistes de débardage et leur tampon, ainsi que dans les zones de dégât. Cet effet est surtout marqué chez les espèces tolérantes et hémi-tolérantes (nuancé chez *P.cochlearia* et *Q.rosea*). Chez les espèces héliophiles, il est finalement peu marqué, mais ce peut être dû à une problème de définition des juvéniles (discuté plus loin). Cet effet peut être surprenant chez les espèces sciaphiles. Le caractère sciaphile est cependant discutable : il n'est pas forcément en accord avec les différences observées dans les ratios juvéniles/adultes en début de chapitre. De plus, l'étude des comportements de croissance et de survie dans les stades avancés à Paracou a montré que l'ensemble des espèces était favorisé après traitement, y compris les espèces sciaphiles (Gourlet-Fleury et al., 2004a).

Problèmes liés aux données et aux méthodes

La définition des stades de développement reste dépendante de deux *a priori* concernant la potentialité de croissance et la taille à maturité. Dans le cas d'espèces héliophiles, la limite supérieure du stade juvénile peut induire une sous-estimation de l'éventail des tailles, et donc des effectifs, des individus dont l'installation a été favorisée par l'ouverture du milieu. Au contraire, chez les espèces sciaphiles, l'installation des juvéniles a pu avoir lieu avant les traitements. Dans ce cas, leur persistance dans le milieu traduit néanmoins un effet favorable de l'ouverture. Par ailleurs, chez *L.persistens*, les ratios juvéniles/adultes semblent très élevés, à cause d'effectifs d'adultes faibles. Nous soupçonnons chez cette espèce une sur-estimation de la taille à maturité (25 cm DBH, p.56) : les arbres seraient reproducteurs à un stade plus précoce que celui défini.

L'effet favorable d'ensemble mis en évidence dans les zones perturbées peut être biaisé par la destruction des individus lors des traitements. Cette destruction a entraîné *a priori* un déficit d'effectifs de la classe complémentaire (C) et a pu induire une sur-estimation "mécanique" de la classe J. Cela peut être vrai en particulier pour les pistes sur lesquelles la végétation est entièrement détruite au moment des traitements (contrairement aux zones de dégâts dans lesquelles des individus ont pu survivre) et dont le tracé tend à éviter les arbres de gros diamètre. Cependant, les juvéniles semblent avoir été favorisés dans le tampon des pistes, dans lequel l'effet destructeur n'a pas été ressenti.

L'effet tampon n'est visible que dans le cas des pistes, alors que les conditions environnementales ont aussi été modifiées en lisière par effet de bordure dans le cas

des dégâts d'abattage. Mais cet effet a mieux été pris en compte dans le cas des pistes que dans le cas des dégâts. En effet, les zones de dégât ont été définies par rapport à la position d'arbres proches non endommagés par l'abattage (chapitre 1, p.39). Cette définition surestime l'ouverture effective de la canopée : la modalité LD3 inclut, selon la définition utilisée, des zones proches des troncs d'arbres situées en bordure sous les houppiers s'étendant latéralement. Elle mélange des conditions de forte ouverture de la canopée et des conditions plus proches du tampon des pistes (modalité ST2). Cette tendance est confirmée par l'analyse de la structure de la canopée entre zones perturbées et non-perturbées : dans les zones de dégât, les conditions d'ouverture sont proches de celles observées dans le tampon, alors que les conditions d'ouverture au-dessus des pistes sont bien différentes de celles du tampon (chapitre 1, p.40).

Dans ce chapitre, les tests réalisés pour évaluer la liaison entre stade de développement et conditions du milieu reposent sur une hypothèse d'indépendance des observations. Cette indépendance peut être mise en cause, en particulier dans les cas de forte limitation par la dispersion (Clark et Clark, 1998; Harms et al., 2001). Chez toutes les espèces, les abondances locales sont variables en fonction des habitats, mais elles sont cependant non nulles, ce quel que soit le stade considéré : la dispersion a donc lieu dans tous les habitats. A ce niveau d'analyse, la limitation par la dispersion n'est pas évidente. Elle peut cependant avoir conditionné la distribution des espèces, en particulier celle des espèces réputées peu efficaces dans la dispersion.

3.6 Conclusion

Les différences d'abondance spécifique ont pu être reliées à la fois aux conditions édaphiques et aux effets des perturbations. A l'échelle du site d'étude, les conditions édaphiques sélectionnent différentes espèces selon leur sensibilité. A l'échelle des parcelles et à une échelle plus petite, les perturbations causées par les traitements sylvicoles ont modifié la démographie des espèces, à la fois en détruisant une partie des effectifs, et en modifiant l'accès à la ressource lumière. Le classement des espèces selon leur tolérance à l'ombre a permis d'expliquer en partie ces modifications. Nous avons toutefois mis en évidence des différences de comportement au sein des groupes de tolérance par rapport aux *a priori* (chapitre 2). Les conclusions de ces analyses restent limitées, en particulier du fait de l'influence possible de la dispersion. Dans le chapitre suivant, les interactions entre la répartition des juvéniles et celle des adultes sont caractérisées et mises en relation avec la tolérance à l'ombre et le mode de dispersion des espèces.

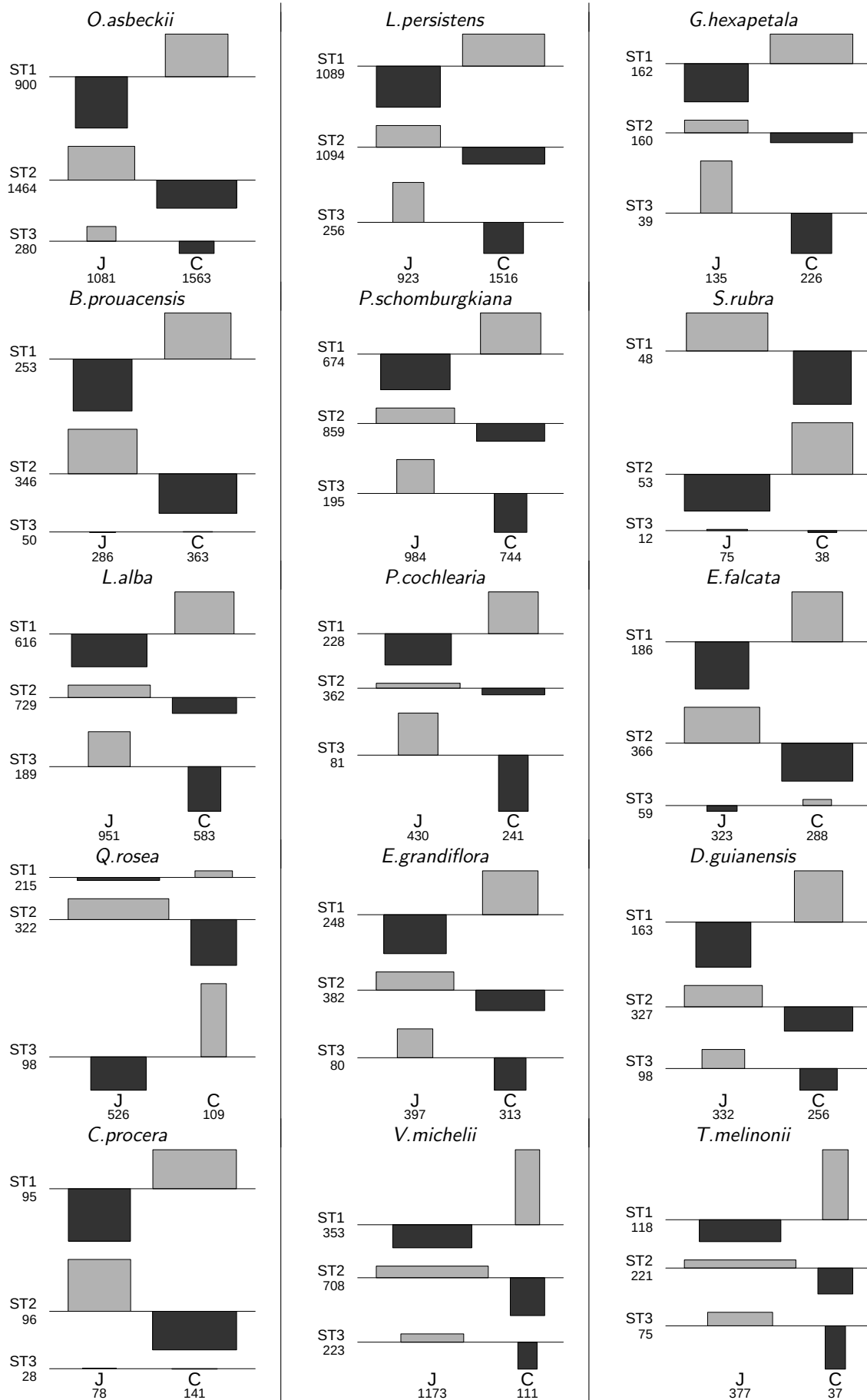


FIG. 3.2. Associations classes - pistes de débardage (ST). Voir la légende de la figure 3.4.2

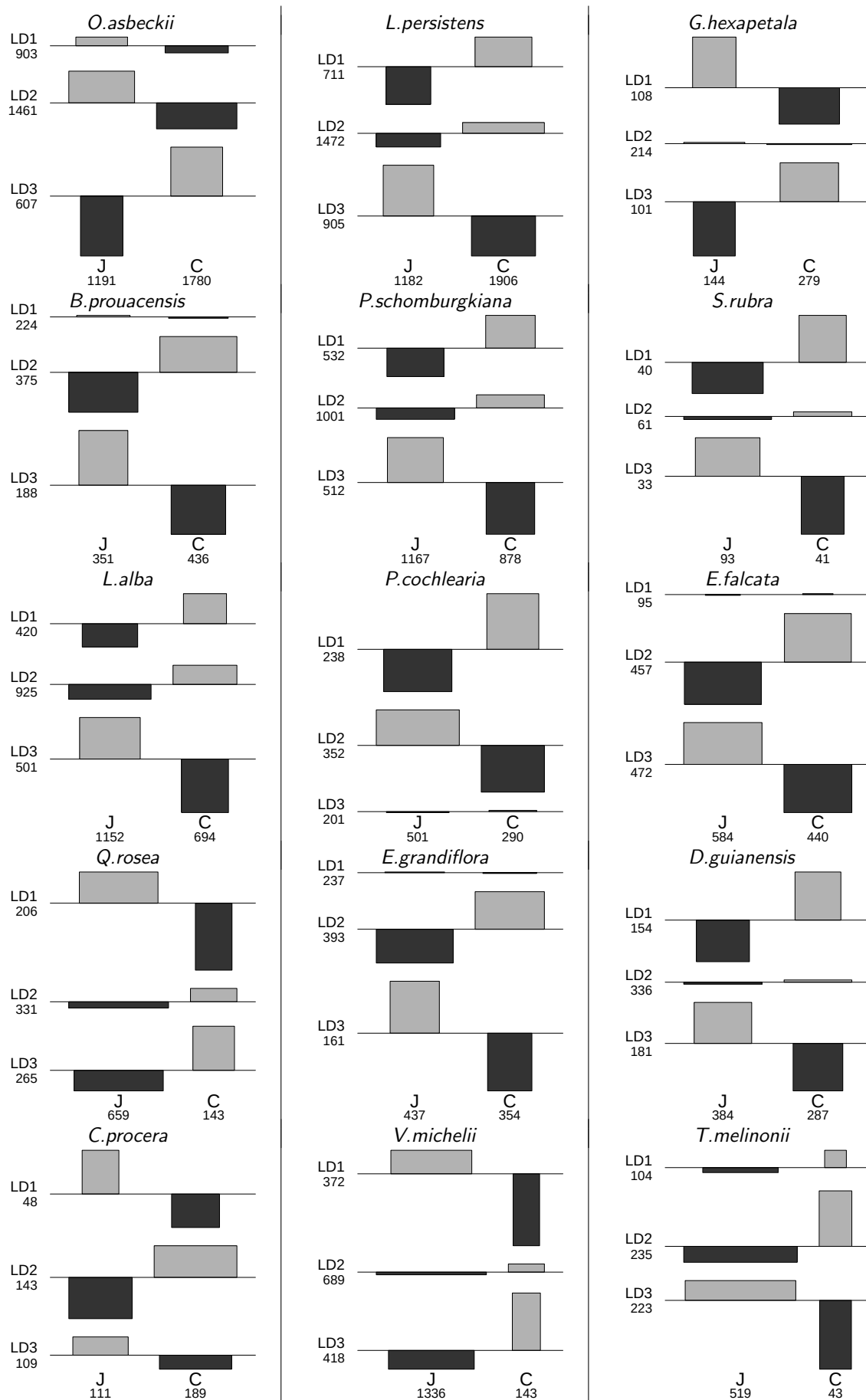


FIG. 3.3. Associations classes diamétriques – dégâts d'abattage (LD). Voir la légende de la figure 3.4.2

4

Répartition spatiale : structure et interaction juvénile – adulte

4.1	Hypothèses	78
4.1.1	Interactions et relations en parcelle témoin	78
4.1.2	Effets de la perturbation sur la répartition en parcelles traitées	80
4.2	Cadre d'analyse : les processus ponctuels	81
4.2.1	Processus univariés et bivariés	81
4.2.2	Le choix de l'hypothèse nulle	83
4.2.3	Propriétés des répartitions	85
4.3	Répartitions en parcelle témoin	86
4.3.1	Caractéristiques spatiales des adultes	87
4.3.2	Relations chez les juvéniles et interactions avec les adultes	89
4.4	Répartitions dans les parcelles traitées	93
4.4.1	Analyse multivariée des relations	94
4.4.2	Liaison entre répartition et perturbation	94
4.5	Discussion	97
4.6	Conclusion	101

LA répartition spatiale des juvéniles d'une espèce dépend en premier lieu des événements de dispersion des diaspores. Selon le mode de dispersion, ces événements induisent des associations spatiales juvéniles – adultes plus ou moins marquées et à des échelles différentes. Plus la dispersion est limitée, plus ces interactions sont influencées par la répartition des adultes. Ces interactions peuvent être modifiées par les filtres du milieu (biotiques : mortalité densité et distance-dépendante, abiotiques : perturbation liée à la mortalité naturelle, perturbation liée aux traitements) qui agissent sur les stades précoces de la régénération. Les interactions juvéniles – adultes observées, c'est-à-dire l'agrégation, la mise à distance (répulsion) ou l'absence de liaison, intègrent à la fois l'effet de la dispersion et l'effet de ces filtres.

En parcelle témoin, les filtres abiotiques (chablis et morts sur pied) sont aléatoirement répartis dans l'espace et peu marqués (Durrieu de Madron, 1994) : la répartition des juvéniles devrait résulter principalement des phénomènes de dispersion et de mortalité biotique, et peu de la survie liée à la tolérance à l'ombre (car peu de zones ouvertes). Dans les parcelles traitées, au contraire, l'ouverture liée aux traitements sylvicoles a favorisé l'installation et la survie des espèces, en fonction de leur tolérance à l'ombre (chapitre 3). La comparaison des interactions juvéniles – adultes entre parcelle témoin et parcelles traitées devrait donc permettre à la fois : (1) d'étudier l'effet spécifique du mode de dispersion et des filtres biotiques précoces sur la répartition des juvéniles (témoin) ; (2) de quantifier l'altération des interactions par la perturbation et d'étudier les liens éventuels avec les modes de dispersion d'une part, et le degré de tolérance à l'ombre des espèces d'autre part.

Dans la première partie du chapitre, les hypothèses de travail sont précisées. Puis nous présentons le cadre méthodologique : les répartitions sont étudiées en utilisant les outils d'analyse des processus ponctuels, dont un avantage est de permettre de caractériser les répartitions à de multiples échelles simultanément. Les répartitions des adultes, des juvéniles et leurs interactions sont ensuite analysées dans la parcelle témoin. Enfin, nous considérons l'impact des perturbations en comparant les répartitions entre parcelles traitées et parcelle témoin. Les résultats issus de cette caractérisation sont confrontés aux hypothèses et discutés en fin de chapitre.

4.1 Hypothèses

4.1.1 Interactions et relations en parcelle témoin

Les juvéniles sont, en général, plus abondants que les adultes (chapitre 3). On s'attend à trouver chez eux une structuration à plus grande échelle qu'au stade adulte et des relations plus prononcées entre individus, de type agrégatif. Ceci peut se traduire par une répartition en agrégats, alors que les adultes sont répartis de façon aléatoire, ou par des agrégats de dimension plus importante au stade juvénile qu'au stade adulte. Une forte agrégation des diaspores à proximité des adultes peut favoriser la mortalité

distance et/ou densité dépendante, en particulier due à la compétition intraspécifique. Dans un tel cas, les interactions juvéniles-adultes attendues sont de nature répulsive.

De façon générale, le mode de dispersion influence :

- les **interactions** juvéniles – adultes qui sont supposées décroître (moins marquées et à plus longue distance), de fortement positives à faibles, voire nulles selon le classement :
non-assisté (auto-, barochorie) > anémochorie > (endo-, syn-) zoochorie.
Chez les espèces zoochores, les interactions juvéniles – adultes attendues sont *a priori* fortes chez les rodontochores, peu efficaces en terme de distance de dispersion (*C.procera* dans le cas présent) (Forget, 1988).
- **l'agrégation** au sein des juvéniles :
 - Les juvéniles sont supposés d'autant plus agrégés que les espèces ont des distances de dispersion faibles.
 - A une échelle plus fine (quelques mètres), le degré d'agrégation des juvéniles varie *a priori* selon que les graines sont dispersées de façon « individuelle » ou « en paquets » (Howe, 1989). Chez les endozoochores, le transit des graines dans l'appareil digestif des disperseurs et leur rejet « en masse » dans le milieu conduirait à des pics de densité locale dans la répartition des juvéniles.

Ces hypothèses sont simplificatrices et constituent des attendus moyens. De fait, les espèces zoochores sont pour la plupart peu spécialisées et ont souvent plusieurs disperseurs (chapitre 2). De même, la distinction entre endo- et synzoochorie n'est pas stricte. Les chauves-souris, par exemple, réalisent une dispersion de type synzoochore au niveau des perchoirs en laissant tomber les graines des fruits qu'elles consomment. Mais elles réalisent également une dispersion endozoochore, souvent à longue distance, en rejetant des graines dans leurs fèces (Lobova et al., 2003). L'agrégation en masse à petite échelle peut également être plus ou moins marquée selon le nombre de graines contenues dans les fruits, et suivant les quantités consommées par les disperseurs (Howe, 1989).

Par ailleurs, les effets de la dispersion sont modulés par les conditions d'ouverture du milieu selon le degré de tolérance à l'ombre des espèces. Chez une espèce héliophile, la répartition des juvéniles dépend des trouées de taille favorable à leur installation et leur survie. Une agrégation à petite échelle peut traduire la survie de juvéniles groupés dans des trouées importantes. L'apparition de trouées restant un phénomène rare et indépendant de la répartition des adultes¹, la répartition des juvéniles est alors sans relation avec celle des adultes, si la dispersion n'est pas limitée. Chez les espèces sciaphiles, les conditions propices à l'installation des juvéniles sont moins limitantes, de telle sorte que leur répartition au stade juvénile dépend plus de la dispersion initiale des graines et de la mortalité liée à la prédation et aux pathogènes.

Deux types de prédictions qualitatives peuvent être formulées (tableau 4.1) :

¹L'espèce *Tachigalia versicolor* est un exemple d'espèce pour laquelle cette hypothèse ne serait pas valable : les adultes de cette espèce monocarpique meurent après un unique épisode de floraison, provoquant ainsi les trouées favorables à sa propre régénération (Foster, 1977).

1. les **interactions** entre les juvéniles et le stade adulte sont d'autant plus fortes que la dispersion est limitée,
2. l'**agrégation** des juvéniles est plus forte qu'au stade adulte et inversement proportionnelle aux distances de dispersion. Les juvéniles peuvent être réunis en **bouquets** chez les espèces endozoochores, et/ou les espèces héliophiles dépendantes des trouées pour leur installation. Un bouquet est défini comme un assemblage serré d'arbres à l'échelle de quelques mètres.

Nous définissons trois gammes de distances de dispersion préférentielles pour faciliter l'analyse des répartitions :

- Les *courtes* distances, $[0 - 20]$ m, correspondent aux distances de dispersion des espèces à dispersion non-assistée,
- Les *moyennes* distances, $[20 - 50]$ m, correspondent aux distances de dispersion des espèces anémochores, et rodontochores.
- Les *longues* distances, $[50 - 100]$ m, correspondent essentiellement aux distances de dispersion des espèces zoochores, autres que rodontochores. La distance maximale d'analyse a été fixée à 100 m, compte-tenu de la dimension des carrés centraux des parcelles (250 m $\times$ 250 m).

4.1.2 Effets de la perturbation sur la répartition en parcelles traitées

Les traitements sylvicoles ont entraîné à la fois une destruction d'individus installés, y compris dans les populations étudiées, et une fragmentation du milieu causée par les trouées d'abattage et les pistes. Leur impact sur la répartition spatiale des juvéniles et leurs interactions avec les adultes a pu dépendre de la structure spatiale initiale des populations et de la répartition des perturbations elles-mêmes. De façon générale, on peut supposer les effets suivants :

- la fragmentation du milieu altère la structure des populations en place, c'est-à-dire augmente les distances d'interaction juvéniles – adultes et les distances d'agrégation chez les juvéniles,
- l'effet déstructurant est proportionnel aux capacités de dispersion des espèces,
- chez les espèces héliophiles, l'ouverture du milieu a un effet favorable sur l'installation et la survie des juvéniles. Ils sont présents à des densités locales plus fortes qu'en parcelle témoin.

Dans la suite du chapitre sont présentés les outils utilisés pour valider ou non ces hypothèses. Il s'agit de traduire celles-ci en critères quantitatifs à partir de caractéristiques issues de l'analyse des répartitions spatiales.

4.2. Cadre d'analyse : les processus ponctuels

TAB. 4.1. Attendus pour la répartition spatiale des juvéniles en peuplement naturel (parcelle témoin) et rappel des caractéristiques biologiques des espèces.

Disp. : modes de dispersion, endozoochore (ES), synzoochore (SZ), non-assisté (barochores, autochores, (Na), anémochore (An).

Tol. : groupe de tolérance à l'ombre (p.57), 1. espèces sciaphiles, 2. espèces tolérantes, 3. espèces hemi-tolérantes, 4. espèces héliophiles.

Interaction : interaction avec les adultes, positive à courte (C), moyenne (M), ou longue (L) distance, ou pas d'interaction ($\emptyset$).

Agrégation : agrégation du stade juvénile/stade adulte, supérieure (>), très supérieure ($\gg$).

B : présence de « bouquets » dans la répartition des juvéniles : faible ($\emptyset$), fréquente (+) ou très fréquente (++)).

Espèce	Traits		Hypothèses		
	Disp.	Tol.	Interaction	Agrégation	B
<i>B.prouacensis</i>	SZ	1	L – $\emptyset$	>	+
<i>L.persistens</i>		1	L – $\emptyset$		+
<i>L.alba</i>		2	L – $\emptyset$		+
<i>C.procera</i>		4	M (rhodont.)		++*
<i>G.hexapetala</i>	EZ	1	L – $\emptyset$	>	+
<i>O.asbeckii</i>		1	L – $\emptyset$		+
<i>P.cochlearia</i>		2	L – $\emptyset$		+
<i>S.rubra</i>		2	L – $\emptyset$		+
<i>V.michelii</i>		4	$\emptyset$ (dioecie)		++*
<i>P.schomburgkiana</i>	Na	1	C	$\gg$	$\emptyset$
<i>E.falcata</i>		3			
<i>E.grandiflora</i>		3			
<i>Q.rosea</i>	An	3	C – M	$\gg$	$\emptyset$
<i>D.guianensis</i>		3			$\emptyset$
<i>T.melinonii</i>		4			+

* hypothèse liée au caractère héliophile de l'espèce.

4.2 Cadre d'analyse : les processus ponctuels

4.2.1 Processus univariés et bivariés

Dans le cadre des processus ponctuels, les arbres sont assimilés à des points repérés par leurs coordonnées géographiques. Le terme *processus* fait référence à un mécanisme mathématique qui produit des répartitions de points. La *réalisation* correspond à une observation du processus, c'est-à-dire à une répartition spatiale observée. La *marque* désigne une variable aléatoire associée aux points. Elle est ici de nature qualitative et désigne le stade de développement, juvénile ou adulte. Les processus analysés sont *univariés* (un seul type de points) dans le cas des relations au sein d'un stade, et *bivariés* (deux types de points) dans le cas des interactions entre juvéniles et adultes. Dans ce cadre, les analyses réalisées visent à caractériser les propriétés du processus à l'origine d'une réalisation à partir des moments de 1^{er} et de 2^e ordre. Pour un processus donné, ces moments sont les équivalents respectifs de la moyenne et de la variance

d’une variable aléatoire réelle. Dans le cas bivarié, l’analyse des distances *intertypes* – entre juvéniles et adultes – renseigne sur la nature des interactions entre les deux types de points.

Hypothèses d’analyse

La caractérisation des moments d’un processus repose sur des hypothèses restrictives telles que la *stationnarité* et l’*isotropie* des processus analysés. Elles signifient que les lois du processus sont invariantes respectivement par translation et par rotation. Moins formellement, la stationnarité implique que les configurations de points sont similaires, quelles que soient les régions de l’espace considéré. L’isotropie implique qu’elles ne comportent pas de direction particulière.

L’hypothèse de stationnarité permet l’inférence statistique des propriétés d’un processus à partir d’une seule réalisation. Elle est souvent supposée *a priori*, car il est impossible de la valider statistiquement à partir d’une réalisation observée sur une région bornée (Stoyan et Stoyan, 1994). Sur le terrain, elle est rarement vérifiée, au sens où les déviations possibles par rapport à la stationnarité sont multiples. La densité peut varier selon un gradient à l’échelle du domaine d’étude, par exemple, ce qui constitue un cas de non-stationnarité au 1^{er} ordre. La taille des agrégats peut varier de façon systématique avec leur position dans l’espace. Il s’agit alors d’un cas de non-stationnarité au 2^e ordre.

L’hypothèse d’isotropie permet de considérer des distances entre points, plutôt que des vecteurs, et ainsi de simplifier l’estimation des propriétés d’un processus. Les structures spatiales isotropes peuvent, en effet, être caractérisées par rapport au rayon de calcul des distances entre points (Diggle, 1983).

Des solutions empiriques ont été proposées pour contourner la non-stationnarité d’ordre 1 : elles consistent, par exemple, à définir des domaines d’analyse homogène en densité, en définissant des zones *a priori* favorables à l’espèce étudiée (Collinet, 1997; Pelissier et Goreaud, 2001). Cependant, ce découpage peut conduire à la définition de polygones de forme complexe. Or, les méthodes actuelles ne permettent pas de tester de façon satisfaisante les interactions juvéniles – adultes dans de tels domaines (cf. §4.2.2). D’autre part, les formes complexes augmentent les effets de bord dans l’estimation des moments.

Nous avons choisi de ne pas employer ces méthodes ici, et de caractériser les répartitions des quinze espèces de l’étude sur les mêmes domaines, c’est-à-dire les carrés centraux des parcelles. Nous restons conscients des limites des tests effectués sous ces hypothèses et de leur interprétation. En conservant l’ensemble du domaine dans l’analyse, on ne tient pas compte de l’hétérogénéité du milieu physique. Une part de la structure spatiale caractérisée dans ce cadre est issue des préférences des espèces pour certains habitats (chapitre 3), et non strictement des relations intraspécifiques. Cet aspect doit être pris en compte dans l’interprétation des résultats.

Outils d'analyse

Les répartitions étudiées ont été caractérisées à l'aide de trois fonctions, dont les estimateurs mathématiques sont donnés en annexe A.4 (p.187) :

- l'intensité locale $\lambda(x)$ décrit le moment d'ordre 1 du processus à l'origine de la répartition observée. Elle est définie par la limite du nombre moyen de points sur une surface infinitésimale centrée en x , lorsque cette surface tend vers 0. En termes forestiers, elle estime la densité locale d'une population. Dans le cas présent, l'intensité locale a été calculée en chaque point des répartitions. Elle fournit une indication de la densité locale autour de chaque individu.
- la fonction de Ripley $K(r)$ et la fonction de corrélation de paire $g(r)$ décrivent les moments d'ordre 2 du processus :
 - $K(r)$ correspond au nombre moyen de points contenus dans un disque de rayon r centré sur un point (non compté) du processus. Il est d'usage d'employer la transformée $L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}}$, dont la variance est plus stable que celle de $K(r)$;
 - $g(r)$ correspond à la dérivée de $K(r)$ et s'interprète comme une densité de paires de points séparés par une distance r .

Les répartitions spatiales sont analysées la plupart du temps par l'estimation de $L(r)$. Nous avons ajouté à cette analyse l'étude de $g(r)$: cette fonction présente l'intérêt d'être non-cumulative par rapport à la fonction $L(r)$ qui confond les effets à courte et à longue distance (Condit et al., 2000). Dans ce sens, elle est moins influencée par l'hétérogénéité des répartitions. Un intérêt des fonctions de second ordre est de résumer les propriétés des répartitions à de multiples échelles. Un désavantage, cependant, est que des processus a priori différents peuvent présenter les mêmes caractéristiques. De ce fait, nous avons complété les résultats obtenus d'après l'analyse de ces moments par l'examen visuel des répartitions.

Dans les cas univarié et bivarié, le test des relations et interactions à l'aide des fonctions de second ordre repose sur le choix d'une hypothèse nulle appropriée.

4.2.2 Le choix de l'hypothèse nulle

Cas univarié : relations au sein d'un stade

Dans le cas de répartitions univariées, nous avons testé l'hypothèse nulle de répartition aléatoire (H_0). Sous H_0 , la répartition observée est issue d'un processus de Poisson homogène. La répartition étant échantillonnée dans une parcelle, avec un nombre fixé d'individus, H_0 correspond à un processus produisant des ensembles de points sans relation entre eux, c'est-à-dire distribués aléatoirement dans le domaine d'étude (Stoyan et Stoyan, 1994). Le test de H_0 est réalisé en simulant le même nombre de points distribués selon une loi uniforme sur l'ensemble de la parcelle (Diggle, 1983).

Cas bivarié : interactions entre stades

Comme dans le cas univarié, le test des interactions consiste à comparer les observations à des réalisations simulées. Cependant, dans le cas bivarié, une des principales difficultés réside dans le choix d'une hypothèse nulle appropriée. Plusieurs hypothèses sont possibles (Goreaud et Pélissier, 2002; Wiegand et Moloney, 2004), dont, en particulier, l'hypothèse d'*indépendance* et l'hypothèse de *marquage aléatoire*.

Sous l'hypothèse d'*indépendance* (H_0^1), les répartitions des deux types de points sont supposées produites par deux processus indépendants. Elle peut être conçue comme le résultat de la superposition spatiale aléatoire des deux processus, si bien que seule l'interaction entre les deux processus, conditionnellement à leur structure propre, est examinée. Le test, proposé par Lotwick et Silverman (1982) et fondé sur cette proposition, est réalisé de la façon suivante (figure 4.1) :

1. un tore est matérialisé en répliquant le domaine d'étude (la parcelle) autour de lui-même et en joignant les bords opposés,
2. une des deux répartitions est répliquée dans chacune des 8 parcelles virtuelles constituant le tore et tenue fixée lors des simulations,
3. l'autre répartition est translatée selon un vecteur aléatoire, c'est-à-dire dont les composantes sont tirées indépendamment dans une loi uniforme dont le domaine correspond au côté de la parcelle.

L'utilisation du tore impose un domaine d'étude rectangulaire. A chaque simulation, on obtient dans la parcelle – ou l'un de ses répliquats sélectionné par le vecteur de translation (en gris sur la figure 4.1) – deux répartitions de structure inchangée, mais dont les positions respectives sont issues d'une superposition aléatoire (*toroidal shift*). Cette procédure permet de tester l'interaction des deux processus conditionnellement aux processus marginaux.

Les fonctions de second ordre sont calculées et les enveloppes de confiance sont construites de façon usuelle. $L_{12}(r) > 0$ indique une dépendance positive entre les processus : le nombre de juvéniles (type 2) observés dans un disque de rayon r centré sur un point correspondant à un adulte (type 1) est plus important que l'attendu sous H_0^1 , c'est à dire $\lambda_2 \pi r^2$ (Diggle, 1983). $L_{12}(r) < 0$ correspond à la situation inverse. L'interprétation est symétrique pour la fonction g , l'attendu étant $g_{12}(r) = 1$ sous H_0^1 . Toutefois, la fonction g n'étant pas cumulative, la relation $g_{12}(r) < 1$ indique que le nombre de juvéniles est plus important que sous H_0^1 à la distance r d'un adulte, et non sur un disque de rayon r .

Selon l'hypothèse de *marquage aléatoire* (H_0^2), les deux types de points sont issus du marquage *a posteriori* de l'ensemble des points de la répartition. Dans ce cas, les simulations consistent à redistribuer aléatoirement la marque, en conservant la position de l'ensemble des points (*random labelling*). L'attendu sous H_0^2 est $L_{12}(r) = L(r)$, où $L(r)$ correspond au moment d'ordre 2 du processus non marqué (univarié). La relation $L_{12}(r) > L(r)$ implique qu'une proportion plus forte de juvéniles est observée sur un disque de rayon r centré sur un adulte que sous H_0^2 . L'interprétation est symétrique

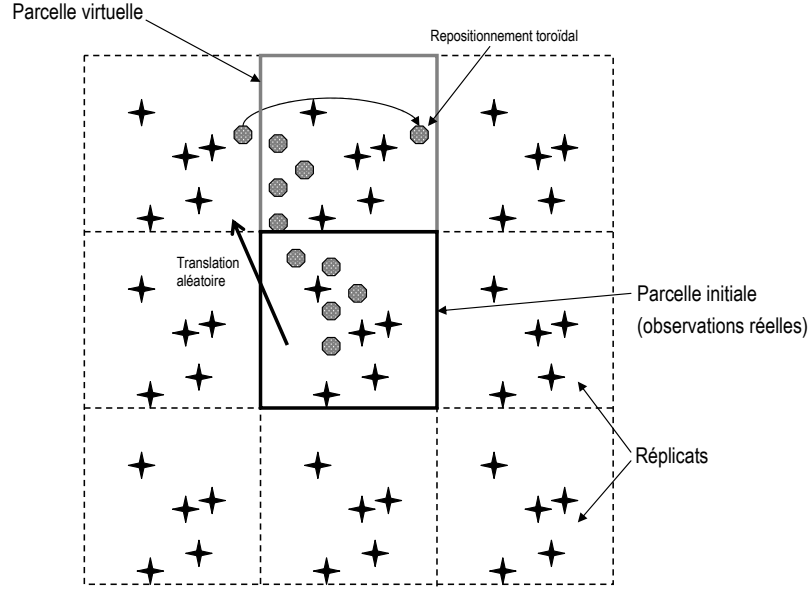


FIG. 4.1. Schéma de simulation de répartitions bivariées sous l'hypothèse d'indépendance (H_0^1).

pour la fonction g , l'attendu étant cette fois $g_{12}(r) = g(r)$. Ce test est conditionnel à la répartition univariée de l'ensemble des points. Il teste l'indépendance de la distribution de la marque et du processus de point univarié.

L'hypothèse nulle d'indépendance, c'est-à-dire l'absence d'interaction entre les deux stades, est plus adaptée au test des interactions juvéniles – adultes que l'hypothèse du marquage aléatoire (Goreaud et Pélissier, 2002). La répartition des juvéniles est, en effet, produite à partir de celle des adultes. Le marquage aléatoire convient mieux, par exemple, dans le cas d'une population développant une maladie et pour laquelle on cherche à décrire les interactions entre arbres sains et malades qui ont été différenciés après leur installation. L'hypothèse nulle du marquage aléatoire n'est donc pas satisfaisante, car les deux marques « juvénile » et « adulte » ne sont pas produites par la différenciation *a posteriori* d'une répartition issue d'un processus unique. Néanmoins, les deux tests ont été effectués car ils décrivent de façon différente les interactions entre les deux stades conditionnellement aux processus marginaux dans le cas H_0^1 , et au processus univarié dans le cas H_0^2 .

4.2.3 Propriétés des répartitions

Afin de résumer les structures mises en évidence pour chaque espèce et de comparer les espèces et les stades entre eux, nous avons défini des statistiques descriptives à partir des trois fonctions estimées.

Dans le cas univarié, l'information principale fournie par les fonctions de 2^e ordre concerne : (1) la position des courbes par rapport aux enveloppes simulées, (2) la gamme des distances pour lesquelles H_0 est rejetée et (3) l'amplitude maximale de la

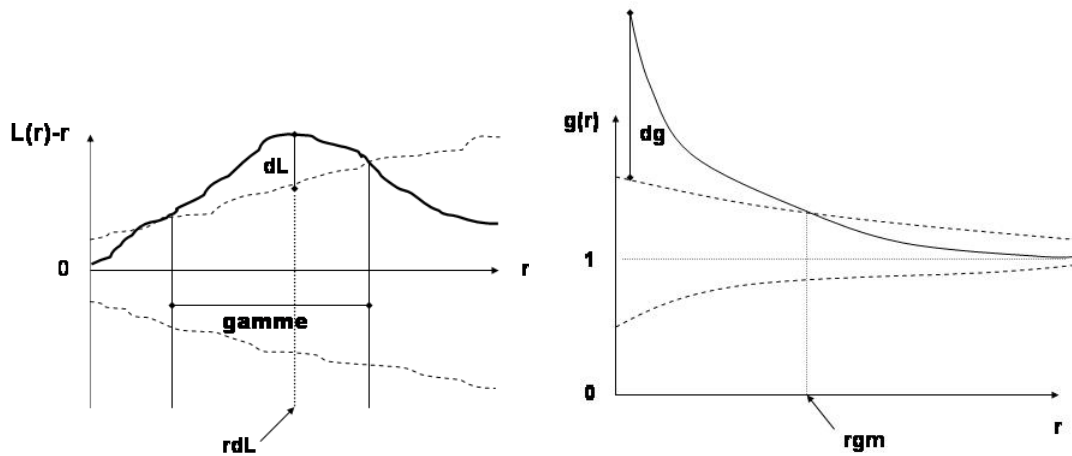


FIG. 4.2. Schéma explicatif des variables construites à partir des courbes des fonctions de second ordre, $L(r) - r$ (à gauche) et g (à droite) dans le cas univarié. **gamme** : distances limites entre lesquelles H_0 est rejetée à 5%, **rdL** : distance de déviation maximale hors de l'enveloppe de confiance, **dL** : valeur de la déviation maximale par rapport à l'enveloppe de confiance. **rgm** : distance maximale à laquelle H_0 est rejetée à 5%, **dg** : déviations maximale par rapport à l'hypothèse nulle.

déviations par rapport à l'enveloppe de confiance (figure 4.2). Dans le but de comparer les densités au 1^{er}, nous avons calculé trois statistiques à partir de la distribution de l'intensité locale. Celle-ci a été normalisée par le minimum de la distribution pour faciliter les comparaisons entre espèces et entre stades. Ces trois statistiques sont : le premier quartile (**q25**), le quantile 95, (**q95**) et le coefficient de variation (**cv**). Une valeur de **q25** proche de 1 indique qu'au moins un quart des individus ont un nombre de voisins faible ou nul. Une valeur élevée de **q95** indique que 5% des individus ont, au contraire, un nombre de voisins élevé. Ces critères, associés à une faible hétérogénéité (**cv** faible) ont été utilisés comme critères de présence de bouquets (agrégats denses à petite échelle) parmi les juvéniles.

Dans le cas bivarié, nous avons retenu comme critères d'analyse le type d'interaction (agrégatif, répulsif ou nul) et les gammes de distance pour lesquelles l'hypothèse nulle testée (soit H_0^1 , soit H_0^2) est rejetée.

4.3 Répartitions en parcelle témoin

Dans le cas univarié, nous avons limité l'analyse aux répartitions comportant au moins quatorze points (effectif des juvéniles de *T.melinonii*, les moins abondants en T0), ce qui a permis de conserver toutes les espèces dans l'analyse des relations chez les juvéniles. Les répartitions spatiales des adultes ont été analysées en incluant les morts afin de tenir compte de la disparition de parents ayant pu produire des juvéniles (chapitre 3, p.63). Trois espèces n'ont pas été étudiées pour cause d'effectifs d'adultes trop faibles en parcelle témoin : *L.persistens* ($n = 6$, distance au plus proche voisin : $\overline{d_{ppv}} = 18$ m, $\sigma = 11$ m), *S.rubra* ($n = 6$, $\overline{d_{ppv}} = 50$ m, $\sigma = 18$ m) et *T.melinonii* ($n = 11$, $\overline{d_{ppv}} = 32$ m, $\sigma = 18$ m). Dans le cas bivarié, les interactions entre juvéniles

et adultes ont été analysées pour toutes les espèces, quels que soient les effectifs des stades. La puissance des tests est *a priori* diminuée chez les espèces qui ont des effectifs faibles. Cependant, l'influence de la taille de l'échantillon sur la puissance des tests n'est pas clarifiée dans la littérature à notre connaissance. Les cartes des populations sont présentées dans l'annexe A.2.3 (p.173) et les effectifs sont récapitulés dans le tableau A.5.3 (p.195).

4.3.1 Caractéristiques spatiales des adultes

Les répartitions des adultes sont de deux grands types, soit aléatoire, soit agrégé (tableau 4.2). Parmi les espèces à répartition aléatoire, *P.cochlearia* et *E.grandiflora* sont abondantes hors de l'influence des bas-fonds (chapitre 3, p.66), *L.alba* est bien représentée dans l'ensemble de la parcelle, bien que les adultes soient plutôt situés en dehors des bas-fonds, et *C.procera* est associée avec les bas-fonds (chapitre 3). Au vu des analyses cependant, la répartition des adultes dans la parcelle témoin est peu structurée par l'hétérogénéité du milieu chez ces quatre espèces. Chez *C.procera*, la présence des adultes dans les bas-fonds n'est pas évidente dans cette parcelle : sur seize adultes vivants, huit sont situés en dehors des bas-fonds (BL1), quatre dans la zone de transition (BL2) et quatre dans les bas-fonds (BL3).

Dans le cas des espèces à répartition agrégée, la fonction L sur-estime systématiquement l'échelle des structures par rapport à la fonction g , non-cumulative. Chez quatre espèces (*O.asbeckii*, *V.michelii*, *D.guianensis* et *Q.rosea*), la structure est agrégée de façon significative sur une gamme incluant la distance maximale d'analyse, d'après la fonction L (100 m, tableau 4.2). Ces espèces montrent également une structuration forte, au sens des déviations par rapport à H_0 (dL et dg, tableau 4.2). Ces résultats indiquent une forte hétérogénéité de la densité à l'échelle du domaine d'étude (Goreaud, 2000; Wiegand et Moloney, 2004). Chez *V.michelii*, les adultes sont peu nombreux ($n = 19$) et leur structure est faiblement agrégée (tableau 4.2). Chez *D.guianensis*, en revanche, la structure des adultes est fortement agrégative. L'agrégation est détectée à courte et moyenne distance chez cette espèce et elle est maximale à moyenne distance. Les agrégats présentent cependant des densités variables (figure 4.3). Chez *Q.rosea*, les adultes ont une structure agrégative faible, avec une agrégation aux courtes distances, et des arbres plus dispersés entre agrégats (tableau 4.2).

Enfin quatre espèces présentent des répartitions agrégées mais non hétérogènes, au sens où la distance d'agrégation maximale est inférieure à la distance maximale d'analyse : *B.prouacensis*, *P.schomburgkiana*, *O.asbeckii* et *E.falcata*. Parmi celles-ci, les trois premières montrent une structuration faible, proche d'une répartition aléatoire (déviations faibles par rapport à H_0 , tableau 4.2). Le cas d'*E.falcata* est particulier : la structure des adultes est agrégée des courtes (12 m) aux longues distances (84 m), avec une agrégation maximale détectée à moyenne distance (40 m, tableau 4.2). Aux faibles distances, c'est-à-dire à l'intérieur des agrégats, la répartition des adultes est aléatoire. À plus longue distance, l'agrégation est due à la présence des adultes près des bas-fonds

Chapitre 4. Répartition spatiale

TAB. 4.2. Résumé des relations spatiales au stade adulte et au stade juvénile en parcelle témoin (T0) à partir des fonctions de second ordre L et g et de l'intensité locale λ .

L'unité des distances est le mètre, les autres grandeurs sont sans unité. Le symbole $\emptyset$ indique l'absence d'écart à une distribution aléatoire (H_0). En italique : distance maximale d'analyse (cas d'hétérogénéité intra-parcelle).

Statistiques pour L et g (figure 4.2) :

gamme : gamme des distances où H_0 est rejetée à 5% par la fonction L , rdL : distance de déviation maximale hors de l'enveloppe de confiance, dL : valeur de la déviation maximale par rapport à l'enveloppe de confiance. rgm : distance maximale à laquelle H_0 est rejetée à 5% par la fonction g , dg : déviation maximale hors de l'enveloppe de confiance.

Statistiques pour l'intensité locale :

q25, q95, cv : premier quartile, quantile 95, et coefficient de variation de l'intensité locale (normalisée par le minimum de la distribution).

Stade	Disp.	Espèce	Distance			Déviation		Intensité		
			Gamme	rdL	rgm	dL	dg	q25	q95	cv
Adulte	SZ	<i>B.prouacensis</i>	32 – 70	64	$\emptyset$	1.6	$\emptyset$	1	2.4	2.4
		<i>L.persistens</i>		–		–			–	
		<i>L.alba</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	2.5	2.9
		<i>C.procera</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	2.6	2.6
	EZ	<i>G.hexapetala</i>	12 – 36	30	20	2.1	0.7	1	3.5	2.1
		<i>O.asbeckii</i>	→ 100	26	62	7.8	2.2	1.3	4.2	2.1
		<i>P.cochlearia</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	2.0	3.3
		<i>S.rubra</i>		–		–			–	
		<i>V.michelii</i>	34 – 100	91	84	12.8	0.2	1.1	2.8	2.4
	Na	<i>P.schomburgkiana</i>	4 – 60	14	18	2.1	0.9	1.2	3.4	2.9
		<i>E.falcata</i>	12 – 84	40	48	11.9	2	1.6	3.2	3.1
		<i>E.grandiflora</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	3.4	2.0
	An	<i>D.guianensis</i>	4 – 100	26	40	43.1	24.7	1.1	11.0	1.4
		<i>Q.rosea</i>	14 – 100	90	18	5.3	1.3	1	4.4	1.8
		<i>T.melinonii</i>		–		–			–	
Juvénile	SZ	<i>B.prouacensis</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	2.9	2.4
		<i>L.persistens</i>	→ 54	22	28	2.4	1	1.1	4.4	1.9
		<i>L.alba</i>	→ 54	16	22	2.1	1	1	4.1	2.0
		<i>C.procera</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1.3	2.2	3.6
	EZ	<i>G.hexapetala</i>	38 – 74	40	6	7.9	0.4	1	3.3	2.3
		<i>O.asbeckii</i>	→ 100	76	100	16.4	1.8	1.5	6.5	1.6
		<i>P.cochlearia</i>	→ 100	16	46	5	1.8	1	5.0	1.6
		<i>S.rubra</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	2.7	2.7
		<i>V.michelii</i>	6 – 100	78	24	8.4	3.1	1	5.6	1.6
	Na	<i>P.schomburgkiana</i>	→ 100	22	58	7.9	3.1	1.2	8.9	2.0
		<i>E.falcata</i>	→ 90	28	54	11.6	4.5	1.7	7.6	1.6
		<i>E.grandiflora</i>	→ 100	26	52	10.5	2.7	1.5	6.0	1.7
	An	<i>D.guianensis</i>	→ 100	26	40	23.7	8.4	1.9	12.2	1.3
		<i>Q.rosea</i>	→ 100	18	42	19.3	9.4	1.6	19.2	1.0
		<i>T.melinonii</i>		$\emptyset$		$\emptyset$		1	2.6	2.3

(chapitre 3). En effet, à l'observation, les adultes de la parcelle témoin sont répartis en deux agrégats centrés sur les bas-fonds et correspondant à des limites de « plaques » (agrégat de taille >50 m, Collinet, 1997) organisées à une échelle plus grande (voir carte p.178).

4.3.2 Relations chez les juvéniles et interactions avec les adultes

La présentation des résultats concernant les répartitions des juvéniles est basée sur le tableau 4.2 pour les relations univariées et le tableau 4.3 pour les interactions juvéniles-adultes.

Agrégation et bouquets

Les relations mises en évidence (détaillées par espèce page 91) montrent une agrégation générale au sein des juvéniles, excepté pour *B.prouacensis*, *C.procera*, *S.rubra* et *T.melinonii*, chez qui les répartitions sont aléatoires (tableau 4.2). Chez les onze autres espèces, les écarts à l'hypothèse de répartition aléatoire (H_0), mesurés par dL et dg , sont dans l'ensemble plus forts chez les juvéniles que chez les adultes (sauf chez *D.guianensis*) et les déviations significatives sont détectées sur des gammes de distance plus étendues que chez les adultes. En particulier, une agrégation est détectée à toutes les distances analysées (de 0 à 100 m) dans sept cas sur onze. Ces résultats indiquent que les répartitions sont plus hétérogènes chez les juvéniles que chez les adultes.

En ce qui concerne l'agrégation à petite échelle (bouquets), l'intensité locale montre une tendance générale par rapport au stade adulte : une part importante des juvéniles associée à une intensité locale faible (q_{25} proche de 1), des pics d'intensité plus importants (q_{95} fort) et une diminution des coefficients de variation (cv , tableau 4.2). Ces différences sont prononcées chez cinq espèces (*P.schomburgkiana*, *P.cochlearia*, *E.falcata*, et *Q.rosea*, tableau 4.2). La même tendance est présente dans une moindre mesure chez *O.asbeckii*, *L.alba*, *V.michelii*, *E.grandiflora* et *D.guianensis*. En revanche, les valeurs sont similaires pour les deux stades chez *G.hexapetala*, *B.prouacensis* et *C.procera*. Chez les trois espèces à faible effectif, *L.persistens* montre des valeurs proches de celles de *L.alba*, tandis que *S.rubra* et *T.melinonii* sont plus proches des cas de *B.prouacensis* et *C.procera*.

Interaction avec les adultes

Sous l'hypothèse H_0^1 , l'absence d'interaction indique que la répartition des juvéniles est indépendante de celle des adultes chez *C.procera*, *L.persistens*, *V.michelii*, *D.guianensis*, *Q.rosea* et *T.melinonii*. Dans le cas d'interaction de type agrégatif, chez *B.prouacensis*, *G.hexapetala*, *O.asbeckii* et *E.falcata* (tableau 4.2), le test indique que les juvéniles et les adultes occupent les mêmes zones de la parcelle. En effet, le test est

TAB. 4.3. Interactions entre la répartition des juvéniles et celle des adultes en parcelle témoin : résumé des tests bivariés des deux hypothèses nulles d'indépendance (H_0^1) et de marquage aléatoire (H_0^2).

F_{12} : fonction bivariée caractérisant les interactions, L : fonction de Ripley bivariée réduite, g : fonction de corrélation bivariée. Interaction : type d'interaction détectée, **A**, aggrégation, **R**, répulsion, $\emptyset$, aucune interaction. gamme : distances minimale et maximale entre lesquelles une interaction est détectée.

Espèce	F_{12}	Indépendance		Marquage aléatoire	
		Interaction	Gamme	Interaction	Gamme
<i>B.prouacensis</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	A	$\begin{matrix} 42-46 \\ 36-40 \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 10 \\ \rightarrow 5 \end{matrix}$
<i>C.procera</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		$\emptyset$	
<i>L.persistens</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		R	$\begin{matrix} 4-12 \\ \rightarrow 7 \end{matrix}$
<i>L.alba</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} 4-16 \\ \rightarrow 10 \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 82 \\ \rightarrow 33 \end{matrix}$
<i>P.cochlearia</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} 8-16 \\ 4-8 \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 60 \\ \rightarrow 21 \end{matrix}$
<i>G.hexapetala</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$ A	$\begin{matrix} \\ 38-58 \end{matrix}$	R $\emptyset$	$\begin{matrix} 22-46 \\ \end{matrix}$
<i>O.asbeckii</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	A	$\begin{matrix} 10-48 \\ \rightarrow 40 \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 100 \\ \rightarrow 53 \end{matrix}$
<i>S.rubra</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		$\emptyset$ R	$\begin{matrix} \\ 25-31 \end{matrix}$
<i>V.michelii</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		$\emptyset$	
<i>P.schomburgkiana</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 6 \\ \rightarrow 4 \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 90 \\ \rightarrow 34 \end{matrix}$
<i>E.falcata</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$ A	$\begin{matrix} \\ 16-38 \end{matrix}$	R	$\begin{matrix} \rightarrow 36 \\ \rightarrow 15 \end{matrix}$
<i>E.grandiflora</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		R	$\begin{matrix} \rightarrow 100 \\ \rightarrow 26 \end{matrix}$
<i>D.guianensis</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		R	$\begin{matrix} \rightarrow 100 \\ \rightarrow 40 \end{matrix}$
<i>Q.rosea</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		R	$\begin{matrix} \rightarrow 76 \\ \rightarrow 16 \end{matrix}$
<i>T.melinonii</i>	$\begin{matrix} L \\ g \end{matrix}$	$\emptyset$		R	$\begin{matrix} 14-40 \\ 4-26 \end{matrix}$

influencé par la présence de zones vides non occupées par l'espèce dans la parcelle. Les interactions sont négatives (= de type répulsif) à courte distance dans trois cas, chez *L.alba*, *P.cochlearia* et *P.schomburgkiana* (tableau 4.3 et figure 4.3).

Sous l'hypothèse de marquage aléatoire (H_0^2), les interactions sont de type répulsif dans la majorité des cas (11/15, tableau 4.3). Elles sont nulles chez *C.procera* et *V.michelii*. Chez *G.hexapetala* et *S.rubra*, les deux fonctions ne sont pas concordantes quant à la nature des interactions (tableau 4.3). Chez *B.prouacensis* et *L.persistens*, elles sont également limitées aux courtes distances. Cette tendance à la répulsion est liée à la nature du test réalisé : les simulations cassent la structure des processus marginaux au sein de la répartition univariée. La comparaison des interactions simulées avec celles observées permet de tester l'intensité des interactions entre stades par rapport

aux interactions entre individus sans distinction de stade. La répulsion observée dans la plupart des cas est due à deux caractéristiques des répartitions :

1. des différences d'abondance importantes entre les deux stades,
2. une forte structuration des juvéniles.

Étant donné ces caractéristiques, le mélange aléatoire des marques conduit à un mélange spatial des deux stades, qui ont tendance à être séparés au sein de la répartition initiale, simplement par « effet de masse » des juvéniles. En conséquence, les interactions observées ont tendance à être de type répulsif par rapport aux processus simulés de façon aléatoire. Cet effet est visible en particulier chez *O.asbeckii*, *E.grandiflora* et *D.guianensis*, chez qui les interactions sont répulsives à toutes les échelle d'analyse.

Détail des répartitions

Dans le détail, les répartitions des juvéniles présentent les caractéristiques suivantes (tableaux 4.2, 4.3 et observations) :

- *B.prouacensis* :
Les juvéniles sont répartis de façon aléatoire. Ils présentent une interaction positive (agrégation) à moyenne distance avec les adultes sous H_0^1 .
- *C.procera* :
L'effectif des juvéniles est faible ($n = 18$). Ils sont répartis de façon aléatoire et ne montre pas d'interaction particulière avec les adultes.
- *L.persistens* :
Les juvéniles montrent une agrégation faible à moyenne distance. Aucune interaction n'est détectée avec les adultes.
- *L.alba* :
Les juvéniles présentent une structure faiblement agrégative à moyenne distance. Les interactions sont de type répulsif avec les adultes, à courte distance sous H_0^1 (d'après *g*).
- *G.hexapetala* :
Les effectifs des juvéniles sont faibles. Visuellement, leur structure est faiblement agrégative et ils sont répartis à distance autour d'adultes dispersés (carte p.174). Les interactions détectées sont faibles, positives sous H_0^1 à moyenne distance.
- *O.asbeckii* :
Les juvéniles sont fortement agrégés jusqu'à la distance maximale d'analyse, ce qui révèle une répartition hétérogène à l'échelle de la parcelle. Ils sont associés positivement aux adultes à moyenne distance sous H_0^1 .
- *P.cochlearia* :
Les juvéniles montrent une structuration assez forte pour des distances moyennes. A l'observation, on distingue des bouquets au sein d'agrégats d'un rayon moyen de 46 m. Les interactions avec les adultes sont négatives pour les deux tests réalisés, à courte distance sous H_0^1 , jusqu'aux moyennes distances sous H_0^2 . Visuellement, il existe une ségrégation nette entre les deux stades de développement et des zones

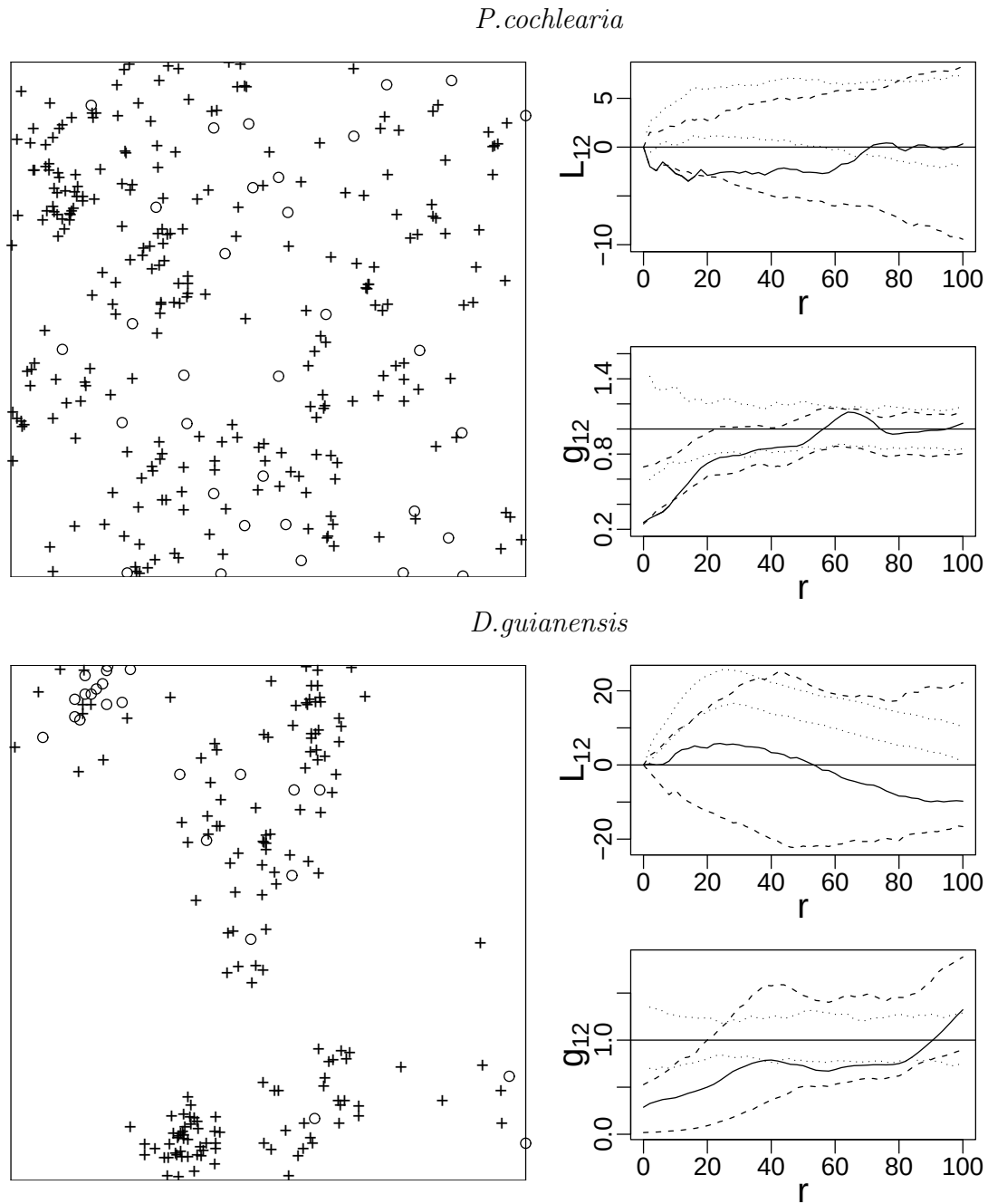


FIG. 4.3. Répartition des juvéniles (+) et adultes (o) de *P.cochlearia* (haut), et *D.guianensis* (bas) dans le traitement témoin. Les graphiques de droite présentent les fonctions bivariées L_{12} et g_{12} . La ligne pleine représente la courbe observée en fonction de la distance (r) (en m). Les enveloppes de confiance, calculées par la méthode de Monte-Carlo ($n = 200$ simulations), sont figurées par des pointillés pour l'hypothèse d'indépendance (H_0^1) et par des points pour l'hypothèse de marquage aléatoire (H_0^2). On peut noter que l'enveloppe de confiance calculée sous H_0^2 n'encadre pas l'attendu théorique pour g_{12} (1) aux faibles distances.

de concentration des juvéniles de l'ordre de 20 m de rayon (figure 4.3).

– *S.rubra* :

Les juvéniles montrent une répartition aléatoire et sans interaction avec les adultes.

– *V.michelii* (dioïque) :

La structure des juvéniles est faiblement agrégative, avec une structuration à courte distance. Aucune interaction n'est détectée avec les adultes, résultat cohérent avec l'absence d'information concernant le genre des adultes.

– *E.falcata* :

Les juvéniles sont fortement agrégés à courte et moyenne distance avec un rayon d'agrégation maximale à 28 m, et présence de bouquets plus denses. Visuellement, ce résultat est confirmé par l'existence de zones d'agrégation des juvéniles à courte distance (de 15 à 20 m de rayon) où les deux stades sont séparés. Sous H_0^1 , les interactions détectées montrent une agrégation à moyenne distance (avec la fonction g).

– *E.grandiflora* :

Les juvéniles montrent une forte agrégation s'exprimant jusqu'aux longues distances, avec une structure maximale à moyenne distance. A l'observation, une part des juvéniles est dispersée entre les agrégats. Ils sont répartis indépendamment des adultes (H_0^1).

– *P.schomburgkiana* :

Les juvéniles sont agrégés à longue distance, avec un rayon d'agrégation maximale à moyenne distance. A l'observation, des bouquets plus denses de faible rayon sont inclus dans une structure lâche d'individus dispersés. Les interactions avec les adultes sont négatives dans les deux tests.

– *D.guianensis* :

Les juvéniles sont fortement agrégés jusqu'à 30 m environ avec présence de bouquets intra-agrégats. Leur répartition est indépendante de celle des adultes sous H_0^1 , malgré une association spatiale visible dans les mêmes zones de la parcelle (figure 4.3). Toutefois, les juvéniles sont localement agrégés sur deux zones dépourvues d'adultes.

– *Q.rosea* :

L'agrégation des juvéniles s'exprime à courte distance avec de nombreux individus dispersés et quelques agrégats denses de juvéniles (observation). Ils sont répartis sans lien avec les adultes sous H_0^1 .

– *T.melinonii* :

La répartition spatiale des juvéniles est aléatoire, mais ceux-ci sont présents en faible effectif ($n = 14$). Ils sont répartis de façon aléatoire par rapport aux adultes sous H_0^1 .

4.4 Répartitions dans les parcelles traitées

Les différences de structure spatiale entre la parcelle témoin et les parcelles traitées ont été étudiées par une analyse multivariée des statistiques résumant les répartitions. Au vu des difficultés d'analyse et d'interprétation des interactions dans la parcelle témoin, nous avons limité cette analyse au cas des relations entre juvéniles uniquement et à la comparaison de la parcelle la plus perturbée (T3) avec la parcelle témoin.

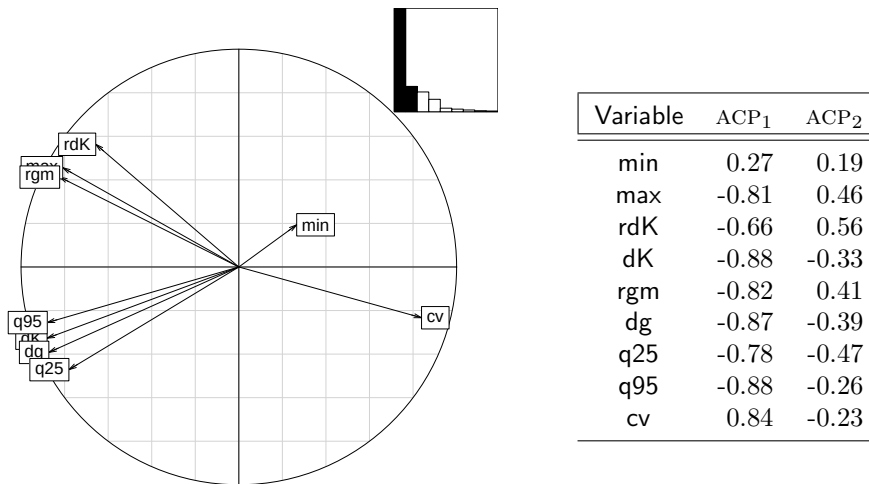


FIG. 4.4. Analyse en composantes principales (ACP) des propriétés des répartitions spatiales des juvéniles dans les traitements T0 et T3.

gauche : cercle de corrélation des deux 1^{ers} axes de l'ACP et histogramme des valeurs propres de l'analyse, droite : tableau des corrélations avec les deux premiers axes de l'analyse.

min, max : distances minimale et maximale auxquelles est détectée une déviation significative par rapport à l'hypothèse nulle de répartition aléatoire (H_0) calculée d'après la fonction L, rgm : distance maximale à laquelle est détectée une déviation significative par rapport à H_0 calculée d'après la fonction g, dL : déviation maximale hors de l'enveloppe de confiance simulée par méthode de Monte-Carlo pour la fonction L, rdL : distance correspondant à la déviation maximale, dg : déviation maximale hors de l'enveloppe de confiance pour la fonction g, q25, q95 et cv : 1^{er} quartile, quantile 95 et coefficient de variation de l'intensité locale calculée aux points des répartitions.

4.4.1 Analyse multivariée des relations

Une analyse en composantes principales (ACP) des variables décrivant les répartitions spatiales a permis de dégager les principaux axes selon lesquels les relations au stade juvénile sont modifiées entre les deux parcelles. Dans les cas de répartition aléatoire, les variables ont été fixées à 0.

Les deux premiers axes de l'analyse résument 75% de l'inertie totale du tableau, le 1^{er} expliquant 60% de l'inertie contre 15% pour le 2^e (figure 4.4a). Le premier axe résume la majeure partie de la variabilité et indique une tendance croissante (1) dans l'intensité de l'agrégation (augmentation de l'intensité locale et de la déviation par rapport à H_0), et (2) dans l'échelle de l'agrégation (mesurée par les variables de distance : max, rdL et rgm). Ces deux groupes de variables sont corrélés, mais distincts, et portent une information complémentaire (figure 4.4a).

4.4.2 Liaison entre répartition et perturbation

Dans le plan des deux premiers axes de l'ACP, la projection des points correspondant aux croisements *Espèce* × *Traitement* montre un déplacement d'ensemble des répartitions vers les scores négatifs le long du 1^{er} axe entre le traitement témoin et le traitement T3. Plus précisément, les trajectoires sont portées par la direction

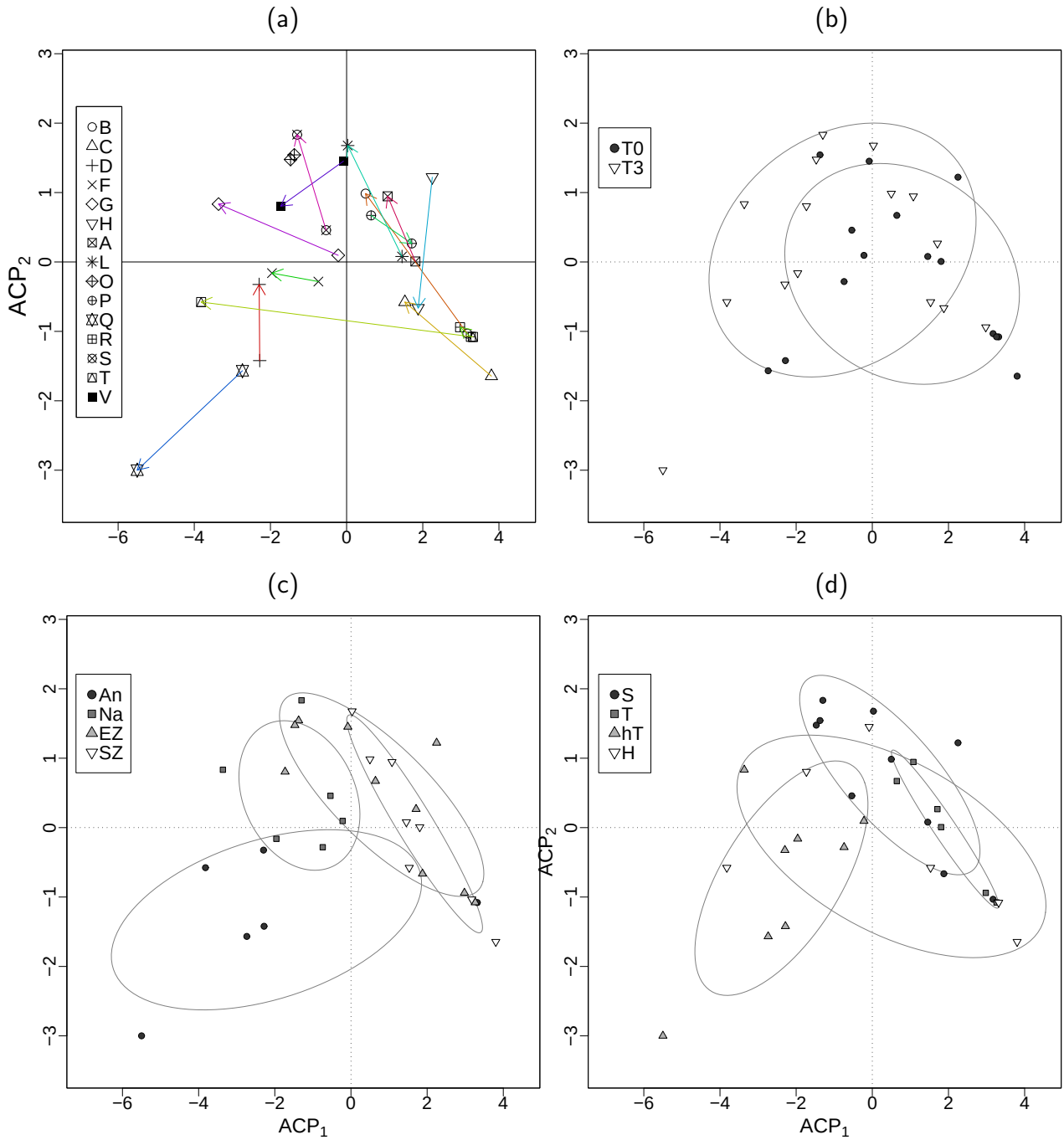


FIG. 4.5. Plan factoriel des deux 1^{ères} axes de l'ACP des répartitions spatiales des juvéniles en (T0) et en (T3).

Les symboles indiquent un croisement Espèce×Traitement selon : (a) les espèces (A, *L.alba*, B, *B.prouacensis*, C, *C.procera*, D, *D.guianensis*, F, *E.falcata*, G, *E.grandiflora*, H, *G.hexapetala*, L, *L.persistens*, O, *O.asbeckii*, P, *P.cochlearia*, Q, *Q.rosea*, R, *S.rubra*, S, *P.schomburgkiana*, T, *T.melinonii*, V, *V.michelii*), (b) le traitement (T0 et T3), (c) les modes de dispersion : An, anémochorie, NA, non-assisté, EZ, endozoochorie, SZ, synzoochorie, (d) les groupes de tolérance à l'ombre (p.57) : S, espèces sciaphiles, T, espèces tolérantes, hT, espèces hemi-tolérantes, H, espèces héliophiles.

des variables max, rgm et rdL (figure 4.4a et 4.5a) chez *L.persistens*, *B.prouacensis*, *P.schomburgkiana*, *L.alba*, *Q.rosea*, *C.procera*, *V.michelii*, *T.melinonii* et dans une

moindre mesure chez *E.falcata*. Cette tendance indique une augmentation des distances qui mesurent l'agrégation des juvéniles. Les répartitions des juvéniles tendent à être agrégées à de multiples échelles dans la parcelle perturbée, ce qui traduit une augmentation de l'hétérogénéité de leur structure. Chez *P.cochlearia*, cependant l'effet est contraire et traduit une agrégation plus faible et à plus courte distance.

Une deuxième effet visible dans la comparaison des deux parcelles concerne l'intensité locale et la déviation par rapport à une répartition aléatoire : chez *Q.rosea*, *V.michellii*, *G.hexapetala*, *T.melinonii*, *E.falcata*, et *E.grandiflora*, les répartitions sont déplacées vers des intensités locales plus élevées et des déviations plus fortes (figure 4.4, 4.5a). Localement, les juvéniles sont structurés en agrégats plus denses dans la parcelle perturbée que dans la parcelle témoin.

Deux espèces, *S.rubra* et *O.asbeckii*, présentent des répartitions aux caractéristiques semblables dans les deux parcelles (figure 4.2a). Les répartitions de *O.asbeckii* sont très agrégées et hétérogènes (agrégées à toutes les échelles). Chez *S.rubra*, les juvéniles sont présents à des effectifs comparables dans les deux parcelles ($n_{T0} = 25$, $n_{T3} = 23$) et montrent des structures aléatoires. Enfin, *D.guianensis* a une position particulière. Les juvéniles sont répartis de façon agrégée et hétérogène dans les deux parcelles (au sens de la déviation détectée par la fonction L) et la trajectoire dans le plan de l'ACP traduit une diminution de l'intensité locale et une augmentation de la distance maximale d'agrégation **rgm** entre la parcelle témoin et la parcelle perturbée. Dans la parcelle perturbée, l'augmentation de **rgm** est liée à la présence de deux agrégats proches (carte p.179).

Par rapport aux modes de dispersion et à la tolérance à l'ombre, les différences de structure les plus fortes sont observées chez les espèces anémochores et les héliophiles (figures 4.5c et d). Toutefois, les tendances associées aux modes de dispersion sont en partie redondantes avec celles associées à la tolérance à l'ombre. Les espèces zoochores d'une part et les espèces sciaphiles et tolérantes d'autre part présentent des modifications du type « changement d'échelle d'agrégation », alors que les espèces anémochores et les espèces hémis-tolérantes ou héliophiles présentent, en plus, des modifications du type « augmentation de l'intensité locale ». Les espèces à dispersion non assistée montrent dans l'ensemble les différences les plus faibles.

Le cas du Gonfolo rose, *Q.rosea*. Le bloc Sud se situe sur la limite d'une plaque de *Q.rosea* dans laquelle est incluse la parcelle témoin. A l'échelle de la zone complète, la répartition de l'espèce montre deux types d'organisation particuliers (carte p.178).

- Dans la plaque (parcelle témoin), les adultes sont abondants et répartis de façon agrégée (tableau 4.2). Les juvéniles sont répartis en agrégats, indépendamment des adultes.
- En dehors de la plaque, la répartition en agrégats dans deux des parcelles traitées (T1 et T3) correspond à des adultes isolés peu nombreux autour desquels sont agrégés les juvéniles (voir carte p.178). Les juvéniles sont alors plus agrégés qu'en

TAB. 4.4. Résultats de la caractérisation des structures spatiales et rappel des attendus en traitement témoin (tableau 4.1).

Résultats : l'agrégation (Ag.) et les bouquets (B) sont caractérisés par les mêmes symboles que les Hypothèses, plus : $\sim$ agrégation comparable dans les deux stades. – indique l'absence de résultat. L'échelle et le type d'interaction détecté sont décrits pour chaque hypothèse : pas d'interaction ($\emptyset$), association (A), répulsion (R) avec indication de l'échelle (C,M,L).

Espèce	Traits		Hypothèses			Résultats			
	Disp.	Tol.	Interaction	Agrégation	B	H ₀ ¹	H ₀ ²	Ag.	B
<i>B.prouacensis</i>	SZ	1	L – $\emptyset$		+	A, M	R, C	$\sim$	$\emptyset$
<i>L.persistens</i>		1	L – $\emptyset$		+	$\emptyset$	R, C	–	+
<i>L.alba</i>		2	L – $\emptyset$	>	+	R, C	R, M	>	+
<i>C.procera</i>		4	M		++	$\emptyset$	$\emptyset$	$\sim$	$\emptyset$
<i>G.hexapetala</i>	EZ	1	L – $\emptyset$		+	A, M	$\emptyset$	>	$\emptyset$
<i>O.asbeckii</i>		1	L – $\emptyset$		+	A, C – M	R, L	$\sim$	+
<i>P.cochlearia</i>		2	L – $\emptyset$	>	+	R, C	R, M	>	++
<i>S.rubra</i>		3	L – $\emptyset$		+	$\emptyset$	$\emptyset$	–	$\emptyset$
<i>V.michelii</i>		4	$\emptyset$		++	$\emptyset$	$\emptyset$	$\sim$	+
<i>P.schomburgkiana</i>	Na	1				R, C	R, M	>	++
<i>E.falcata</i>		3	C	$\gg$	$\emptyset$	A, C – M	R, M	$\sim$	++
<i>E.grandiflora</i>		3				$\emptyset$	R, C	$\gg$	+
<i>D.guianensis</i>	An	3			$\emptyset$	$\emptyset$	R, M	<	+
<i>Q.rosea</i>		3			$\emptyset$	$\emptyset$	R, C	>	++
<i>T.melinonii</i>		4	C – M	$\gg$	+	$\emptyset$	R, M	–	+

parcelle témoin (figures 4.5a et b).

Cette dichotomie de répartition a également été observée chez *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) par Traissac (2003). Chez cette espèce tolérante rodontochore, elle est interprétée comme l'existence un front de colonisation de l'espèce : des individus isolés s'installeraient en avant de la plaque et mettraient en place des agrégats qui finissent par fusionner avec celle-ci (Traissac, 2003). Une comparaison du génome d'adultes isolés et au sein de la plaque permettrait de tester cette hypothèse chez *Q.rosea*. La dynamique des deux espèces est cependant différente *a priori* : chez *V.americana*, les fortes densités d'adultes au sein des plaques limitent la survie des juvéniles qui sont repoussés en bordure, tandis que chez *Q.rosea*, plus héliophile, leur survie est plutôt dépendante des conditions d'ouverture (chablis).

4.5 Discussion

Les résultats des analyses de répartition spatiale sont résumés et confrontés aux attendus dans le tableau 4.4.

Répartition des juvéniles et interactions selon le mode de dispersion

Les interactions juvéniles – adultes observées sont faibles dans l'esemble, comparées aux attendus sous l'hypothèse d'une dispersion limitée. La répartition des juvéniles

est peu influencée par celle des adultes : l'hypothèse nulle d'indépendance n'a été rejetée en faveur d'interactions positives que dans peu de cas (*B.prouacensis*, *O.asbeckii*, *E.falcata*, *G.hexapetala*, tableau 4.4). Nous n'avons donc pas mis en évidence de tendance claire dans les interactions selon le mode de dispersion. Cette divergence par rapport aux attendus peut être due à une influence faible du mode de dispersion sur la répartition des juvéniles.

Un tel découplage de la répartition de juvéniles par rapport à celle des adultes peut être également dû aux filtres de mortalité précoces, mais la mise en évidence d'interactions est également limitée par des problèmes méthodologiques (discutés plus loin). Selon l'effet des filtres de mortalité post-dispersion, la limitation par la dispersion peut n'être plus détectable dans les interactions juvéniles – adultes. En particulier chez les héliophiles (groupe 4, tableau 4.4), la répartition des juvéniles semble plutôt dépendante de l'ouverture du milieu que d'un signal « dispersion ». L'absence d'interaction serait reliée à une survie préférentielle dans les trouées, masquant l'effet de la dispersion.

L'absence d'interaction est surprenante chez les espèces à dispersion non-assistée et anémochore (tableau 4.4). En particulier, chez *D.guianensis*, les juvéniles semblent bien agrégés autour des adultes à l'échelle de la parcelle (figure 4.3). L'agrégation n'est cependant pas confirmée par le test d'indépendance. Les deux stades semblent structurés aux mêmes échelles, mais les juvéniles sont moins agrégés que les adultes chez cette espèce (tableau 4.4). Nous soupçonnons que les variations de structure démographique intra-agrégats (certains agrégats contiennent essentiellement des juvéniles, d'autres essentiellement des adultes, voir figure 4.3) conduisent à accepter l'hypothèse d'indépendance. La population de *D.guianensis* semble plutôt structurée à l'échelle de plaques (Collinet, 1997) au sein desquelles, les agrégats peuvent avoir une dynamique particulière qui conduit à des interactions variables entre juvéniles et adultes.

Dans le cas d'interactions positives (H_0^1 , tableau 4.4), les associations mises en évidence indiquent en fait que les juvéniles sont globalement installés dans les mêmes habitats que les adultes. Ces interactions semblent plutôt résulter des préférences spécifiques vis-à-vis des conditions du milieu (chapitre 3) que d'une dispersion limitée des graines.

Le mode de dispersion a toutefois une influence sur les relations au stade juvénile. Les juvéniles des espèces à faibles distances de dispersion (anémochores et à dispersion non-assistée) sont plus agrégés à faible distance que ceux des autres espèces (rdL, rgm, tableau 4.2). Il y a bien chez les espèces anémochores et à dispersion non-assistées une agrégation à moyenne distance probablement due à la dispersion limitée des graines. En revanche, la structuration plus forte chez les juvéniles, par rapport aux adultes n'apparaît pas de façon marquée chez ces espèces (tableau 4.4). Il est cependant difficile de conclure à ce niveau d'analyse, car là encore les répartitions des deux stades sont marquées par l'hétérogénéité du milieu et paraissent structurées à une échelle plus grande que l'échelle analysée.

En définitive, le mode de dispersion influence la présence de bouquets dans la répartition des juvéniles. Les bouquets présumés chez les espèces zoochores appa-

raissent plutôt chez les espèces à dispersion anémochore et non-assistée (également chez *P.cochlearia*). Ils indiquent une augmentation de l'intensité locale des juvéniles par rapport aux adultes (tableau 4.2). Cette augmentation peut être liée à la limitation de la dispersion autour des adultes conduisant à une agrégation à petite échelle. Chez les espèces zoochores, une pluie de graines agrégées en paquets peut conduire à l'agrégation des juvéniles à petite échelle. Cette liaison a été mise en évidence en particulier dans le cas de la dispersion par des singes (Russo et Augspurger, 2004). Parmi les espèces étudiées ici, cet effet est probable chez *P.cochlearia*, espèce la plus spécialisée parmi les espèces zoochores et dispersée par des singes (chapitre 2).

Nous avons établi comme critères de présence de bouquets l'existence d'une intensité locale forte (nombre de voisins élevé) pour une faible proportion des individus (5%), alors qu'un quart environ est associé à un nombre de voisins faible. Ces critères permettent de distinguer des concentrations locales de juvéniles, mais ils n'ont pas été définis par rapport à une échelle spatiale donnée. Une définition plus précise pourrait inclure une échelle spatiale fixée en rapport avec une échelle à laquelle les graines peuvent être concentrées (sites reposoirs). Par ailleurs, l'étude a été menée ici sur des stades installés, de telle sorte que la concentration des juvéniles au niveau de bouquets a pu être étalée dans le temps et faire suite à des épisodes de dispersion répétées.

Les répartitions des juvéniles semblent dans l'ensemble peu marquées par l'action de filtres de mortalité biotique précoces. La mise à distance des individus causée par une mortalité distance ou densité-dépendance à proximité des adultes n'est observée que chez trois espèces (*L.alba*, *P.cochlearia* et *P.schomburgkiana*). Chez ces espèces, les interactions détectées sont négatives à courte distance et montrent une répulsion des juvéniles par rapport aux adultes. Chez *L.alba* par exemple, ce résultat est confirmé par les distances aux plus proche voisin mesurées entre les deux stades. (20 m d'un juvénile à un adulte, 10 m d'un adulte à un juvénile en moyenne). Ces distances sont dans la gamme des distances détectées sous H_0^1 (tableau 4.3).

Modification des structures et filtres en milieu perturbé

La comparaison des répartitions spatiales des juvéniles en peuplement témoin et dans la parcelle la plus perturbée a révélé deux tendances. D'une part, la gamme de distance pour laquelle les répartitions des juvéniles sont agrégées est plus étendue dans la parcelle perturbée. D'autre part, les intensités locales sont nettement supérieures en milieu perturbé chez certaines espèces. Ces effets sont visibles chez toutes les espèces sauf trois (*P.cochlearia*, *O.asbeckii* et *S.rubra*). Chez *O.asbeckii*, les répartitions sont agrégées dans les deux parcelles à toutes les distances analysées. Chez *S.rubra*, au contraire, les juvéniles sont répartis de façon aléatoire dans les deux parcelles. Les critères ne mettent donc pas en évidence d'effet de la perturbation chez ces deux espèces. Chez *P.cochlearia*, la modification de la structure spatiale en milieu perturbé va dans le sens d'une diminution des distances d'agrégation. D'après les résultats du chapitre 3, le recrutement de cette espèce a pu être limité suite aux traitements sylvicoles.

La fragmentation du milieu a eu un effet déstructurant d'ensemble sur la répartition des juvéniles. En effet, les distances d'agrégation augmentent dans la parcelle perturbée, ce qui traduit une augmentation de l'hétérogénéité de leur structure. Chez les espèces héliophiles, cet effet est cohérent avec une survie plus forte après traitement (chapitre 3). Elle conduit à une augmentation de l'intensité locale, visible notamment chez *T.melinonii*, *V.michelii*, *Q.rosea*, due à un recrutement massif des juvéniles. L'augmentation de l'intensité locale dans la parcelle perturbée est également bien visible chez *G.hexapetala*. Cet effet est cohérent avec les résultats du chapitre 3 qui a montré que cette espèce se comportait de façon similaire aux espèces héliophiles (*V.michelii* et *T.melinonii*). On peut alors s'interroger sur le caractère supposé sciaphile de cette espèce. Chez les autres sciaphiles, l'effet est plus difficilement interprétable. Ces espèces restent peu compétitives même dans des conditions d'ouverture favorables. La fragmentation a pu avoir un effet plus diffus sur leur survie, c'est-à-dire sans augmentation claire de l'intensité locale, mais plutôt par effet de bordure dans les zones perturbées (chapitre 3).

Au vu des difficultés soulevées par le test des interactions dans la parcelle témoin, leur étude n'a pas été menée en parcelle traitée. Cependant, les résultats acquis sur les différences de répartition des juvéniles entre les traitements T0 et T3 permettent de faire des hypothèses sur les modifications des interactions les plus probables. Chez les espèces héliophiles, on peut s'attendre à ce que l'effet de la fragmentation conduise à une perte d'interaction, suite à une augmentation des intensités locales de juvéniles sans lien avec les adultes. Cet effet devrait être moins important chez les espèces sciaphiles. Chez les espèces à dispersion limitée, la colonisation des sites perturbés situés à distance devrait être limitée, de sorte que les interactions devraient être perturbées proportionnellement aux capacités de dispersion.

Limites liées aux méthodes et hypothèses statistiques

Les répartitions étudiées dans ce chapitre ont été analysées dans le cadre des processus stationnaires. Or, l'hétérogénéité liée aux habitats explique également une part de l'hétérogénéité détectée dans les relations intra-stades. Les analyses réalisées mélangent des caractéristiques intrinsèques des populations (indépendantes des conditions de milieu) et des contraintes exercées par le milieu. Les résultats obtenus sont donc à nuancer par rapport aux hypothèses posées dans la méthodologie adoptée.

Le test d'indépendance repose sur la translation de l'une des répartitions par rapport à l'autre. Il nécessite un domaine rectangulaire afin que le nombre de points reste constant dans les simulations grâce à l'utilisation d'un tore. Nous nous sommes alors heurtés à la difficulté d'interpréter les interactions dans ce cadre. En effet, ce test est influencé par la présence de zones vides, non occupées par une espèce dans la parcelle étudiée. Dans un tel cas, les associations détectées ont tendance à être positives. Les distances d'interaction correspondent à l'échelle à laquelle sont associés les deux stades dans le domaine : dans le cas des espèces intolérantes aux conditions de bas-fonds, les

rayons de détection des associations (moyennes distances) correspondent grossièrement à la moitié de la largeur du plateau au centre de la parcelle, zone dans laquelle elles sont présentes préférentiellement. Parmi les cas où aucune interaction n'est détectée, la puissance du test peut être mise en cause chez *S.rubra*, *L.persistens*, *V.michellii* et *T.melinonii*, quatre espèces pour lesquelles l'effectif d'un des stades au moins est faible. A l'observation, les juvéniles sont cependant bien présents à distance des adultes et non agrégés autour de ceux-ci.

Dans le cas du test par marquage aléatoire, les interactions ont été identifiées comme répulsives dans tous les cas, sauf chez *C.procera* et *V.michellii*. Cette tendance à la répulsion indique une mise à distance globale des juvéniles autour des adultes : les juvéniles sont situés à distance des adultes au sein de la population par « effet de masse » dû à leur forte abondance par rapport à celle des adultes. Chez *V.michellii* et *C.procera*, l'absence de ce type d'interaction semble résulter en partie des faibles effectifs des stades étudiés.

4.6 Conclusion

L'analyse des répartitions de juvéniles dans le cadre des processus ponctuels a permis de dégager quelques grandes tendances dans les interactions juvéniles – adultes. L'interprétation des résultats reste cependant limitée par les hypothèses supposées dans le cadre des processus stationnaires. Les variations d'abondance observées, en particulier chez les espèces communes influencées par les conditions édaphiques, ont de fortes implications sur la caractérisation des répartitions spatiales. A l'échelle des parcelles étudiées, ces répartitions apparaissent hétérogènes. L'analyse des interactions entre juvéniles et adultes nécessite donc de prendre en compte cette hétérogénéité, en particulier en milieu fortement perturbé.

Au chapitre 3, l'abondance des espèces a été mise en relation avec les conditions du milieu sans prise en compte la distance aux adultes. Dans ce chapitre, nous avons pris en compte cette information, mais le lien avec la tolérance à l'ombre et les capacités de dispersion n'a pas pu être bien appréciées, en partie à cause de problèmes méthodologiques. Dans le chapitre suivant, nous envisagerons une approche par modélisation empirique afin de relier les répartitions de juvéniles à des caractéristiques de population et de milieu. Le niveau individuel d'analyse est abandonné pour une approche centrée sur des placettes. Ceci permet d'approcher le recrutement d'une espèce par la densité des juvéniles qui mesure le succès d'installation locale d'une espèce.

5

Densité locale : modélisation statistique des effets de population et de milieu

5.1	Nature des variables explicatives : population et milieu	104
5.2	Conditions de présence-absence des juvéniles	105
5.3	Cadre méthodologique de modélisation	110
5.3.1	Modélisation hiérarchique	110
5.3.2	Dispersion statistique et densité nulle	110
5.3.3	Prise en compte de l'excès de zéros	111
5.3.4	Modélisation de l'autocorrélation dans la densité locale	112
5.4	Calibration des modèles de densité	114
5.4.1	Cas des modèles zip : une approche fréquentiste	114
5.4.2	Cas des modèles zip- α : une approche bayésienne	115
5.5	Qualité d'ajustement des modèles zip	116
5.6	Effet du milieu et de la population sur la densité locale	118
5.6.1	Interprétation des effets et courbes de réponse	118
5.6.2	Effet des variables de population	120
5.6.3	Effet des variables de milieu	122
5.7	Discussion	125
5.8	Conclusion	130

À l'échelle du site étudié, la répartition spatiale des juvéniles dépend de l'hétérogénéité du milieu (physique et liée à la perturbation) et de la dispersion pouvant conduire à l'agrégation des juvéniles autour des adultes. Les interactions juvéniles – adultes sont également modulées par la mortalité distance ou densité-dépendante (parasitisme et prédation, non mesurables sans suivi dynamique) et la compétition intraspécifique. Dans ce chapitre, l'objectif est d'étudier la densité locale des juvéniles en fonction : (i) de la distance au plus proche adulte et de la compétition intraspécifique avec les stades avancés et (ii) des conditions du milieu, biotique et abiotique (chapitre 1). La répartition des juvéniles est abordée en terme de présence-absence et de densité locale au sein de placettes d'inventaire. Dans la première partie du chapitre, nous étudions les conditions de présence-absence des juvéniles afin de mettre en évidence un premier niveau de sensibilité des espèces. Dans une deuxième partie, nous modélisons la densité locale univariée (espèce par espèce) selon une approche statistique, ou empirique, en prenant en compte deux aspects particuliers des répartitions :

1. l'importance des données nulles dans la distribution de la densité locale, qui conduit à l'utilisation de *Zero-Inflated Poisson models* (ZIP),
2. l'autocorrélation, ou dépendance spatiale, qui conduit à l'utilisation de modèles linéaires généralisés spatialisés.

Enfin, dans la dernière partie du chapitre, nous analysons les répartitions des juvéniles des quinze espèces, à l'aide des modèles ZIP non spatialisés¹. Un accent particulier est mis sur la compréhension des liens entre les répartitions des juvéniles et :

- les processus populationnels : dispersion, compétition ;
- les caractéristiques du milieu : structure du peuplement et perturbation, contraintes physiques.

5.1 Nature des variables explicatives : population et milieu

Dans l'ensemble du chapitre, l'échantillonnage utilisé consiste en un pavage complet des carrés centraux des parcelles par une grille régulière de 10 mètres ($n = 2500$ observations). Les placettes sont repérées par leurs coordonnées spatiales $s = (x, y)$. La densité des juvéniles d'une espèce dans les placettes, notée $Z(s)$, est la variable dépendante des modèles. Elle est reliée aux variables explicatives, notées $\mathbf{E}(s)$. Parmi celles-ci, nous distinguerons d'une part les variables de *population* et d'autre part les variables de *milieu* issues de la caractérisation du milieu biotique et abiotique au chapitre 1. Les variables de structure de la canopée, étudiées à partir d'un sous-échantillonnage de la zone d'étude n'ont pas été prises en compte ici² (chapitre 1, p.34).

Les variables de population mesurent :

1. la distance des placettes au plus proche adulte (**dna**). Cette variable estime la distance de dispersion sous l'hypothèse du *plus proche adulte disperseur* (Nathan

¹Les résultats concernant les modèles spatialisés sont présentés dans l'article B.3.

²Elles ont été utilisées dans la publication présentée dans l'annexe B.2.

5.2. Conditions de présence-absence des juvéniles

TAB. 5.1. Pourcentage de placettes de 10×10 m occupées par les juvéniles, au sein des carrés centraux (tous traitements confondus).

Espèce	<i>Cp</i>	<i>Sr</i>	<i>Gh</i>	<i>Tm</i>	<i>Qr</i>	<i>Dg</i>	<i>Ef</i>	<i>Bp</i>	<i>Eg</i>	<i>Pc</i>	<i>Ps</i>	<i>Vm</i>	<i>Oa</i>	<i>Lp</i>	<i>La</i>
% ($n = 2500$)	5	5	6.6	13.1	15.4	15.5	16.7	17	19.6	25	36.3	37.9	41.7	42	43.6

et Casagrandi, 2004),

- la surface terrière des stades avancés (arbres conspécifiques vivants en 2002 et de DBH supérieur à 10 cm) calculée sur des disques de rayon 20 m centrés sur la grille de 10×10 m (G_{cons}). Cette variable mesure l'intensité de la compétition intraspécifique avec les stades avancés.
- la perte de surface terrière due à la mortalité des stades avancés pendant la période post-traitement (1989–2002, dG_{cons}). Cette variable mesure une diminution éventuelle de la compétition intraspécifique dont ont pu profiter les juvéniles pour leur installation.

Les événements de mortalité étant rares, la 3^e variable contient de nombreuses observations nulles. Pour cette raison, elle n'est pas retenue dans l'analyse exploratoire suivante ; elle est utilisée dans la seconde partie du chapitre.

5.2 Conditions de présence-absence des juvéniles

Les conditions de présence-absence des juvéniles de chaque espèce ont été évaluées par rapport aux variables de population, puis par rapport aux variables de milieu. Pour cela, nous avons comparé les placettes dans lesquelles les juvéniles aux placettes non occupées. Suivant les espèces, les pourcentages des placettes occupées varient de 5 à 44% (tableau 5.1). Les trois espèces les moins représentées, *C.procera*, *S.rubra* et *G.hexapetala*, ont été exclues de l'analyse afin d'éviter des déséquilibres d'effectif importants entre les deux groupes de placettes, occupées et non occupées. Les valeurs des variables dans ces groupes ont été comparées, pour chaque variable séparément, par un test de Mann-Withney (Sheskin, 2004). Ce test non-paramétrique évalue l'hypothèse nulle d'égalité des médianes entre les deux groupes. Seuls les cas où les différences sont significatives au seuil de 5% sont présentés dans la suite (tableaux 5.2 et 5.4).

Présence-absence et variables de population

Chez douze espèces, sur treize analysées, l'une au moins des deux variables de population a un effet significatif (tableau 5.2). *P.cochlearia* est la seule espèce chez laquelle aucun effet n'est détecté : les placettes des deux groupes présentent des distances au plus proche adulte et des conditions de surface terrière des stades avancés comparables.

Dans la majorité des cas (9/12), les juvéniles sont présents à une distance plus faible

d'un adulte que les placettes vides. Les différences les plus fortes entre les distances médianes (≥ 5 m) sont obtenues chez les trois espèces anémochores (*D.guianensis*, *Q.rosea*, *T.melinonii*, tableau 5.2), les deux *Eperua* (autochore et barochore) et *O.asbeckii* (zoochore). Chez ces espèces, les placettes occupées présentent également des valeurs de la variable G_{cons} supérieures à celles des placettes vides. Les mêmes tendances sont observées pour *G.hexapetala* et *P.schomburgkiana* – avec des différences plus faibles entre les médianes. *L.persistens*, en revanche, présente des valeurs de G_{cons} légèrement supérieures dans le cas des placettes vides.

Chez trois espèces, les juvéniles sont présents à plus grande distance d'un adulte que les placettes non occupées : *B.prouacensis*, *V.michelii* (doïque) et *L.alba* (tableau 5.2). Chez *L.alba*, comme chez *L.persistens*, les placettes occupées par les juvéniles présentent des valeurs de G_{cons} plus élevées que les placettes vides.

TAB. 5.2. Comparaison de la distance au plus proche adulte (dna en m) et de la surface terrière des arbres conspécifiques de DBH supérieur à 10 cm (G_{cons} en $\text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) entre les cas de présence ($Z(s) > 0$) ou d'absence ($Z(s) = 0$) des juvéniles dans les placettes de 10×10 m.

Les espèces sont classées selon leur mode de dispersion (p.53) : endozoochore (EZ), synzoochore (SZ), non-assisté (Na), anémochore (An).

m : médiane, μ : moyenne, σ : écart-type, p_{MW} : p-value du test de Mann-Whitney sur les deux groupes de placettes. *** $< 10^{-3}$, ** $< 10^{-2}$, * $< 0,05$). Seuls les cas $p_{MW} < 0,05$ sont présentés. Les symboles indiquent une médiane plus élevée (Δ) ou plus faible (∇) dans les cas de présence. Les petits symboles indiquent des différences faibles entre les médianes : ≤ 2 m pour dna, $\leq 0.02 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ pour G_{cons} .

	Espèce	Variable	Présence ($Z(s) > 0$)			Absence ($Z(s) = 0$)			$p_{M.W}$	
			m	μ	σ	m	μ	σ		
SZ	<i>B.prouacensis</i>	dna	$\triangle$	21	22	11	18	20	12	***
	<i>L.persistens</i>	dna	∇	31	33	16	33	34	17	*
		G _{cons}	∇	0.09	0.10	0.07	0.10	0.12	0.09	***
	<i>L.alba</i>	dna	$\triangle$	16	17	10	14	16	11	***
G _{cons}		∇	0.10	0.13	0.14	0.12	0.17	0.18	***	
EZ	<i>O.asbeckii</i>	dna	∇	10	12	8	15	16	9	***
	<i>P.cochlearia</i>	G _{cons}	$\triangle$	0.03	0.04	0.04	0.01	0.02	0.03	***
	<i>V.michelii</i>	dna	$\triangle$	31	32	13	29	29	13	***
Na	<i>E.falcata</i>	dna	∇	12	13	6	42	39	22	***
		G _{cons}	$\triangle$	0.37	0.44	0.32	0	0.15	0.31	***
	<i>E.grandiflora</i>	dna	∇	19	20	10	33	33	18	***
		G _{cons}	$\triangle$	0.15	0.22	0.23	0	0.10	0.18	***
	<i>P.schomburgkiana</i>	dna	∇	11	12	7	13	14	8	***
		G _{cons}	$\triangle$	0.05	0.06	0.06	0.03	0.05	0.06	***
An	<i>D.guianensis</i>	dna	∇	16	18	10	27	29	16	***
		G _{cons}	$\triangle$	0.12	0.19	0.24	0	0.09	0.21	***
	<i>Q.rosea</i>	dna	∇	17	21	16	39	38	22	***
		G _{cons}	$\triangle$	0.17	0.27	0.34	0	0.11	0.25	***
	<i>T.melinonii</i>	dna	∇	36	39	19	41	41	18	***
		G _{cons}	$\triangle$	0	0.03	0.07	0	0.02	0.07	***

5.2. Conditions de présence-absence des juvéniles

		dna		
		∇	$\emptyset$	Δ
G_{cons}	Δ	<i>Gh, Oa, Ef, Eg, Ps, Dg, Qr, Tm</i>		
	$\emptyset$		<i>Pc</i>	<i>Bp, Vm</i>
	∇	<i>Lp</i>		<i>La</i>

TAB. 5.3. Résumé des effets de la distance au plus proche adulte (dna) et de la surface terrière des arbres conspécifiques de DBH supérieur à 10 cm (G_{cons}) sur la présence des juvéniles (d'après le tableau 5.2).

Le tableau 5.3 résume les résultats obtenus. Ils indiquent une tendance à la présence des juvéniles à proximité d'un adulte, relativement aux placettes vides, et proches également des stades avancés. Dans deux cas seulement (*L.alba* et *L.persistens*), les juvéniles sont associés à des surfaces terrières faibles (G_{cons}). Chez *L.persistens*, la proximité des adultes (dna faible) laisse supposer un effet de densité-dépendance négatif des stades avancés à courte distance (≤ 20 m). Chez *L.alba* en revanche, les juvéniles sont éloignés des adultes par rapport aux placettes vides (tableau 5.3). Il faut toutefois noter que, du fait du nombre élevé des observations, des différences faibles peuvent être détectées (tableau 5.4). Par ailleurs, ces résultats doivent être considérés avec précaution, car l'autocorrélation des observations n'a pas été prise en compte dans ces analyses, et peut conduire à surestimer les effets réels.

Présence-absence et variables de milieu

Afin de simplifier la présentation, cinq variables de milieu ont été retenues, parmi celles caractérisant des conditions de milieu contrastées :

- les variables topographiques : l'altitude (Ele) et la pente (Slo),
- une variable de structure du peuplement : la surface terrière totale (G_{tot}),
- deux variables de perturbation : les surfaces terrières des arbres morts pendant la période de traitement (M_{tfl}) et pendant la période post-traitement (M_{tfr}).

En ce qui concerne les positions topographiques, la présence des juvéniles est associée à des altitudes « élevées » relativement aux placettes vides chez sept espèces (*O.asbeckii*, *B.prouacensis*, *P.schomburgkiana*, *P.cochlearia*, *E.grandiflora*, *D.guianensis* et *V.michelii*, tableau 5.4). Chez *O.asbeckii*, les pentes associées aux juvéniles sont plus faibles, indiquant une préférence pour les plateaux. Au contraire, elles sont plus fortes pour *P.schomburgkiana*, indiquant cette fois une présence préférentielle en haut de versant. Chez les autres espèces, la similitude des valeurs de pente indique une présence sur les plateaux moins stricte que pour *O.asbeckii* (plateaux et hauts de versant).

Chez *Q.rosea* et *L.alba*, l'altitude ne diffère pas significativement entre les deux groupes de placettes. Les pentes, en revanche, sont plus fortes dans les cas de présence. Les juvéniles sont donc plutôt présents sur les versants et tolérants aux conditions rencontrées dans le haut et le bas des versants.

Deux espèces, *E.falcata* et *L.persistens*, sont associées à des altitudes faibles. Les juvéniles ne présentent pas d'association particulière avec la pente chez *E.falcata*. Ils sont donc présents dans les talwegs où la pente est faible, mais également sur les

TAB. 5.4. Comparaison des variables de milieu entre les cas de présence ($Z(s) > 0$) ou d'absence ($Z(s) = 0$) des juvéniles dans les placettes de 10×10 m.

Les espèces sont regroupées selon leur tolérance à l'ombre : 1. espèces sciaphiles, 2. espèces tolérantes, 3. espèces semi-tolérantes, 4. espèces héliophiles.

m : médiane, μ : moyenne, σ : écart-type, p_{MW} : p-valeur du test de Mann-Whitney sur les deux groupes de placettes (** : $< 10^{-3}$, * : $< 10^{-2}$, $\cdot$: $< 5.10^{-2}$).

Seuls les cas $p_{MW} < 0.05$ sont présentés. Les symboles indiquent une médiane plus élevée, Δ , ou plus faible, ∇ , dans les cas de présence. Les petits symboles indiquent les différences les plus faibles entre médianes : ≤ 2 m pour Ele, $\leq 1^\circ$ m pour Slo, ≤ 1 m².ha⁻¹ pour G_{tot}, M_{tfl}, M_{tfr}.

	Espèce	Variable	Présence (Z(s) > 0)			Absence (Z(s) = 0)			<i>p</i> _{M.W}	
			<i>m</i>	μ	σ	<i>m</i>	μ	σ		
S	<i>O.asbeckii</i>	Ele	$\triangle$	28	27	<i>γ</i>	24	24	<i>γ</i>	***
		Slo	∇	10	10	<i>γ</i>	11	11	<i>γ</i>	***
		G _{tot}	$\triangle$	27.3	28.4	<i>6.3</i>	25.2	25.8	<i>5.5</i>	***
		M _{tfl}	∇	3.8	4.9	<i>4.8</i>	5.6	6.6	<i>5.6</i>	***
	<i>L.persistens</i>	Ele	∇	24	24	<i>γ</i>	26	26	<i>γ</i>	***
		Slo	$\triangle$	11	11	<i>γ</i>	10	10	<i>γ</i>	***
		G _{tot}	∇	25.5	26.3	<i>5.7</i>	26.3	27.3	<i>6.1</i>	***
		M _{tfl}	$\triangle$	5.2	6.1	<i>5.2</i>	4.7	5.8	<i>5.4</i>	*
	<i>B.prouacensis</i>	Ele	$\triangle$	26	26	<i>γ</i>	25	25	<i>γ</i>	*
		G _{tot}	$\triangle$	26.8	27.7	<i>5.9</i>	25.8	26.7	<i>6.0</i>	***
	<i>P.schomburgkiana</i>	Ele	$\triangle$	28	27	<i>γ</i>	24	24	<i>γ</i>	***
		Slo	$\triangle$	11	11	<i>γ</i>	10	10	<i>γ</i>	***
T	<i>L.alba</i>	Slo	$\triangle$	11	11	<i>γ</i>	10	10	<i>γ</i>	***
	<i>P.cochlearia</i>	Ele	$\triangle$	27	27	<i>γ</i>	25	25	<i>γ</i>	***
		G _{tot}	$\triangle$	26.3	27.3	<i>5.9</i>	25.9	26.7	<i>6.0</i>	*
hT	<i>E.falcata</i>	Ele	∇	22	23	<i>γ</i>	26	26	<i>γ</i>	***
		M _{tfl}	$\triangle$	6.9	7.7	<i>6.6</i>	4.6	5.5	<i>5.0</i>	***
	<i>Q.rosea</i>	Slo	$\triangle$	12	12	<i>γ</i>	10	10	<i>γ</i>	***
		G _{tot}	$\triangle$	28.3	28.7	<i>6.0</i>	26.5	27.4	<i>6.4</i>	***
		M _{tfl}	∇	2.2	4.8	<i>5.8</i>	4.4	5.5	<i>5.4</i>	***
		Ele	$\triangle$	31	30	<i>6</i>	24	24	<i>γ</i>	***
	<i>E.grandiflora</i>	G _{tot}	$\triangle$	28.8	29.5	<i>7.0</i>	25.5	26.2	<i>5.5</i>	***
		M _{tfl}	∇	2.7	4.2	<i>4.7</i>	5.4	6.3	<i>5.4</i>	***
		M _{tfr}	∇	1.8	2.3	<i>2.3</i>	1.9	2.5	<i>2.4</i>	*
	<i>D.guianensis</i>	Ele	$\triangle$	27	26	<i>γ</i>	25	25	<i>γ</i>	***
H	<i>V.michelii</i>	Ele	$\triangle$	27	27	<i>γ</i>	24	24	<i>γ</i>	***
		G _{tot}	∇	25.1	25.7	<i>5.1</i>	26.7	27.6	<i>6.3</i>	***
		M _{tfl}	$\triangle$	5.9	6.7	<i>4.7</i>	4.0	5.4	<i>5.6</i>	***
		M _{tfr}	$\triangle$	2.2	3.0	<i>2.8</i>	1.7	2.1	<i>1.9</i>	***
	<i>T.melinonii</i>	G _{tot}	∇	25.0	25.3	<i>5.1</i>	26.2	27.1	<i>6.1</i>	***
		M _{tfl}	$\triangle$	7.1	7.9	<i>5.2</i>	4.6	5.6	<i>5.3</i>	***

versants autour des bas-fonds. Chez *L.persistens* au contraire, la présence des juvéniles est associée à des pentes légèrement plus élevées par rapport aux placettes vides : ils sont plutôt présents sur les pentes hors des talwegs.

Enfin chez *T.melinonii*, aucune association particulière n'est détectée avec la topographie.

En ce qui concerne les conditions de structure et de perturbation, les variables G_{tot} et M_{tfl} sont les plus discriminantes (tableau 5.4). En fonction de la surface terrière du peuplement (G_{tot}), les préférences des espèces se déclinent selon trois types de relations :

Les juvéniles sont présents à des niveaux de surface terrière élevée

chez cinq espèces, *O.asbeckii*, *B.prouacensis*, *E.grandiflora*, *P.cochlearia* et *Q.rosea*, parmi lesquelles, les juvéniles de *O.asbeckii*, *B.prouacensis* et *E.grandiflora* sont présents dans des conditions peu perturbées, d’après la variable M_{tfl} . Ceux de *E.grandiflora* sont également présents dans des placettes peu perturbées par les chablis pendant la période 1989–2002 (M_{tfr}). Dans ce groupe, *P.cochlearia* et *Q.rosea* ne montrent pas de sensibilité à la perturbation.

La présence des juvéniles est sans lien avec la surface terrière du peuplement

chez *L.alba*, *P.schomburgkiana*, *E.falcata* et *D.guianensis*. Seuls les juvéniles de *E.falcata* sont présents dans des conditions de perturbation forte. Les autres espèces ne montrent pas de différence par rapport à la perturbation.

Les juvéniles sont présents à des densités de peuplement faibles

chez trois espèces : *L.persistens*, *V.michelii* et *T.melinonii*. Dans les trois cas, les placettes occupées ont subi des perturbations plus élevées pendant les traitements que les placettes non occupées. Les juvéniles de *V.michelii* sont également présents dans des placettes perturbées par des chablis pendant la période 1989–2002 (M_{tfr}).

A nouveau, dans le cas des variables de milieu, les différences détectées entre présence et absence sont parfois faibles. Ceci est notable en particulier chez les espèces sciaphiles (tableau 5.4) et chez les espèces *L.alba* et *P.cochlearia*. Ces résultats indiquent que ces espèces sont peu spécifiques de conditions de milieu particulières.

La sensibilité aux variables de structure et de perturbation et le sens des relations varient au sein d’un même groupe de tolérance. Parmi les espèces sciaphiles, les juvéniles de *O.asbeckii* sont présents dans des conditions de peuplement dense et peu perturbé, tandis que ces relations sont inversées chez *L.persistens*. Parmi les espèces hemi-tolérantes, le cas de *Q.rosea* est particulier : les juvéniles sont présents en nombre dans la parcelle témoin du fait de la répartition particulière de la population à l’échelle du site (chapitre 4, p.96). Or, le peuplement de cette parcelle a subi peu de perturbation et est plus dense par rapport aux autres parcelles (chapitre 1, p.38). En limitant l’analyse à la parcelle témoin, la relation mise en évidence avec la surface terrière du peuplement est inversée : les juvéniles sont présents dans des conditions de peuplement moins dense que les placettes vides ($\overline{G_{tot}} = 31.2 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$, $n = 214$ pour les placettes occupées contre $\overline{G_{tot}} = 32.4 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$, $n = 411$, $p_{MW} < 0.05$). Ceci montre alors une préférence des juvéniles de *Q.rosea* pour les zones de peuplement peu dense.

L’approche des répartitions en présence-absence permet d’envisager les associations préférentielles des juvéniles à des conditions de milieu et de population particulières. Elle ne permet cependant pas de distinguer les situations dans lesquelles une espèce est présente à des densités variables. Dans la suite, les conditions d’installation des juvéniles sont abordées par la modélisation de la densité locale.

5.3 Cadre méthodologique de modélisation

L'objectif de la modélisation est ici de relier la distribution de la densité locale $Z(s)$ aux variables explicatives $\mathbf{E}(s)$ décrivant le milieu et les effets populationnels. Dans cette partie, nous construisons un modèle prenant en compte l'importance des données nulles dans la densité locale, puis nous proposons une généralisation du modèle précédent qui prend en compte la dépendance spatiale, ou autocorrélation, des données $Z(s)$.

5.3.1 Modélisation hiérarchique

Dans l'approche hiérarchique, un modèle est conçu comme une séquence d'hypothèses dans laquelle les paramètres d'un niveau dépendent de ceux du niveau suivant (Banerjee et al., 2003; Wile, 2003). La formulation d'un modèle hiérarchique repose sur une structure minimale à deux niveaux :

1. un niveau d'hypothèse sur la distribution de la variable dépendante selon une loi de probabilité (*data level*, Wile, 2003) : $Z(s)|\theta(s) \sim F\left(\theta(s)\right)$ où $\theta(s)$ correspond aux paramètres de la distribution F . Dans le cas gaussien par exemple, $F = \mathcal{N}$, loi normale avec $\theta(s) = \theta = (\mu, \sigma^2)$. A ce niveau, il est classique de supposer que conditionnellement à $\theta(s)$ les observations sont indépendantes.
2. un niveau d'hypothèse sur la relation entre les paramètres θ et les variables explicatives $\mathbf{E}$ (*process level*, Wile, 2003) : $\theta(s) = f_{\xi}(\mathbf{E}(s))$ où ξ correspond aux paramètres de la relation.

L'intérêt de l'approche hiérarchique est d'être extensible à plusieurs niveaux d'hypothèses. De plus, cette approche permet de simplifier un problème complexe en une succession de sous-problèmes généralement plus simples. Dans les sections suivantes, nous présentons d'abord un modèle développé selon une structure à deux niveaux qui prend en compte l'excès de zeros. Ce modèle est ensuite étendu à un 3^e niveau pour prendre en compte l'autocorrélation des effectifs au sein des placettes.

5.3.2 Dispersion statistique et densité nulle

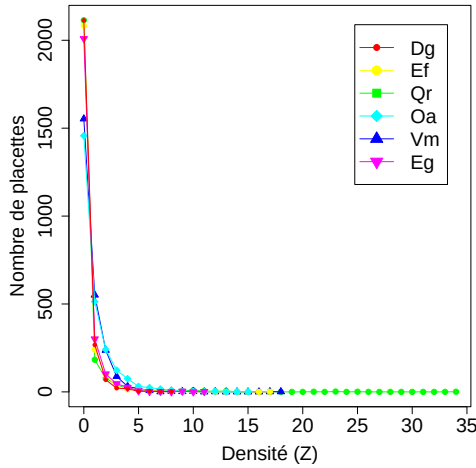


FIG. 5.1. Distribution de la densité locale de six espèces sur des placettes d'inventaire de 10 m $\times$ 10 m au sein des carrés centraux des parcelles du bloc Sud. Dg : *D.guianensis*, Ef : *E.falcata*, Qr : *Q.rosea*, Oa : *O.asbeckii*, Vm : *V.michelii*, Eg : *E.grandiflora*. Les distributions sont basées sur 2500 observations, exceptées pour *Q.rosea* non considérée dans le traitement 2 où elle est absente ($n = 1875$).

faible (*sous*-dispersion) que la moyenne des comptages. La loi négative binomiale permet de traiter ces cas en prenant en compte un paramètre de dispersion (Chambers et Hastie, 1997).

Mais une cause particulière de dispersion statistique est l'excès de zéros, c'est-à-dire de données de comptage nulles, par rapport à une distribution de Poisson (ou *zero-inflation*, Hinde et Demetrio, 1998). La densité des juvéniles étudiés sur un pavage complet de l'espace présente cet excès de zéro (figure 5.1). Trois raisons principales sont impliquées :

- les espèces ont dans l'ensemble des effectifs faibles compte tenu de la diversité des espèces dans le peuplement forestier,
- les stades juvéniles sont limités ici à des classes de taille de faible amplitude,
- les répartitions spatiales peuvent être très agrégées et donc les juvéniles absents de certaines régions du domaine considéré.

Cet excès de zéros nécessite d'être pris en compte pour décrire de façon correcte la distribution de la densité locale.

5.3.3 Prise en compte de l'excès de zéros

Une méthode possible consiste à supposer que la loi des données est un « mélange » de deux lois de Poisson simples, l'une d'espérance nulle $\mathcal{P}(0)$ et l'autre d'espérance strictement positive $\mathcal{P}(\lambda)$ (Johnson et al., 1992). La proportion de mélange entre les deux lois est déterminée par une loi de Bernoulli $\mathcal{B}$ de paramètre ω inconnu. Cette

Dans le cas de données de comptage, la variable aléatoire modélisée prend des valeurs discrètes positives. La loi de Poisson $\mathcal{P}(\lambda)$ est alors souvent utilisée comme loi F au niveau 1 de la modélisation (p.110). Elle présente l'intérêt de ne dépendre que d'une intensité λ qui est à la fois l'espérance μ et la variance σ^2 de la loi : $\mu = \sigma^2 = \lambda$. Au niveau 2 (*process level*), la fonction logarithme est souvent utilisée comme fonction de lien pour relier le paramètre de la loi (λ) aux variables explicatives (cas du modèle linéaire généralisé, *Generalized Linear Model* ou GLM McCullagh et Nelder, 1989) : $\log(\lambda) = a + \xi \mathbf{E}$, où a est un paramètre constant et ξ est le vecteur des paramètres associés aux variables.

Toutefois les données de comptage révèlent souvent une dispersion *statistique* par rapport à l'attendu dans un cas poissonnien (McCullagh et Nelder, 1989) : la variance observée de l'échantillon est alors plus forte (*sur*-dispersion) ou plus

modélisation permet de prendre en compte la sur-abondance des zéros dans un modèle dit *Zero-Inflated Poisson model* (ou ZIP, voir l'annexe [B.2](#) pour une présentation plus détaillée de ces modèles).

Au niveau 1 des modèles, Z suit un mélange de lois $\mathcal{P}$ dont la proportion est fixée par une loi $\mathcal{B}$. La loi de probabilité du modèle ZIP, notée $\mathcal{Z}$, est dans ce cas ([Ridout et al., 1998](#)) :

$$p(Z = z_k) = \begin{cases} \omega_k + (1 - \omega_k)e^{-\lambda_k}, & z_k = 0 \\ (1 - \omega_k)\frac{\lambda_k^{z_k}}{z_k!}e^{-\lambda_k}, & z_k > 0 \end{cases}$$

dont l'espérance et la variance sont :

$$E(Z) = \mu = (1 - \omega)\lambda, \quad V(Z) = \mu + \left(\frac{\omega}{1 - \omega}\right)\mu^2 \quad (5.1)$$

Au niveau 2 de la modélisation (*process level*), les paramètres de la loi ω et λ sont reliés aux variables explicatives par les fonctions de lien logit et log :

$$\begin{cases} \text{logit}(\omega) &= a_1 + \gamma\mathbf{B} \\ \log(\lambda) &= a_2 + \beta\mathbf{M} \end{cases} \quad (5.2)$$

où (a_1, a_2) sont deux effets constants, $(\mathbf{B}, \mathbf{M})$ deux matrices de variables sélectionnées à partir de l'ensemble $\mathbf{E}$ et (γ, β) deux vecteurs de paramètres associés. Le modèle est ainsi entièrement spécifié.

5.3.4 Modélisation de l'autocorrélation dans la densité locale

Position du problème

L'autocorrélation est commune dans les données écologiques³ ([Borcard et al., 1992](#); [Legendre, 1993](#)). Elle traduit le fait que la plupart des processus biologiques sont contagieux : leurs effets se manifestent sur des surfaces continues à des échelles variées (ex. : croissance, dispersion, attaque de pathogènes). En conséquence, des observations proches spatialement ont tendance à être comparables (autocorrélation positive). D'un point de vue statistique, l'autocorrélation implique que les données analysées ne sont pas issues d'observations indépendantes. Une observation manquante par exemple peut être prédite par les données voisines. Ainsi, la quantité d'information portée par une observation est inférieure à celle portée dans le cas d'indépendance ([Legendre, 1993](#)). Les relations entre observations et variables explicatives peuvent alors être mal estimées ([Borcard et al., 1992](#); [Keitt et al., 2002](#)).

Les répartitions spatiales étant souvent agrégées en forêt tropicale, en particulier dans les jeunes stades ([Okuda et al., 1997](#); [Condit et al., 2000](#), et chapitre [4](#)), la densité

³sauf échantillonnage particulier conçu *a priori* pour éviter la présence d'autocorrélation (voir par exemple [Phillips et al., 2003](#); [Gilbert et Lechowicz, 2004](#))

locale est fortement autocorrélée. Dans la suite, nous proposons de prendre en compte l'autocorrélation dans l'estimation des relations entre la densité locale des juvéniles et les variables explicatives. Le modèle construit permet de prendre en compte simultanément l'excès de zero et l'autocorrélation.

Modèle zip autocorrélé : une approche bayésienne

Le modèle présenté en 5.3.3 est modifié suivant une approche s'inspirant de celle de Wikle (2003) :

1. *data level* : la densité locale suit une distribution de type $\mathcal{Z}$ et les observations sont indépendantes *conditionnellement* à la donnée des deux paramètres de la loi $\omega(s)$ et $\lambda(s)$,
2. *process level* : l'intensité de la loi de Poisson, $\lambda(s)$, dépend des variables explicatives et d'un effet spatial aléatoire, $\alpha(s)$, tenant compte de la dépendance spatiale entre placettes,
3. *parameter level* : le processus (mathématique) de dépendance est un champs aléatoire gaussien (*random field*) dépendant d'un voisinage.

Dans la suite, nous noterons ZIP-*a* le modèle autocorrélé ainsi défini, par opposition au modèle ZIP simple. L'effet spatial aléatoire est modélisé selon un processus conditionnel autorégressif (*Conditionnal AutoRegressive model* ou CAR, Besag, 1974). Sa distribution est définie conditionnellement à la donnée d'un voisinage. Son espérance dans chacune des placettes dépend des espérances dans les placettes du voisinage. Pour chaque placette, le voisinage définit les placettes prises en compte dans la caractérisation de la dépendance. Nous avons utilisé un voisinage comprenant les huit placettes les plus proches, ou voisinage de Moore CAR(8) (figure 5.2) :

$$\alpha(s_k) | \alpha(s_j), s_j \in v_k \sim \mathcal{N} \left(\rho \sum_{s_j \in v_k} w_{jk} \alpha(s_j), 1/\tau \right),$$

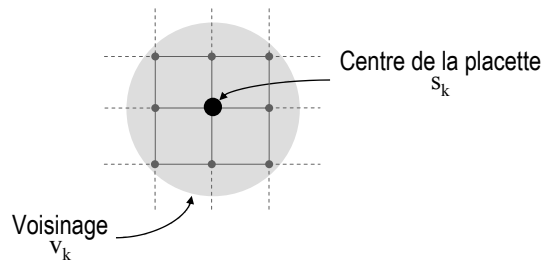
où s_k est la position de la k^e placette, v_{s_k} le voisinage de la placette, (w_{jk}) des poids spatiaux et (ρ, τ) deux paramètres (Banerjee et al., 2003). ρ mesure le degré de la relation entre $\alpha(s_k)$ et les valeurs dans les voisinage v_{s_k} . $1/\tau$ est la variance conditionnelle (τ est la *précision* du processus spatial).

Formellement, le modèle ZIP-*a* s'écrit :

$$\begin{aligned} \text{data level} \quad & Z(s) \sim \mathcal{ZIP}(\omega(s), \lambda(s)) \\ \text{process level} \quad & \begin{cases} \log(\omega(s)) | a_1, \gamma = a_1 + \mathbf{M}\gamma(s) \\ \log(\lambda(s)) | a_2, \beta, \alpha(s) = a_2 + \mathbf{M}\beta(s) + \alpha(s) \\ \alpha(s) \sim \text{car}(8) \end{cases} \\ \text{prior level} \quad & (a_1, a_2, \gamma(s), \beta(s), \rho, \tau) \sim \pi \end{aligned}$$

Remarque : 5.1 Dans l'article B.3, nous proposons une comparaison de différents modèles qui prennent en compte l'excès de zero et l'autocorrélation spatiale. Dans ce

FIG. 5.2. Voisinage utilisé dans la prise en compte de l'autocorrélation dans la densité locale. Les huit placettes voisines sont utilisées : l'intensité du processus dans la placette au point s_k dépend des intensités dans les huit placettes voisines.



contexte, nous comparons un modèle poissonnien classique, les modèles ZIP, ZIP-a et un modèle poissonnien spatialisé défini de la façon suivante :

$$\begin{aligned}
 \text{data level} \quad & Z(s) \sim \mathcal{P}(\lambda(s)) \\
 \text{Process level} \quad & \begin{cases} \log(\lambda(s)) | a_2, \beta, \alpha(s) = a_2 + \mathbf{M}\beta(s) + \alpha(s) \\ \alpha(s) \sim \text{CAR}(8) \end{cases} \\
 \text{prior level} \quad & (a_2, \beta(s), \rho, \tau) \sim \pi
 \end{aligned}$$

5.4 Calibration des modèles de densité

5.4.1 Cas des modèles ZIP : une approche fréquentiste

Estimation des paramètres

Les paramètres des modèles ZIP ont été estimés selon une approche fréquentiste basée sur la vraisemblance, $\mathcal{L}$, qui est fonction des paramètres ω et λ proportionnelle à la probabilité d'observer Z sachant les paramètres : $\mathcal{L}(Z, \omega, \lambda) \propto P(Z|\omega, \lambda)$ (Hilborn et Mangel, 1997). La méthode du maximum de vraisemblance consiste à maximiser la quantité $\ell = \log \mathcal{L}$, s'écrivant dans le cas d'un modèle ZIP (Jansakul et Hinde, 2002) :

$$\begin{aligned}
 \ell = \ell(Z|\omega, \lambda) = & \sum_{z_k=0} \log [\omega_k + (1 - \omega_k)e^{-\lambda_k}] \\
 & + \sum_{z_k>0} \log(1 - \omega_k) - \lambda_k + z_k \log \lambda_k - \log(z_k!), \quad k = 1 \dots n, \quad (5.3)
 \end{aligned}$$

où k indique la k^e placette, n est le nombre d'observations et z_k la densité (observation) dans la k^e placette. Les valeurs des paramètres obtenues, $\hat{\gamma}$ et $\hat{\beta}$, sont alors les *plus probables* au sens de la vraisemblance (Hilborn et Mangel, 1997). Nous avons testé la significativité des paramètres relatifs à une variable explicative par rapport aux hypothèses nulles $\gamma = 0$ et $\beta = 0$.

Sélection des variables explicatives

Le mélange de variables catégorielles et quantitatives dans les modèles complique l'estimation des paramètres, leur fiabilité et leur interprétation. De ce fait, seules les

variables quantitatives définies au chapitre 1 prises en compte comme variables explicatives $\mathbf{E}(s)$ pour les modèles ZIP (résumées p.192).

La calibration des modèles ZIP a été réalisée en deux étapes selon l'approche proposée par Barry et Welsh (2002) :

1. les variables reliées à ω (proportion de mélange dans la loi $\mathcal{Z}$) ont été sélectionnées dans un modèle de régression logistique multiple en transformant les données de densité en présence-absence : la matrice $\mathbf{B}$ est ainsi obtenue à partir de l'ensemble des variables $\mathbf{E}$.
2. $\mathbf{B}$ étant déterminée, les variables reliées à λ , l'intensité de la loi de Poisson non nulle dans $\mathcal{Z}$ ont été sélectionnées à partir des données de densité dans un modèle ZIP complet : la matrice $\mathbf{M}$ est alors obtenue à partir de $\mathbf{E}$.

Cette sélection a été réalisée grâce à une comparaison de modèles selon le Critère d'Information d'Akaike (*Akaike Information Criterion*) défini par : $AIC = 2\ell + 2p$, où p est le nombre de paramètres du modèle. A chaque étape, la sélection repose sur une procédure de recherche pas-à-pas (*stepwise*, McCullagh et Nelder, 1989) du meilleur modèle au sens de l'AIC, c'est-à-dire ayant l'AIC le plus faible. Cette approche permet un compromis entre une vraisemblance maximale et un nombre de paramètres parcimonieux.

La sélection de variables à partir d'un ensemble de variables plus vaste présente un double intérêt. D'une part, les variables les plus informatives sont retenues à chaque étape. La redondance des variables retenues dans le modèle est ainsi limitée. D'autre part, les espèces étant *a priori* sensibles à différents aspects de l'hétérogénéité du milieu, la procédure de sélection permet de construire un modèle ne retenant que les variables les plus informatives pour chaque espèce.

5.4.2 Cas des modèles ZIP- a : une approche bayésienne

Contrairement au cas de l'approche fréquentiste qui considère les paramètres d'un modèle comme étant fixes, l'approche bayésienne les considère comme variables et distribués selon une loi propre. Pour chaque paramètre, une hypothèse sur la distribution de la loi est formulée *a priori*. A partir de la loi *a priori* $\pi(\xi)$ et d'observations Z de loi $f(Z|\xi)$, on peut construire la loi *a posteriori* $\pi(\xi|Z)$ pour dresser une inférence sur les paramètres ξ . La construction de la loi *a posteriori* repose sur le théorème de Bayes, qui s'écrit dans le cas continu :

$$\pi(\xi|Z) = \frac{f(Z|\xi)\pi(\xi)}{\int f(Z|\xi)h(\xi|Z) d\xi},$$

La loi *a posteriori* $\pi(\xi|z)$ représente le meilleur résumé disponible, intégrant à la fois l'information *a priori* et celle apportée par les observations. On peut alors en calculer le mode (la valeur la plus représentée), la moyenne, la médiane, la variance... Ainsi, dans un cadre bayésien, on définit *l'estimateur du maximum de vraisemblance* de ξ

comme le mode de la distribution *a posteriori*⁴.

La subjectivité du choix de l'*a priori* est sujet à critique. Néanmoins, lorsque le nombre d'observations est très grand (dans notre étude $n > 2000$), l'information apportée par l'échantillon devient prépondérante par rapport à l'information *a priori* apportée par $\pi(\xi)$.

La structure de dépendance entre les observations peut être difficile à expliciter directement au niveau de leur distribution, en particulier l'autocorrélation spatiale (Banerjee et al., 2003). La modélisation hiérarchique bayésienne s'avère alors adaptée, car elle permet de décomposer cette structure en niveaux d'hypothèses plus simples. Ces niveaux modélisent des espérances conditionnelles. Cependant, l'estimateur *a posteriori* est difficile à obtenir, car les intégrales définies dans la formule de Bayes ne sont pas calculables de façon analytique. Les méthodes d'échantillonnage de type Monte-Carlo par chaîne de Markov (MCMC) sont alors fréquemment utilisées pour simuler un échantillon issu de la loi *a posteriori* et obtenir ainsi un estimateur bayésien des paramètres du modèle (Gelman et al., 2003).

Un inconvénient des méthodes MCMC est qu'elles reposent sur un grand nombre d'itérations. Cette technique peut nécessiter un temps important, en particulier dans le cas de processus autorégressifs (modèle CAR par exemple) utilisant un grand nombre d'observations. Pour cette raison, dans le cadre de ce travail, les modèles ZIP-*a* ont été calibrés pour six espèces uniquement (annexe B.3). Ils ont été comparés aux modèles ZIP calibrés par la même approche, ainsi qu'aux modèles poissonniens, classiques ou spatialisés (cf. remarque 5.1). Le critère DIC (*Deviance Information Criterium*) introduit par Spiegelhalter et al. (2002) a été utilisé comme critère de comparaison. Les principaux résultats issus de cette approche ont fait l'objet de la publication présentée en annexe B.3. Par ailleurs, les paramètres des modèles ZIP simples, estimés soit par la méthode du maximum de vraisemblance soit par l'approche bayésienne, ont pu être comparés, et nous avons pu vérifier la cohérence des estimations. Dans la suite du chapitre, la présentation est restreinte aux modèles ZIP pour les quinze espèces.

5.5 Qualité d'ajustement des modèles zip

Les modèles logistiques issus de la première étape de sélection des variables prédisent une probabilité de présence $\subset [0 - 1]$ à partir de données initiales binaires (présence-absence). Leur qualité d'ajustement peut être évaluée à partir de la statistique AUC (*Area Under Curve*, tableau 5.5). La classification des prédictions en présence-absence nécessite en général de fixer un seuil de probabilité à partir duquel les placettes sont considérées comme occupées (Guisan et Zimmermann, 2000). L'AUC résume la précision de la classification des placettes en *occupées* – *vides*, sans que soit spécifié un tel seuil (Thuiller et al., 2003). L'AUC varie entre 0,5 et 1 ; une AUC égale à

⁴Par construction c'est aussi le maximum de vraisemblance pour la vraisemblance pénalisée $f(Z|\xi)\pi(\xi)$.

5.5. Qualité d'ajustement des modèles zip

Espèce	Modèle complet			Modèle sélectionné		
	n_p	AIC	AUC	n_p	AIC	AUC
<i>E.falcata</i>	18	1555	0.88	10	1544	0.87
<i>E.grandiflora</i>	18	1996	0.81	12	1987	0.81
<i>Q.rosea</i>	18	1675	0.76	9	1661	0.76
<i>O.asbeckii</i>	18	2979	0.74	13	2973	0.74
<i>D.guianensis</i>	18	1964	0.73	10	1950	0.73
<i>T.melinonii</i>	18	1839	0.70	12	1833	0.70
<i>V.michellii</i>	18	3066	0.70	11	3057	0.70
<i>G.hexapetala</i>	18	1190	0.67	10	1176	0.67
<i>P.schomburgkiana</i>	18	3135	0.65	11	3128	0.65
<i>C.procera</i>	18	996	0.65	7	982	0.63
<i>S.rubra</i>	18	1003	0.64	8	987	0.63
<i>B.prouacensis</i>	18	2238	0.62	9	2227	0.62
<i>L.persistens</i>	18	3317	0.62	10	3304	0.62
<i>L.alba</i>	18	3356	0.61	10	3345	0.61
<i>P.cochlearia</i>	18	2787	0.60	9	2777	0.60

TAB. 5.5. Modèles logistiques de présence-absence des juvéniles au sein des placettes de 10×10 m.

Modèle complet : modèle calibré avec le jeu de variables complet,

Modèle sélectionné : modèle obtenu par sélection stepwise des variables.

n_p : nombre de paramètres (intercept inclus), AIC : critère d'information d'Akaike (Akaike Information Criterion), AUC : Area Under Curve, indicateur de la précision du modèle (0.5–0.6 : nul, 0.6–0.7 : faible, 0.7–0.8 : moyen, 0.8–0.9 : bon, 0.9–1 : excellent, cf. texte).

1 indique une discrimination parfaite alors qu'une AUC de 0,5 indique des prédictions aléatoires.

La précision des modèles logistiques est bonne pour les deux espèces du genre *Epeirua* d'après l'AUC. Elle est moyenne chez 5 espèces : *O.asbeckii*, *Q.rosea*, *T.melinonii*, *D.guianensis* et *V.michellii* et faible pour huit espèces, de *G.hexapetala* à *P.cochlearia* (tableau 5.5).

Pour les modèles de densité, la qualité d'ajustement a été évaluée à partir des coefficients de corrélation de *Pearson* et de *Spearman* entre la densité locale observée et celle prédite par les modèles. Dans un but comparatif, les modèles ZIP calibrés sont comparés aux modèles linéaires généralisés (GLM) sélectionnés dans le cas poissonnien (tableau 5.6).

Les coefficients de corrélation de Pearson et de Spearman varient entre 0.52 et 0.11 dans le cas des modèles ZIP (tableau 5.6). Dans tous les cas, l'AIC est inférieur dans le cas des modèles ZIP (tableau 5.6). Ils sont donc plus performants que les GLM au sens où la distribution $\mathcal{Z}$ prenant en compte un surplus de zéros améliore la vraisemblance des modèles par rapport à une loi de Poisson simple. Néanmoins, le pouvoir explicatif est peu amélioré : les coefficients de corrélation entre les effectifs observés et les prédictions sont supérieurs dans le cas des modèles ZIP, mais les différences sont faibles entre les deux types de modèles (tableau 5.6).

La qualité d'ajustement des modèles ZIP est faible à ce niveau de la modélisation. La prise en compte de l'autocorrélation permet d'améliorer l'ajustement des modèles calibrés (annexe B.3). Toutefois, l'intérêt des modèles calibrés réside également dans la nature des relations mises en évidence entre la densité locale et les variables explicatives.

TAB. 5.6. Modèles de densité des juvéniles au sein de placettes.

$\mathcal{ZIP}$: modèle ZIP sélectionné, $\mathcal{P}$: modèle de Poisson sélectionné pour comparaison.

n_p : nombre de paramètres (intercept inclus), AIC : critère d'information d'Akaike (Akaike Information Criterion), ρ_P : coefficient de corrélation de Pearson entre la densité observée et la densité prédite par les modèles, ρ_S : coefficient de corrélation de Spearman.

Espèce	$\mathcal{Z}$				$\mathcal{P}$			
	n_p	AIC	ρ_P	ρ_S	n_p	AIC	ρ_P	ρ_S
<i>E.falcata</i>	18	2604	0.52	0.52	9	2958	0.44	0.48
<i>O.asbeckii</i>	25	6115	0.46	0.45	15	6527	0.45	0.44
<i>E.grandiflora</i>	22	3113	0.47	0.44	12	3344	0.44	0.42
<i>V.michelii</i>	19	5427	0.36	0.37	12	5739	0.30	0.34
<i>Q.rosea</i>	22	3347	0.37	0.34	15	4439	0.47	0.33
<i>D.guianensis</i>	16	2781	0.23	0.31	9	3177	0.20	0.28
<i>P.schomburgkiana</i>	22	5780	0.24	0.26	15	6286	0.24	0.26
<i>L.persistens</i>	17	5579	0.23	0.24	11	5728	0.21	0.22
<i>T.melinonii</i>	20	2727	0.20	0.23	13	3274	0.21	0.22
<i>L.alba</i>	16	5593	0.22	0.21	13	5671	0.22	0.21
<i>B.prouacensis</i>	14	2606	0.19	0.17	12	2639	0.17	0.16
<i>G.hexapetala</i>	15	1320	0.17	0.16	10	1359	0.17	0.13
<i>P.cochlearia</i>	12	3690	0.17	0.15	10	3741	0.16	0.15
<i>S.rubra</i>	11	1025	0.13	0.13	7	1038	0.08	0.09
<i>C.procera</i>	10	1080	0.11	0.11	9	1105	0.11	0.11

5.6 Effet du milieu et de la population sur la densité locale

Dans cette partie, l'effet des variables de population et de milieu sur la densité locale est abordé. Les courbes de réponse de la densité locale sont caractérisées d'après les paramètres estimés pour chaque espèce.

5.6.1 Interprétation des effets et courbes de réponse

Un intérêt des modèles ZIP réside dans la multiplicité des formes de courbe de réponse à une variable donnée. Ces formes sont déterminées par les relations 5.1 et 5.2 (p.112) et varient selon que la variable considérée influence :

- la proportion du mélange ω (matrice $\mathbf{B}$),
- l'intensité λ (matrice $\mathbf{M}$),
- les deux simultanément. Dans ce dernier cas, la courbe de réponse à une variable explicative quelconque, v , varie en fonction des paramètres $\hat{\gamma}_v$ et $\hat{\beta}_v$ estimés (équation 5.2) :
 - ★ si $\hat{\beta}_v \times (\hat{\gamma}_v - \hat{\beta}_v) > 0$, la courbe est *unimodale* et admet un maximum,
 - ★ si $\hat{\beta}_v \times (\hat{\gamma}_v - \hat{\beta}_v) < 0$, la courbe est *croissante* pour $\hat{\beta}_v > 0$ et *décroissante* pour $\hat{\beta}_v < 0$.

Ces règles peuvent être utilisées pour interpréter les effets des variables sélectionnées. Nous détaillons ici les résultats de la calibration pour deux espèces *C.procera*, espèce héliophile rhodontochoire et *P.schomburgkiana* espèce sciaphile autochoire (figure 5.3).

5.6. Effet du milieu et de la population sur la densité locale

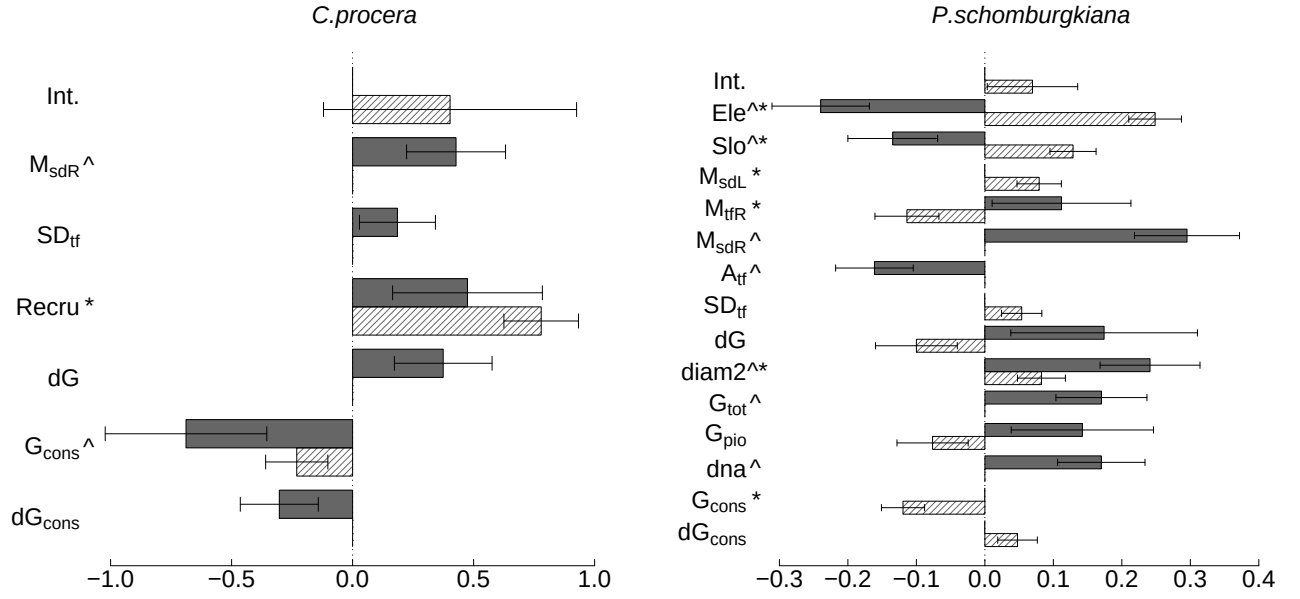


FIG. 5.3. Paramètres estimés par maximum de vraisemblance pour les variables sélectionnées dans les modèles ZIP pour *C.procera* (gauche) et *P.schomburgkiana* (droite).

Les barres pleines (resp. hachurées) indiquent les valeurs des paramètres pour les variables associées à la matrice **B** (M) (voir p.115). Les lignes indiquent les écart-types correspondant et les symboles un effet significatif ($p < 0,05$) : [^] pour une variable de **B** et * pour une variable de **M** (voir le tableau A.5.1, p.192 pour les noms des variables).

Pour l'ensemble des quinze espèces, les résultats ont été résumés sous forme de courbes et de tableaux. Le détail des coefficients issus de la calibration est présenté pour les quinze espèces dans l'annexe A.6.2 (p.202).

- Le cas de *C.procera* :

- Quatre variables sont présentes dans la matrice **B** uniquement, avec un paramètre positif pour dG, M_{sdR} et SD_{tf} , et négatif pour dG_{cons} (figure 5.3). Pour ces variables, l'effet sur la densité prédite $\hat{\mu}$ est opposé au signe du paramètre estimé. D'après la formulation du modèle :

$$\begin{cases} M_{sdR}, SD_{tf} \text{ ou } dG \nearrow \\ dG_{cons} \searrow \end{cases} \Rightarrow \omega \nearrow,$$

c'est-à-dire que la probabilité que la densité prédite soit *nulle* augmente (absence).

- Les variables Recru et G_{cons} influencent les deux paramètres ω et λ dans l'expression de la densité prédite (équation 5.2). D'après les paramètres estimés, la courbe de densité est croissante pour la variable Recru et unimodale pour G_{cons} (non montré).

Seules trois variables ont des effets significatifs au seuil de 5% : M_{sdR} , Recru et G_{cons} (figure 5.3). En résumé, dans le modèle pour *C.procera* la densité des juvéniles prédite augmente significativement dans les cas de morts sur pied pendant la période post-traitement (M_{sdR}) et également avec le recrutement (Recru). En revanche, la surface

terrière des stades avancés (G_{cons}) a une influence unimodale sur la densité des juvéniles.

- Concernant *P.schomburgkiana*, le modèle calibré est plus complexe que pour *C.procera* en rapport au nombre de variables retenues : dix dans **B** (figure 5.3, barres pleines), dix également dans **M** (barres hachurées). Parmi ces variables, six sont communes aux deux matrices (Ele, Slo, M_{tfr} , dG, diam2 et G_{pio}). Dix variables ont des effets significatifs dans l'une au moins des matrices.

Dans la suite, les effets des variables sont présentés pour les quinze espèces en considérant séparément les variables de population et les variables de milieu.

5.6.2 Effet des variables de population

Les effets des variables de population sont considérés pour chaque variable séparément. Chez toutes les espèces, au moins une des variables de population a été retenue lors de la sélection. Chez *S.rubra* cependant, les variables de population n'ont pas d'effet significatif (annexe A.6.2).

Distance au plus proche adulte conspécifique. La distance au plus proche adulte *dna* a été retenue comme variable explicative (avec un effet significatif) dans dix des modèles calibrés (non retenue chez *C.procera*, *L.alba*, *P.cochlearia* et *T.melinonii*, et effet non significatif chez *S.rubra*). Les courbes de densité prédites ont été calculées sur la gamme des distances observées *in situ* (figure 5.4) et normalisées par le maximum prédit pour faciliter la comparaison entre espèces. Dans ce calcul, seul l'effet de la variable a été pris en compte dans l'estimation en rendant nuls les paramètres relatifs aux autres variables.

Parmi les espèces à dispersion non assistée et anémochores, les courbes des deux *Eperua* (autochores) montrent la plus forte décroissance. Chez *Q.rosea* (anémochore), la densité prédite décroît plus rapidement que chez *D.guianensis* (anémochore). Enfin chez *P.schomburgkiana* (autochore), l'effet de la variable *dna* est faible : la courbe est faiblement décroissante avec la distance, mais la gamme des distances échantillonnées est également faible (figure 5.4a). Chez *E.falcata*, *E.grandiflora*, la courbe prédite admet un maximum à courte distance (≤ 20 m). Elles sont strictement décroissantes chez *Q.rosea* et *P.schomburgkiana* (figure 5.4a).

Chez les espèces zoochores, *O.asbeckii*, *G.hexapetala* et *L.persistens* présentent des courbes décroissantes, avec un effet moins marqué chez *L.persistens* (figure 5.4b). Chez *B.prouacensis*, la courbe présente une allure particulière avec un maximum atteint à moyenne distance (~ 50 m). Chez *V.michelii*, espèce dioïque, est la seule pour laquelle la densité croît avec la distance. Enfin, chez *C.procera*, *L.alba*, *P.cochlearia* et *T.melinonii*, la distance au plus proche adulte n'a pas de pouvoir explicatif sur la densité des juvéniles, au sens où elle n'a pas été sélectionnée lors de la calibration des modèles.

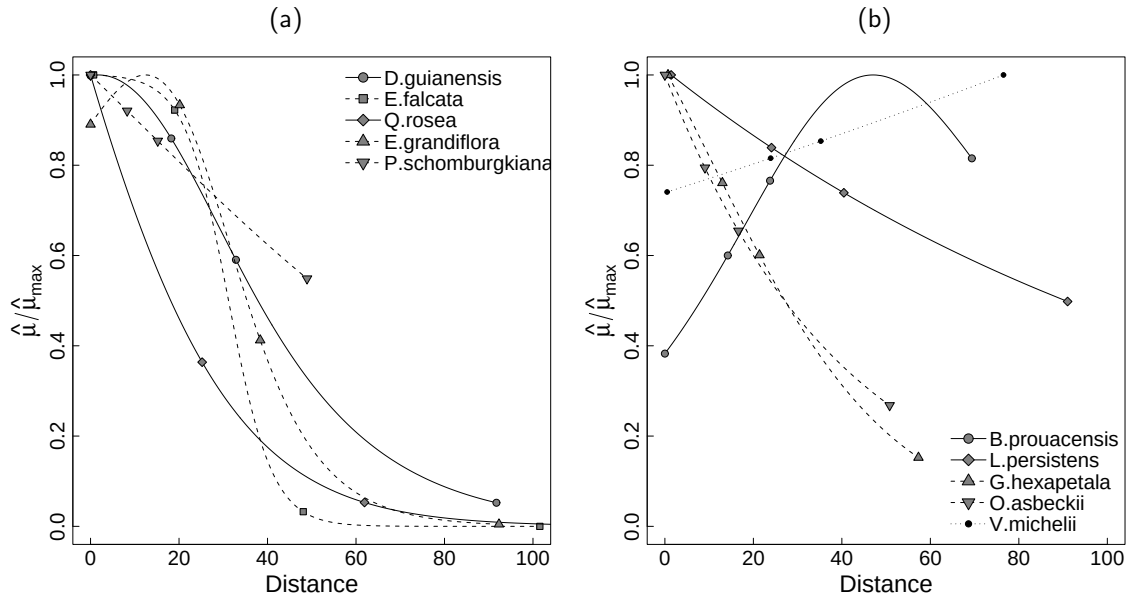


FIG. 5.4. Densité locale calibrée en fonction de la distance au plus proche adulte (en m) : (a) espèces anémochores (traits pleins) et à dispersion non assistée (pointillés), (b) espèces endozoochores (traits pleins) et synzoochores (tirets), sauf *V. michelii* (points).

Abscisse : distance au plus proche adulte en m (dna). Ordonnée : densité moyenne prédite par le modèle ZIP. Les courbes sont normalisées par le maximum prédit pour chaque espèce, limitées aux distances échantillonnées sur le terrain et à 100 m au maximum. Pour les cinq espèces non représentées, la variable dna n'est pas retenue dans les modèles ZIP (*C. procera*, *T. melinonii*, *P. cochlearia*, *L. alba*) ou a un effet nul sur la densité (*S. rubra*).

Surface terrière des stades avancés. La surface terrière des stades avancés (G_{cons}) a un effet significatif chez treize espèces, sauf chez *G. hexapetala* et *S. rubra*. Les courbes de densité en fonction de la variable G_{cons} sont de trois types (tableau 5.7) :

- Décroissant chez cinq espèces, *L. persistens*, *P. schomburgkiana*, *L. alba*, *P. cochlearia* et *V. michelii*. Dans ce groupe, la densité prédite diminue avec la surface terrière des stades avancés, indiquant un effet intraspécifique négatif sur les juvéniles.
- Unimodal chez quatre espèces, *B. prouacensis*, *E. falcata*, *D. guianensis*, *P. cochlearia* et *C. procera*. Dans ce groupe, la densité prédite est maximale aux valeurs intermédiaires de G_{cons} . Ce type de courbe indique un effet négatif sur la densité aux fortes valeurs de surface terrière et un effet positif (augmentation de la densité) aux faibles valeurs.
- Croissant chez cinq espèces, *O. asbeckii*, *G. hexapetala*, *E. grandiflora*, *Q. rosea* et *T. melinonii*. La densité locale prédite décroît avec la surface terrière G_{cons} . Ce type de réponse indique un effet d'agrégation des juvéniles dans les mêmes sites que les stades avancés (à l'échelle de l'échantillonnage). Les effets sont cependant faibles dans ce groupe, en particulier chez *E. grandiflora* et *T. melinonii* (tableau 5.7).

La variable dynamique dG_{cons} a globalement peu d'effet sur la densité des juvéniles. Les effets significatifs sont détectés chez *V. michelii* (réponse unimodale), *O. asbeckii* (effet faible sur $\hat{\mu}$) et *E. grandiflora* (effet positif). Ces résultats montrent un effet favo-

TAB. 5.7. Effets des variables de population sur la densité des juvéniles d'après les modèles ZIP calibrés. G_{cons} : surface terrière des arbres conspécifiques de DBH supérieur à 10 cm, dG_{cons} : perte de surface terrière pendant la période 1989–2002.

Disp. : mode de dispersion : endozoochore (ES), synzoochore (SZ), non-assisté (Na), anémochore (An).
Type : type de courbe de réponse, $\nearrow$ croissante, $\searrow$ décroissante, $\cap$ unimodale, $\sim$ effet faible (peu de variation prédite), $\emptyset$ pas d'effet de la variable. Les colonnes **B** et **M** indiquent la p-valeur associée au paramètre estimé (** : $< 10^{-3}$, ** : $< 10^{-2}$, * : $< 0,05$, $> 0,05$) ou – si la variable n'a pas été retenue.

Espèce	Disp.	G_{cons}			dG_{cons}		
		Type	B	M	Type	B	M
<i>S.rubra</i>	EZ	$\emptyset$	–	–	$\emptyset$	.	–
<i>L.persistens</i>	SZ		***	–	$\sim$	–	–
<i>P.schomburgkiana</i>	Na		–	***	$\emptyset$	–	.
<i>L.alba</i>	SZ	$\searrow$	***	–	$\sim$	–	–
<i>P.cochlearia</i>	EZ		**	–	$\emptyset$	–	–
<i>V.michelii</i>	EZ		–	***	$\cap$	***	***
<i>B.prouacensis</i>	SZ		***	*	$\emptyset$	.	–
<i>E.falcata</i>	Na		***	***	$\emptyset$	–	–
<i>D.guianensis</i>	An	$\cap$	***	*	$\nearrow$	.	–
<i>C.procera</i>	SZ		*	.	$\nearrow$	.	–
<i>O.asbeckii</i>	ES		*	**	$\emptyset$	*	–
<i>G.hexapetala</i>	ES		–	.	$\emptyset$	–	–
<i>E.grandiflora</i>	Na	$\nearrow$	–	*	$\nearrow$	*	–
<i>Q.rosea</i>	An		–	**	$\searrow$	.	.
<i>T.melinonii</i>	An		–	*	$\emptyset$	–	–

table de la diminution de la compétition avec les stades avancées chez *E.grandiflora* et *V.michelii*, avec cependant un effet négatif pour les fortes valeurs chez *V.michelii*.

Dans l'ensemble, les courbes de réponse aux variables de population confirme les relations mises en évidence dans l'analyse des conditions de présence-absence (tableau 5.2). Le type de réponse est toutefois affiné, par exemple chez *E.falcata* et *D.guianensis*, chez qui la distance au plus proche adulte et la surface terrière ont un effet unimodal sur la densité et un effet positif sur la présence. L'effet de la surface terrière des stades avancés est nuancé également chez *P.schomburgkiana*, chez qui il est négatif sur la densité et positif sur la présence des juvéniles. Chez *P.cochlearia*, l'effet mis en évidence sur la densité (tableau 5.7) n'a pas été détecté sur les données de présence-absence.

5.6.3 Effet des variables de milieu

Dans le but de simplifier l'interprétation de l'effet des variables de milieu sur la densité locale et la comparaison des espèces entre elles, les conditions de milieu ont été résumées par des gradients environnementaux synthétiques, c'est-à-dire issus de la combinaison de plusieurs variables. Nous avons calculé les courbes de réponse des espèces le long des gradients en tenant compte uniquement des variables de milieu dans le calcul de la densité $\hat{\mu}$.

Définition de gradients environnementaux

Dans le but de considérer des gradients environnementaux indépendants, nous avons construit deux gradients synthétiques à partir de l'ensemble des variables de milieu, y compris les variables catégorielles. Pour cela, nous avons retenu les deux premiers axes issus d'une analyse en composantes principales mixte (Bar-Hen, 2002). Dans un deuxième temps, nous avons échantillonné les placettes en retenant celles ayant un poids fort sur l'un des deux axes et faible sur les autres. Les conditions de milieu mesurées dans ces placettes forment alors les gradients étudiés (annexe A.6.1). Cet échantillonnage permet de conserver l'information principale portée par les deux axes factoriels de l'analyse en diminuant la variabilité le long de chaque axe.

Le premier gradient, le mieux caractérisé, est relié à l'intensité de la perturbation pendant la période 1986–1989 (M_{tfl}) et à la dynamique post-perturbation pendant la période de recouvrement 1989–2002 (Recru et dG). Le deuxième gradient, en revanche, est moins bien caractérisé. Il correspond principalement à des variations d'altitude dans les placettes. Mais il est également relié à la variation de la surface terrière post-traitement (dG) et à la surface terrière perdue par chablis naturels primaires et secondaires (M_{tfr} , dans la deuxième partie du gradient). En ce sens, ce second gradient mélange des effets de nature différente qui seront difficiles à dissocier dans l'analyse des réponses de la densité. Il faut également noter que ce gradient n'échantillonne pas la gamme entière des conditions sur le site : les bas-fonds (modalité BL3) ne sont pas représentés sur ce gradient (voir p.201).

Dans la suite, nous ferons référence au gradient de *perturbation*, Δ_P , pour le premier, et au gradient de *topographie*, Δ_T , pour le second. Nous garderons à l'esprit qu'il s'agit de gradients synthétiques et que différentes composantes de l'hétérogénéité du milieu varient le long de ces gradients.

Courbes de réponse aux gradients

Les courbes révèlent deux types de tendances dans l'évolution de la densité locale le long des gradients (tableau 5.8) :

- dans la moyenne de la densité prédite ($\hat{\mu}$) le long du gradient considéré,
- dans l'hétérogénéité des prédictions mesurées par l'écart-type des prédictions ($\sigma_{\hat{\mu}}$).

Les variations de la moyenne renseignent sur la réponse prédite des espèces aux gradients. Comme l'échantillonnage des gradients a été réalisé indépendamment des espèces, il traduit uniquement la variabilité naturelle des conditions sur les placettes retenues. Les réponses des espèces sont donc analysées dans les mêmes conditions. Mais pour une espèce donnée, les gradients ne prennent pas nécessairement en compte les variables expliquant le mieux sa densité locale, d'une part, et d'autre part, les effets des variables peuvent se compenser localement. La deuxième tendance, sur l'hétérogénéité de la réponse, renseigne sur la sensibilité de l'espèce à cet échantillonnage.

TAB. 5.8. Réponse des espèces aux gradients environnementaux de perturbation (Δ_P) et de topographie (Δ_T) (d'après graphiques en annexe A.6.2, p.202).

Tol. : groupe de tolérance à l'ombre, $\hat{\mu}$: tendance observée sur la densité moyenne prédite, $\sigma_{\hat{\mu}}$: écart-type des abondances prédites le long des gradients, calculé sur une fenêtre mobile.

↗ : réponse croissante, ↘ : réponse décroissante, ~ : pas de tendance nette observée. Les symboles plus petits indiquent une tendance faible. Les espèces sont classées par type de courbe de réponse le long du gradient de perturbation.

Espèce	Tol.	Δ_P		Δ_T	
		$\hat{\mu}$	$\sigma_{\hat{\mu}}$	$\hat{\mu}$	$\sigma_{\hat{\mu}}$
<i>S.rubra</i>	T	~	~	~	~
<i>L.alba</i>	T	↘	~	↗	↗
<i>O.asbeckii</i>	S			↗	~
<i>B.prouacensis</i>	S	↘	~	↗	↗
<i>P.schomburgkiana</i>	S			↗	~
<i>P.cochlearia</i>	T			↗	~
<i>L.persistens</i>	S			↘	~
<i>D.guianensis</i>	hT	↗	~	↗	↗
<i>G.hexapetala</i>	S			~	↘
<i>E.grandiflora</i>	hT	↗	↗	↗	↗
<i>Q.rosea</i>	hT			↗	↗
<i>E.falcata</i>	hT			~	↘
<i>C.procera</i>	H	↗	↗	~	↗
<i>V.michelii</i>	H			↗	↗
<i>T.melinonii</i>	H			~	↗

Le long du gradient de perturbation, cinq espèces ont une réponse négative (tableau 5.8). Parmi celles-ci figurent *O.asbeckii*, *B.prouacensis*, et *P.schomburgkiana*, trois espèces sciaphiles, *P.cochlearia*, une espèce tolérante, et *L.alba*, espèce également tolérante mais dont la réponse est plus faible (tableau 5.8). Huit espèces ont une courbe de réponse positive. Cette réponse est nette chez *C.procera*, *V.michelii* et *T.melinonii*, trois espèces héliophiles, et *E.falcata*, espèce semi-tolérante. Elle est faible en revanche chez *G.hexapetala*, une espèce sciaphile, et *E.grandiflora*, *Q.rosea*, deux espèces hemi-tolérantes. Pour les trois dernières, toutefois, la variabilité des prédictions augmente avec l'intensité de la perturbation. Cette tendance s'interprète comme une sensibilité à la perturbation, mais indique des effets opposés dans les prédictions le long de ce gradient. Enfin, *D.guianensis*, hemi-tolérante, et *L.persistens*, sciaphile, ont une réponse particulière en cloche : la densité prédite est maximale aux conditions de perturbation intermédiaires chez ces deux espèces. Chez *S.rubra*, aucune tendance n'est détectée. Les cas de *C.procera* et *P.schomburgkiana*, dont les modèles ont été présentés (p.119), sont présentés sur la figure 5.5.

Le long du gradient de topographie, les réponses sont croissantes dans huit cas sur quinze (tableau 5.8). L'effet sur la densité est net chez *O.asbeckii*, *P.schomburgkiana*, *E.grandiflora*, *Q.rosea* et *V.michelii*, et faible chez *B.prouacensis*, *L.alba* et *P.cochlearia*. Les deux espèces *D.guianensis* et *L.persistens* ont là aussi une réponse particulière le long de ce gradient. La densité des juvéniles de *D.guianensis* présente une forme en cloche, indiquant une préférence pour les situations intermédiaires. *L.persistens* présente une réponse décroissante nette. Enfin, cinq espèces ont une réponse neutre : *G.hexapetala*, *E.falcata*, *C.procera* et *T.melinonii*. Parmi ces dernières, les variables de topographie n'ont pas été retenues comme variables explicatives dans le cas de

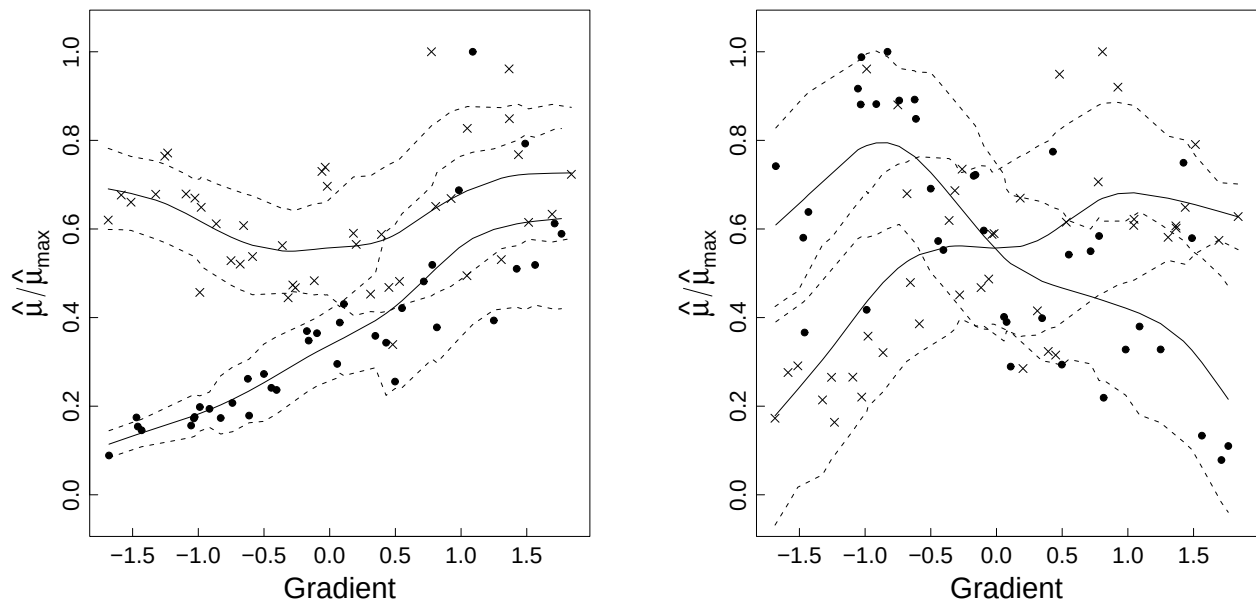


FIG. 5.5. Densité moyenne des juvéniles prédite par les modèles ZIP sélectionnés chez *C. procera* (gauche) et *P. schomburgkiana* (droite) (figure 5.3) le long des deux gradients environnementaux échantillonnés (Δ_P , gradient de perturbation – ●, $n = 37$ placettes, Δ_T , gradient de topographie – ×, $n = 42$). Les valeurs sont normalisées par le maximum prédit ($\hat{\mu}/\hat{\mu}_{\max}$) et calculées à partir des variables de milieu (paramètres des variables de population fixés à 0). Courbe pleine : tendance sur la moyenne issue du lissage des valeurs prédites, courbes en pointillés : hétérogénéité des prédictions, mesurée par l'écart-type sur une fenêtre mobile le long du gradient correspondant.

G. hexapetala, *E. falcata* et *C. procera* (cf. annexe A.6.2). Elle ont été retenues chez *T. melinonii*, mais leur effet est faible dans ce cas. Les prédictions sont plus variables dans le cas de ce gradient par rapport au gradient de perturbation, en particulier lorsque la moyenne ne montre pas de tendance nette. Cette variabilité tient en partie au fait que des variables de nature différente sont corrélées le long de ce gradient (§5.6.3).

5.7 Discussion

La modélisation statistique conduite dans ce chapitre a permis de prendre en compte simultanément l'effet des relations intraspécifiques (dispersion, compétition) et de l'hétérogénéité du milieu sur la densité locale des juvéniles. Un intérêt majeur des modèles ZIP utilisés est d'autoriser des courbes de réponse spécifiques de trois formes (annexe B.3) : croissante, unimodale ou décroissante. Cette flexibilité est importante pour identifier des effets de niche différents selon les espèces (Austin, 2002; Oksanen et Minchin, 2002).

Effets intraspécifiques : dispersion et compétition

Courbes d'installation et modes de dispersion

La distance au plus proche adulte, utilisée comme estimation des distances de dispersion (Nathan et Muller-Landau, 2000), explique une part significative de la répartition spatiale des juvéniles à l'échelle des parcelles. L'examen des courbes de densité révèle l'effet de la dispersion (au sens physique d'éloignement) des juvéniles par rapport au plus proche adulte. Ces courbes s'interprètent comme des courbes d'installation intégrant la mortalité précoce post-dispersion, de même que les courbes établies sur la base de densités de graines s'interprètent comme des courbes de dispersion, ou des courbes d'établissement dans le cas de plantules (Ribbens et al., 1994; Nathan et Casagrandi, 2004). Selon le mode de dispersion (au sens biologique), cet effet diffère et est globalement cohérent avec le classement des espèces d'après l'efficacité de ces modes (chapitre 4, p.78).

Chez les espèces à dispersion non assistée et anémochores (*E.falcata*, *E.grandiflora*, *D.guianensis* et *Q.rosea*), les densités de juvéniles installés sont élevées à des distances faibles (≤ 30 m), fortement décroissantes et faibles après 60 m (excepté chez *D.guianensis*, figure 5.4). Ces résultats confirment que les « bouquets » de juvéniles mis en évidence dans le chapitre 4 (p.97) se trouvent à proximité des adultes. La dispersion limitée n'est cependant pas la règle parmi ces espèces : elle est peu manifeste chez *P.schomburgkiana* (figure 5.4). Cette différence par rapport aux autres espèces confirmerait une dispersion secondaire (par les fourmis) qui augmenterait les distances de dispersion primaire (autochore, déduite des caractéristiques des fruits, chapitre 2, pp.54 et 53). Néanmoins, ce type de phénomène reste peu décrit en forêt tropicale. Chez *T.melinonii*, la dispersion anémochore ne paraît pas limitante : la distance de dispersion n'a pas d'effet sur la densité. Dans l'étude menée sur le site à une plus petite échelle (annexe B.2), cette espèce est également apparue plus efficace en terme de dispersion que *D.guianensis* et *Q.rosea*, également anémochores. La courbe d'installation de deux espèces (*E.falcata*, *E.grandiflora*) présente un maximum indiquant une mise-à-distance (≤ 20 m) des juvéniles (effet distance-dépendant, (figure 5.4).

Chez les espèces zoochores, la dispersion est dans l'ensemble moins limitante : les effets de la distance sur la densité sont plus faibles, voire nuls chez trois espèces (à nuancer chez *C.procera*, cf. plus loin). Les courbes d'installation sont cependant plus variables que dans le cas des espèces à dispersion non assistée et traduisent des stratégies de dispersion contrastées (figure 5.4). *B.prouacensis* présente une courbe avec un maximum d'installation estimé à moyenne distance des adultes (50 m). Cet éloignement non observé chez les autres espèces peut être dû à une dispersion efficace des graines, dispersées majoritairement par des chauve-souris (chapitre 2, p.53). Les deux espèces de sous-bois *O.asbeckii* et *G.hexapetala* sont les plus limitées par la dispersion parmi les espèces zoochores (figure 5.4). Leur position dans la strate inférieure du peuplement peut être un facteur de sélection de disperseurs préférant les conditions du sous-bois et moins mobiles que des disperseurs se déplaçant dans ou au-dessus de la canopée.

Chez *V.michelii*, la courbe croissante suggère un effet de l'échantillonnage (le genre des arbres était inconnu chez cette espèce).

Association et compétition intraspécifique

En ce qui concerne l'effet éventuel de la compétition intraspécifique, les attendus par rapport à la biologie des espèces sont moins évidents. Parmi les espèces étudiées, les trois types de réponse ont été détectés dans les modèles calibrés et sont cohérents avec les effets mis-en-évidence dans l'analyse en présence-absence (tableaux 5.2 et 5.7). La mortalité densité-dépendance peut conduire à un déficit d'installation des juvéniles (He et al., 1997). L'effet de la compétition intraspécifique est alors détecté dans les cas de réponse négative ou unimodale (aux fortes surfaces terrières). C'est le cas en particulier chez les espèces dont les répartitions sont les plus agrégées (*E.falcata*, *D.guianensis*, chapitre 4), et dans les où une répulsion est détectée entre les juvéniles et les adultes (*P.schomburgkiana*, *L.alba*, *P.cochlearia*, chapitre 4).

Dans le cas d'un réponse croissante (ou unimodale, aux faibles surface terrière), l'effet de la surface terrière traduit l'association des juvéniles avec les stades avancés (tableaux 5.2 et 5.7). Dans ces cas, il peut y avoir facilitation du recrutement à proximité des arbres conspécifiques (Condit et al., 1992a). Parmi les causes possibles, ces associations peuvent être dus à l'effet de conditions édaphiques favorables ou à la présence de mycorhizes spécifiques (Newbery et al., 2000).

Plusieurs effets intraspécifiques sont présents en même temps chez les espèces étudiées. Leur importance relative peut être difficile à évaluer, en particulier dans les cas de distance et densité-dépendance simultanées (Nathan et Casagrandi, 2004). Une façon de distinguer les deux effets, que nous n'avons pas mise en place faute de temps, serait de calibrer les modèles simplifiés incluant uniquement un des deux effets (dispersion ou compétition/facilitation), et de les comparer au modèle complet. Ceci peut permettre de partitionner la variabilité expliquée par les deux effets (Borcard et al., 1992; Couteiron et al., 2003). Chez quelques espèces, un seul effet est détecté (figure 5.4 et tableau 5.7), par exemple chez *C.procera*. Une effet d'échantillonnage est alors possible (discuté plus loin).

Partition du milieu et réponse aux gradients

Chez toutes les espèces étudiées, le milieu explique une part significative de la densité locale des juvéniles, et ce bien qu'on prenne en compte en même temps les effets de population. Les deux types de déterminismes sont donc importants.

Les variables utilisées dans la calibration des modèles sont de type indirect (Guisan et Zimmermann, 2000) et rendent compte de différents aspects de l'hétérogénéité du milieu (chapitre 1). Leur effet particulier sur la densité des juvéniles sont divers et variables d'une espèce à l'autre. Nous avons donc choisi de ne pas détailler les réponses spécifiques à chaque variable, mais de comparer les espèces le long de gradients synthé-

tiques. Cette méthode a permis de réduire l'hétérogénéité du milieu aux axes principaux de variabilité. Toutefois, elle reste *a priori* plus adaptée pour détecter la réponse d'espèces communes ou généralistes, plutôt que la réponse d'espèces très spécialisées et cantonnées à des conditions de milieu peu représentées à l'échelle du site.

Les courbes de réponse aux gradients environnementaux sont de trois types et fournissent des indications sur les stratégies spécifiques. Le long du gradient de perturbation, les réponses croissantes, unimodales ou décroissantes sont dans l'ensemble cohérentes avec le degré de tolérance à l'ombre des espèces (tableau 5.8). Ces résultats indiquent que (1) l'approche par l'identification d'un gradient synthétique permet de mettre en évidence des réponses différentes, (2) le gradient identifié est un axe de variabilité important dans le milieu, (3) la différenciation des espèces par rapport à leur réponse à ce gradient explique en partie leur répartition au stade juvénile.

Par ailleurs, l'utilisation d'un gradient continu a permis d'identifier des stratégies de réponse intermédiaire (*D.guianensis*, *L.persistens*, tableau 5.8), plus difficiles à détecter que des réponses linéaires. On note également des déviations par rapport aux *a priori* issus de la classification des espèces selon leur tolérance à l'ombre dans les stades avancés (chapitre 2, p.57). Par exemple, *G.hexapetala*, classée parmi les espèces sciaphiles a une réponse faible mais positive au gradient de perturbation (tableau 5.8). Cette réponse est cohérente avec les résultats des chapitres 3 et 4.

Le long du deuxième gradient identifié, les espèces répondent en particulier aux variations d'altitude (§5.6.3). Les réponses à ce gradient étaient plus difficilement prévisibles *a priori*. Elles sont cohérentes dans l'ensemble avec les résultats de l'analyse en présence-absence de la répartition des juvéniles, et avec les préférences des espèces pour différents habitats (chapitre 3). L'absence de réponse d'espèces plutôt spécialisées à des habitats particuliers (*E.falcata*, *C.procera*, tableau 5.8 et chapitre 3) pose la question de l'interaction entre les processus populationnels et les préférences des espèces en terme de conditions de milieu.

Interaction population - milieu

Les deux types de déterminisme (effets populationnels et liés au milieu) ont été mis en évidence chez les espèces étudiées, et sont importants dans la répartition des stades de régénération installés. On peut alors se poser la question de savoir si ce sont plutôt les effets de population ou du milieu qui sont le mieux pris en compte dans l'approche proposée. Les réponses aux gradients identifiés sont-elles réellement des manifestations de niches différentes, ou y-a-t-il une forte interaction avec les processus intraspécifiques ?

En utilisant la démarche mise en oeuvre dans ce chapitre, on pourrait par exemple tester l'existence d'un compromis entre les capacités de colonisation (par la dispersion) et la compétitivité (en lien avec le tolérance à l'ombre) des espèces (Hurt et Pacala, 1995; Tilman, 1990). Dans le groupe d'espèces que nous avons étudié, les stratégies ont été choisies de façon variée le long des deux axes de dispersion et de tolérance à l'ombre

et représentatives de grands comportements au sein de la communauté (chapitre 2). Un compromis éventuel entre leur capacité de dispersion et leur compétitivité n'est pas évident d'après les résultats obtenus. Mais le nombre d'espèces étudiées ne permet pas de tester réellement l'indépendance des deux types de déterminisme sur l'installation des juvéniles (peu de répétitions par croisement dispersion $\times$ tolérance).

Dans certains cas, l'influence du milieu est difficile à distinguer d'effets populationnels. Au stade étudié, la répartition des individus intègre la mortalité précoce dont une part est due au milieu. La liaison avec le milieu pouvait donc être attendue. Mais, il se peut que, dans le cas d'une population fortement structurée par l'hétérogénéité du milieu, les propriétés populationnelles varient à la même échelle que celle-ci (Legendre, 1993). Cette confusion d'échelle peut limiter la mise en évidence des différents déterminismes. *E.falcata* est l'exemple le plus flagrant (chapitre 3 et 4) : les modèles calibrés mettent en évidence des effets populationnels forts mais pas d'influence des variables physiques (pourtant évidents au chapitre 3). La distinction des différents effets dans un tel cas pourrait être abordée en répétant l'étude sur un autre site ou, comme dans le cas des variables de population, en considérant des modèles simplifiés (Borcard et al., 2004).

Limites liées à la méthodologie

Les tendances moyennes ont mis en évidence des réponses différentes le long des gradients environnementaux. Elles résument l'essentiel des réponses spécifiques. Cependant, il existe également des effets sur la variabilité des prédictions par construction des gradients. Certaines variables ont, en effet, une variance différente selon la position le long des gradients (annexe A.6.1).

Par ailleurs, les résultats exposés dans ce chapitre restent dépendants de l'échantillonnage réalisé. La densité locale a été mesurée à l'échelle de placettes de dix mètres et l'environnement est « vu » à l'échelles des placettes de calcul (20 m de rayon). Cet échantillonnage a été choisi par rapport à la nature des variables de réponse (densité locale de juvéniles peu abondants) et explicatives (surfaces terrières). Ces échelles ont alors imposé une résolution spatiale minimale dans l'appréhension des processus étudiés. Ainsi, des effets très locaux ont pu être masqués. Chez *P.schomburgkiana*, par exemple, la répulsion des juvéniles à courte distance détectée au chapitre 4, p.97 n'a pas été mise en évidence ici. Elle est cependant apparue dans l'échantillonnage à une échelle plus fine utilisée dans la publication en annexe B.2.

L'autocorrélation des données spatialisées peut influencer l'estimation des paramètres et donc moduler les effets mis en évidence (Keitt et al., 2002). La modélisation bayésienne réalisée a permis de prendre en compte cette autocorrélation dans la calibration des modèles. En conséquence, le pouvoir explicatif des modèles a été nettement amélioré. Les réponses des espèces prédites par les modèles spatialisés restent cependant comparables à celles présentées dans ce chapitre dans le cas non spatialisé (annexe B.3). Les conclusions écologiques sur la dispersion et la tolérance à l'ombre issues de

la modélisation paraissent donc robustes.

5.8 Conclusion

Dans ce chapitre, la modélisation empirique a permis de relier le succès de l'installation des juvéniles aux processus intraspécifiques de dispersion et de relation avec les stades avancés, et aux conditions de milieu. Cette approche a permis de concilier les effets envisagés dans les chapitres 3 et 4 dans une méthodologie unique. Parmi les espèces étudiées, l'analyse des courbes d'installation s'est révélée cohérente avec l'existence de stratégies de dispersion variées. Celles-ci conditionnent en partie la répartition des stades de régénération installés. De même, les réponses spécifiques aux conditions du milieu confirment l'existence d'un gradient de tolérance à l'ombre au sein du groupe d'espèces étudié. Leur différenciation le long de ce gradient conditionne leur répartition dans le milieu, et apparaît donc comme un facteur de persistance essentiel dans la communauté locale. Dans certains cas, la connaissance des stratégies définies *a priori* a été affinée. Ainsi, l'étude de la densité locale des juvéniles nous renseigne sur le succès de l'installation des espèces et permet d'appréhender les déterminismes de leur recrutement.

6

Discussion générale

6.1	Modèle de données : appréciation des processus et du milieu . . .	132
6.1.1	Echantillonnage et échelle spatiale	132
6.1.2	Prise en compte des processus intraspécifiques	133
6.1.3	Caractérisation du milieu	134
6.1.4	Définition des stades juvénile et adulte	135
6.2	Modèle statistique : hypothèses et implications	136
6.3	Modèle écologique : recrutement et coexistence à Paracou	138
6.3.1	Limitation par la dispersion et relations intraspécifiques	138
6.3.2	Partition du milieu au stade juvénile	139
6.3.3	Stratégies spécifiques et déterminismes du recrutement	140
6.4	Perspectives	141

EN écologie des communautés, les théories du maintien de la biodiversité mettent l'accent sur deux types de processus expliquant la coexistence des espèces d'arbres en forêt tropicale humide. Selon la théorie de la niche, la spécialisation des espèces conduit à une partition du milieu en réponse à la compétition interspécifique. Selon la théorie de la dérive, les assemblages d'espèces sont contrôlés par la limitation du recrutement, essentiellement due à la dispersion qui contraint les répartitions spécifiques à des zones limitées de l'espace et favorise la compétition intraspécifique. Dans ce mémoire, le travail présenté a abordé la question des déterminismes du recrutement dans une communauté d'espèces d'arbres de forêt tropicale humide guyanaise. L'influence des deux processus a été abordée de façon empirique par l'analyse statique des répartitions de juvéniles d'espèces d'arbres.

La discussion présentée dans ce chapitre repose sur le cadre méthodologique proposé par (Austin, 2002) et articulé autour de trois modèles conceptuels qui correspondent à des hypothèses de nature différente. Le modèle de données décrit le système étudié (modèle écologique) par le biais de variables. Le modèle statistique décrit, lui, les hypothèses et méthodes propres aux analyses réalisées dans le but de tester le modèle écologique, c'est-à-dire les hypothèses écologiques. Dans le modèle écologique considéré, le recrutement d'une espèce dépend de la dispersion à partir des arbres adultes et des conditions du milieu selon une stratégie qui lui est propre. La dispersion limitée peut alors favoriser la compétition intraspécifique. La compétition interspécifique, elle, est reliée essentiellement à la disponibilité de la lumière, qui dépend de la structure du peuplement, et dont l'intensité a pu varier selon la perturbation locale. Par ailleurs, les conditions topographiques engendrent également une hétérogénéité spatiale à laquelle les espèces sont plus ou moins sensibles. Ces composantes biotiques et abiotiques du milieu ont été décrites puis mises en relation avec les répartitions spatiales des juvéniles d'espèces non-pionnières.

6.1 Modèle de données : appréciation des processus et du milieu

Le modèle de données spécifie la façon dont le système étudié est décrit *in situ*. Cette description repose sur l'échantillonnage des propriétés du système à partir de variables choisies. La composante réponse du modèle de données décrit le phénomène étudié, tandis que la composante explicative décrit le milieu en fonction des processus supposés importants. Dans la réponse, nous avons considéré deux aspects du succès d'installation d'une espèce : la *présence* et la *densité* de juvéniles installés.

6.1.1 Échantillonnage et échelle spatiale

Les deux types de réponse ont été abordés selon deux niveaux d'échantillonnage :

1. le niveau *individuel*, qui renseigne sur la position de chaque individu dans le milieu et par rapport à ses congénères (chapitre 3 et 4),

2. le niveau *placette*, qui échantillonne les juvéniles sur des surfaces élémentaires.

Dans le cas de la densité, la réponse étudiée et les variables explicatives ont été caractérisées à des résolutions différentes : nous avons calculé les variables de structure, de dynamique du peuplement et de perturbation sur des surfaces circulaires incluant les placettes d'échantillonnage des juvéniles. Cet échantillonnage a permis de prendre en compte un effet du voisinage proche sur la densité locale. Les effets de variables mesurant la compétition dans un peuplement peuvent en effet être manifestes à l'échelle de quelques dizaines de mètres (Gourlet-Fleury, 1997; Hubbell, 2001).

Dans toute approche empirique *in situ*, les résultats sont conditionnés à la fois par la résolution à laquelle les processus sont quantifiés et par l'étendue du site d'étude⁵. Pour une résolution fixée, les détails de la répartition des juvéniles ou des conditions environnementales au sein des placettes sont lissés par l'échantillonnage. Les surfaces faibles considérées (chapitre 5 et annexe B.3) assurent cependant que les conditions environnementales au sein des placettes sont relativement homogènes par rapport à la variabilité observée à l'échelle du site d'étude. La résolution de l'étude et l'étendue du site ont été sélectionnées *a priori* pour permettre d'évaluer l'influence des processus actifs à l'échelle du site concerné (environ 30 ha pour le bloc Sud complet). Si l'approche développée est reproductible à plus grande échelle, en revanche les résultats obtenus sont conditionnés à cette échelle. À une échelle plus grande, on pourrait s'attendre à ce que les interactions biotiques soient d'influence plus faible sur le recrutement relativement aux conditions de milieu abiotiques (Ricklefs, 2004).

6.1.2 Prise en compte des processus intraspécifiques

Dans le but d'évaluer l'influence des modes de dispersion sur la répartition des espèces, nous avons caractérisé les liaisons entre juvéniles et adultes. Au niveau d'échantillonnage individuel, ces interactions ont été résumées à de multiples échelles simultanément (chapitre 4). Cette approche développée dans le cadre des processus ponctuels a permis de distinguer les grandes tendances dans les répartitions et interactions spécifiques. L'interprétation des résultats a toutefois été limitée par la non prise en compte de l'hétérogénéité du milieu (cf. §6.2).

Au niveau des placettes, nous avons évalué les distances de dispersion des juvéniles autour des adultes à partir de l'hypothèse du « plus proche adulte disperseur » (Nathan et Muller-Landau, 2000). De façon générale, l'estimation des distances de dispersion

⁵Les implications du choix d'échelle sont bien illustrées dans l'exemple de la *mesure de la longueur de la côte bretonne* (Mandelbrot, 1999). Dans cette expérience, on veut mesurer la longueur du littoral, L , avec un bâton de longueur l , l'instrument de mesure. Si l'on répète l'expérience avec des bâtons de longueur variable, la mesure (réalisée au prix d'un effort certain...) est alors reliée à l'échelle de mesure par une relation du type $L \propto l^{-\alpha}$ ($D = 1 - \alpha$ est définie comme la dimension fractale de l'objet, ici la côte bretonne, Mandelbrot, 1999). Le résultat de la mesure, qui vise à caractériser une propriété du milieu (la longueur de la côte L) dépend donc de l'échelle de mesure l (même pour une mesure exacte, c'est-à-dire sans considération des erreurs de mesure). De plus, l'échelle de mesure limite le niveau de détail perçu : les détails fins de la côte sont lissés par l'instrument utilisé.

d'individus installés repose sur une hypothèse concernant les sources les plus probables (Nathan et Muller-Landau, 2000). Le géotypage peut permettre une estimation des distances « vraies », mais nécessite un échantillonnage difficile à mettre en place. En pratique, l'hypothèse du « plus proche adulte disperseur » conduit à sous-estimer les distances réelles de dispersion (Nathan et Muller-Landau, 2000), en particulier dans les modèles empiriques. Elle permet cependant de quantifier de façon simple la dispersion *physique* des juvéniles autour des adultes et d'envisager un lien avec la dispersion *biologique*.

La dispersion limitée favorise la compétition intraspécifique. Celle-ci peut induire une mortalité distance- ou densité-dépendante des juvéniles et limiter le succès d'installation des juvéniles (Connell et al., 1984; Webb et Peart, 1999). Dans les modèles empiriques (chapitre 5), nous avons pris en compte ce type d'interaction en évaluant l'effet de la surface terrière locale des stades avancés sur la densité des juvéniles.

6.1.3 Caractérisation du milieu

La composante explicative du modèle de données caractérise l'hétérogénéité fonctionnelle du milieu, c'est-à-dire la variabilité des propriétés du milieu supposées informatives *a priori* par rapport à la réponse étudiée (Li et Reynolds, 1995) (chapitre 1).

Le milieu a été décrit à partir de caractéristiques physiques et de mesures de surface terrière au sein du peuplement de DBH supérieur à 10 cm. Nous avons pour cela utilisé des variables *indirectes* (Guisan et Zimmermann, 2000) construites sous SIG ou à partir de données de peuplement. Ces variables ont servi d'indicateurs des conditions du milieu. L'altitude, par exemple, caractérise avec la pente la position topographique qui est reliée au type de drainage des sols (chapitre 1). Une difficulté liée à l'utilisation de variables indirectes, comme la topographie, est qu'elle peuvent confondre plusieurs variables directes (physiologiques) ou de ressource (Guisan et Zimmermann, 2000). Par exemple, la disponibilité des éléments minéraux du sol peut varier avec le degré de saturation en eau le long d'un gradient altitudinal (ex. : Aluminium, Barthès, 1991a). Cependant, un intérêt majeur des variables indirectes est qu'elles facilement sont accessibles sur des surfaces importantes (Guisan et Zimmermann, 2000). De plus, les variables dérivées des données de peuplement sont facilement utilisables dans des modèles spatialement explicites de dynamique forestière.

La caractérisation de la structure de la canopée par photographie hémisphérique a permis d'étudier la liaison entre les variables de peuplement (surfaces terrières) et la mesure instantanée des conditions de luminosité (ouverture de la canopée, voir l'article en annexe B.2). Les relations entre les deux types de variables se sont révélées faibles dans l'ensemble. Ceci peut s'expliquer en partie car les variables de structure n'ont pas pris en compte les stades jeunes du peuplement (<10 cm DBH). Par ailleurs, la mesure de l'ouverture de la canopée par photographie hémisphérique ne tient pas compte de la variabilité temporelle des propriétés du couvert (Wirth et al., 2001), en particulier

de la phénologie des espèces locales. Les variables acquises par les deux méthodes se sont néanmoins révélées complémentaires et informatives dans l'analyse des densités de juvéniles de six des espèces de l'étude (annexe B.2).

Dans la caractérisation du milieu, l'accent a été mis sur la description des perturbations à différentes échelles et au cours du temps. A l'échelle des parcelles, l'intensité des traitements appliqués a permis de dégager les différences les plus marquées dans la démographie des populations (chapitre 3). A un niveau local, nous avons utilisé la position des pistes et des dégâts d'abattage (chapitre 3) comme indicateurs de milieux perturbés. Dans le cas des placettes (chapitre 5), nous avons réalisé une caractérisation détaillée en prenant en compte : l'intensité (mesurée par la surface terrière) et le type des perturbations (chablis et morts sur pied) sur deux périodes (période de traitement, ou post-traitement), ainsi que leur répartition dans le temps sur la période post-traitement (chapitre 1).

Dans le but de simplifier l'interprétation des multiples effets des variables et la comparaison des espèces entre elles, nous avons identifié deux gradients synthétiques majeurs dans l'hétérogénéité environnementale (chapitre 5). Le premier gradient rend compte de l'intensité des perturbations causées par les traitements à l'échelle des placettes. Le second gradient est essentiellement relié à la position topographique mesurée par l'altitude des placettes. Toutefois, la principale limite de cette méthode est de confondre des variables de nature différente le long du deuxième gradient identifié (gradient de topographie, chapitre 5). En revanche, son intérêt majeur est que nous avons pu mettre en évidence des réponses spécifiques différentes dans la densité des juvéniles le long de gradients continus.

La mise en évidence d'effets du milieu sur le recrutement supposait de prendre en compte un stade de régénération relativement précoce. De même, évaluer l'influence de la dispersion supposait de connaître la répartition des adultes dans le peuplement.

6.1.4 Définition des stades juvénile et adulte

La définition des stades a tenu compte des différences de croissance et d'acquisition de la maturité parmi les espèces étudiées. Le stade juvénile a été défini à partir d'une mesure de croissance potentielle pour prendre en compte les individus supposés installés après les traitements sylvicoles (chapitre 3). En ce qui concerne le stade adulte, nous nous sommes basés sur la position des espèces dans le profil de végétation vertical et sur des données disponibles pour quelques espèces pour définir une taille à maturité (chapitre 2).

Le problème de la définition des stades de développement est souvent contourné par l'utilisation de classes de diamètre, ou de hauteur. Le raccourci taille-âge peut être problématique chez des organismes longévifs et plastiques tels que les arbres (Clark et Clark, 1992). Au sein d'une même classe de taille, les âges représentés sont variables, et ce d'autant plus qu'une espèce est capable d'avoir une croissance ralentie en sous-

bois ou rapide en conditions plus favorables. De même, des individus de même âge peuvent présenter des tailles variables. Dans leur test de l'« hypothèse des perturbations intermédiaires », [Molino et Sabatier \(2001\)](#) justifient la classe étudiée (2–10 cm DBH) par l'effort d'échantillonnage nécessaire et l'impact présumé des perturbations sur les individus inventoriés : une limite inférieure élevée peut conduire à prendre en compte des individus installés surtout avant perturbation, tandis qu'une limite supérieure faible conduit à ne pas considérer des individus dont l'installation et la croissance ont été influencées par les perturbations.

Dans le cas présent, la croissance des juvéniles des espèces héliophiles en milieu perturbé a pu être plus rapide que celle estimée (chapitre 3). Chez les adultes, les seuils retenus ont pu conduire à une sur-estimation des tailles de reproduction chez les espèces sciaphiles qui peuvent produire des fruits précocement (suspecté chez *L.persistens*), ou au contraire à une sous-estimation chez les espèces héliophiles qui dépendent de conditions lumineuses fortes pour l'acquisition de la maturité. Les définitions retenues nous ont toutefois permis de tenir compte de stades de développement comparables entre espèces, et de traiter de façon parallèle les relations entre les répartitions des juvéniles et les processus explicatifs.

6.2 Modèle statistique : hypothèses et implications

La validation, ou au contraire le rejet, des hypothèses du modèle écologique supposait de mettre en évidence une partition de l'environnement par les juvéniles, et la limitation du succès de leur installation par la dispersion. Dans ce but, nous avons appréhendé la répartition des juvéniles à différents niveaux de détail. Les analyses statistiques ont alors été conditionnées par des hypothèses concernant les réponses étudiées (présence ou densité) et le choix d'hypothèses nulles appropriées.

A un premier niveau d'analyse, nous avons considéré les répartitions spécifiques en positionnant les individus par rapport aux habitats et aux milieux perturbés définis à l'échelle du site au chapitre 1. Les effectifs observés par stades de développement ont été comparés à ceux attendus sous l'hypothèse nulle d'une distribution uniforme (chapitre 3). Le test simple de cette hypothèse (χ^2) repose sur l'hypothèse d'indépendance des observations (position des individus dans les différentes modalités) ([Clark et Clark, 1998](#)). Or, cette hypothèse peut être remise en cause dans les cas où les observations sont biaisées vers une modalité particulière, par exemple dans les cas de dispersion limitée ou dans le cas d'une espèce en phase de colonisation ([Clark et Clark, 1998](#)). Les effets de niche ont alors tendance à être surestimés dans de tels cas. Une alternative possible est d'étudier la robustesse des associations en simulant des répartitions d'habitat indépendantes des positions initiales des individus, et de les comparer à la situation observée ([Harms et al., 2001](#)). Cette approche n'a pas été poursuivie car il nous importait de prendre également en compte les interactions avec les adultes dans l'analyse des répartitions de juvéniles.

Les outils d'analyse des processus ponctuels ont permis de caractériser les interactions entre les juvéniles et les adultes au niveau individuel (chapitre 4). Nous avons alors testé l'indépendance des répartitions des deux stades en simulant des interactions à partir de translations aléatoires (*toroidal shift*, chapitre 4). Cette méthode suppose d'utiliser un domaine d'étude rectangulaire. Nous avons donc analysé les interactions, ainsi que les répartitions des deux stades séparément, en négligeant les variations de densité à l'échelle des parcelles, ce qui revient à supposer la stationnarité des processus étudiés au premier ordre (chapitre 4).

Cette hypothèse est cohérente avec l'hypothèse de la théorie neutre selon laquelle la répartition d'une population ne dépend pas des relations des individus avec leur milieu mais de relations intraspécifiques. Toutefois, les variations importantes de densité à l'échelle des parcelles (dues en partie à l'hétérogénéité du milieu, chapitre 3) ont rendu difficile l'interprétation des résultats. Les tests réalisés ont permis de caractériser les grands types de répartitions (agrégé ou aléatoire) et d'interactions (association, répulsion ou absence) mais dans l'ensemble le cadre d'analyse s'est avéré peu adapté aux objectifs initiaux.

La modélisation empirique de la densité locale (mesurée sur une grille régulière) a permis de prendre en compte simultanément les processus supposés importants dans le modèle écologique (chapitre 5). Dans cette approche, nous avons calibré des modèles en sélectionnant les variables les plus informatives pour chaque espèce. Cette approche permet d'évaluer l'influence des différents processus sur la densité locale et d'envisager leur importance dans le recrutement à un niveau spécifique (Austin, 2002). En particulier, l'effet de la dispersion a pu être pris en compte, ainsi que les effets du milieu, ce qui a permis de caractériser la niche réalisée des espèces⁶ (Guisan et Zimmermann, 2000).

Les modèles empiriques ont été construits afin de tenir compte des caractéristiques de la réponse considérée, c'est-à-dire la densité locale. Nous avons utilisé pour cela des modèles du type *Zero Inflated Poisson models* (ZIP, Ridout et al., 1998) afin de prendre en compte l'abondance des observations nulles (due à l'échantillonnage utilisé, aux faibles effectifs des juvéniles et à leur répartition agrégée, chapitre 5). Un autre intérêt majeur des modèles ZIP est d'autoriser des courbes de réponse de forme variable. Cette flexibilité est importante pour identifier des réponses différentes selon les espèces (Oksanen et Minchin, 2002). Elle s'est avérée nécessaire *a posteriori* puisque les trois types de courbe de réponse (croissante, unimodale ou décroissante) ont été détectés dans les modèles calibrés.

Comme pour l'échantillonnage individuel, la dépendance spatiale de la densité peut conduire à une estimation erronée des effets des variables (Legendre, 1993). Nous

⁶Il est souvent admis que la modélisation *in situ* conduit à sous-estimer l'étendue de la niche fondamentale, car celle-ci serait réduite par les interactions biotiques, c'est-à-dire la compétition avec les autres espèces essentiellement. Cependant dans les modèles de métapopulation, des populations puits peuvent être maintenues dans le milieu par dispersion à partir de populations sources. Dans ce cas, la niche réalisée peut être considérée comme plus large que la niche fondamentale (Pulliam, 2000).

avons alors modélisé l'autocorrélation de la densité locale dans une approche hiérarchique bayésienne (HB) pour un sous-échantillon d'espèces (annexe B.3). Les modèles hiérarchiques bayésiens sont particulièrement adaptés à l'analyse des données spatialisées (Banerjee et al., 2003; Wikle, 2003). Ils permettent en particulier de prendre en compte des structures de dépendance relativement complexes dans les données analysées (Clark, 2005).

Dans l'approche proposée, l'autocorrélation a été modélisée par un processus spatial aléatoire dépendant d'un voisinage fixé (*Conditional Autoregressive model*, chapitre 5). L'introduction d'un processus autorégressif revient en quelque sorte à expliquer la densité des juvéniles localement par leur répartition dans un voisinage : la modélisation est plus performante du point de vue statistique, mais le pouvoir prédictif des modèles n'est pas réellement amélioré. En revanche, la qualité d'ajustement des modèles a été nettement améliorée, et les effets des variables ont été estimés plus finement (annexe B.3).

Les méthodes employées dans l'analyse statistique des répartitions ont abordé différents aspects du modèle écologique. En définitive, la modélisation empirique s'est avérée l'approche la plus flexible et la plus adaptée à l'étude des hypothèses écologiques initiales.

6.3 Modèle écologique : recrutement et coexistence à Paracou

6.3.1 Limitation par la dispersion et relations intraspécifiques

Initialement, la dispersion limitée induit une décroissance des densités de graines en fonction de la distance. Cette décroissance a été mise en évidence au stade juvénile à partir des courbes d'installation ajustées sur la densité locale (chapitre 5). Les filtres de mortalité des premiers stades de la régénération n'ont donc pas altéré la répartition initiale des diaspores au point qu'aucune liaison ne soit détectable entre juvéniles et adultes. L'information apportée par les événements de dispersion reste donc en partie présente dans la répartition des espèces au stade juvénile.

Le recrutement des espèces au stade juvénile est limité par la dispersion à des échelles variables selon leur mode de dispersion (chapitre 5). Les juvéniles des espèces à dispersion non assistée sont installés à proximité des adultes et leur densité décroît fortement avec la distance (*E.falcata*, *E.grandiflora*). Cette décroissance est comparable chez les espèces anémochores qui ont initialement été supposées plus efficaces (*D.guianensis*, *Q.rosea*). Les espèces zoochores montrent des courbes d'installation plus variables : soit comparables à celle des espèces à dispersion non-assistée ou anémochore (*O.asbeckii*, *G.hexapetala*), soit à décroissance faible (*L.persistens*), soit avec un maximum prédit à moyenne distance (*B.prouacensis*). Chez certaines espèces, la distance mesurée au plus proche adulte n'a pas de pouvoir explicatif sur la densité des juvéniles

dans les modèles empiriques (*L.alba*, *P.cochlearia*, *S.rubra*, *T.melinonii*, chapitre 5).

Parmi les quinze espèces étudiées à Paracou, les courbes d'installation sont variables au sein d'un même mode de dispersion. Cette variabilité suggère deux hypothèses. D'une part, les connaissances sur la dispersion en forêt tropicale sont encore imprécises : les modes de dispersion sont parfois déduits des caractéristiques des fruits (par exemple chez *P.schomburgkiana*, chapitre 2). Chez les espèces zoochores, la multiplicité des disperseurs peut induire des pluies de graines variables. D'autre part, chez les espèces les plus héliophiles, la mortalité peut brouiller l'effet de la dispersion à un stade très précoce de la régénération (par exemple chez *T.melinonii*).

Peu d'études ont évalué les distances parcourues par les diaspores en fonction des modes de dispersion en forêt tropicale. Au Guyana, Uft (2004) a évalué les capacités de dispersion de huit espèces à partir de densités de graines collectées dans des pièges. Les distances moyennes estimées étaient faibles (10.7 m chez *O.asbeckii* par exemple, et 13.5 m au maximum chez *Sclerolobium guianense*, Caesalpiniaceae, espèce anémochore) et montraient peu de cohérence avec les modes de dispersion.

Chez les espèces étudiées dans ce mémoire, les modes de dispersion conditionnent la façon dont elles occupent l'espace au stade juvénile. Les espèces à dispersion non assistée et anémochores sont plus agrégées dans l'ensemble que les espèces zoochores (chapitre 4), une tendance également observée par Condit et al. (2000) sur Barro Colorado Island. Dans le cas de répartition agrégée, l'effet de la compétition intraspécifique est alors fort (chapitre 5). Cette tendance n'est cependant systématique. L'influence négative des individus conspécifiques est détectée chez certaines espèces peu agrégées, mais en revanche relativement abondantes (*L.alba*, *P.cochlearia*, *P.schomburgkiana*, chapitres 4 et 5). Chez certaines espèces à répartition agrégée, les juvéniles sont favorisés par les stades avancés, à l'échelle de l'échantillonnage (par exemple *O.asbeckii*, *E.grandiflora*, *Q.rosea*, chapitre 5).

6.3.2 Partition du milieu au stade juvénile

Chez toutes les espèces étudiées, les répartitions spécifiques au stade juvénile sont influencées par l'hétérogénéité du milieu. Ces relations mettent en évidence une différenciation de niche.

Réponse à la perturbation et tolérance à l'ombre

L'installation des juvéniles, donc le recrutement, est limité par les conditions d'ouverture du milieu selon le degré de tolérance des espèces à l'ombre. Le long du gradient de perturbation identifié, les réponses spécifiques sont cohérentes avec la tolérance à l'ombre évaluée *a priori* (chapitre 5), et avec les différences observées dans la démographie à l'échelle des parcelles (chapitre 3). Les juvéniles des espèces héliophiles sont peu abondants en parcelle témoin où les sites favorables à leur installation (trouées) sont limités (*C.procera*, *V.michellii*, *T.melinonii*). Ils sont en revanche favorisés dans

les conditions de forte ouverture. Au contraire, l'installation des espèces sciaphiles est peu limitée dans les conditions de peuplement stable et relativement fermé. Elles sont en revanche défavorisées dans les conditions de forte ouverture. Ces résultats sont en accord avec l'existence d'une différenciation de niche selon la tolérance des espèces à l'ombre.

Le schéma de classification des espèces selon leur tolérance à l'ombre a été validé dans l'ensemble. Les quinze espèces non pionnières étudiées ont donc des stratégies de tolérance à l'ombre variées qui assurent leur persistance dans le milieu. Cette différenciation apparaît comme un facteur de coexistence de ces espèces au sein de la communauté. Des stratégies intermédiaires (*D.guianensis*, *L.persistens*) ont également été mises en évidence, ainsi que des déviations par rapport au schéma initial (*G.hexapetala*). Ces déviations peuvent indiquer un changement de tolérance à l'ombre au cours du développement, ou une appréciation discutable de la tolérance à l'ombre au stade adulte. Certaines espèces sont difficilement classables au vu des résultats : par exemple, *L.alba* montre une relative neutralité face aux conditions de perturbation, ainsi que *S.rubra*. Chez cette dernière, les effectifs réduits peuvent être à l'origine de la difficulté de mettre en évidence l'influence des conditions de milieu (et de population) sur sa répartition à l'échelle des parcelles.

Partition du milieu physique

L'hétérogénéité physique du milieu conditionne les répartitions spatiales des espèces au stade juvénile (chapitres 3 et 5). Sur le site de Paracou, le gradient altitudinal est peu important (les différences d'altitude observées sont de l'ordre de 30 à 40 m au maximum) mais induit des régime hydriques contrastés le long des versants. La spécialisation d'une espèce par rapport à ce facteur favorise sa persistance dans le milieu. Le long d'un gradient topographique comparable, [Clark et Clark \(1998\)](#) ont également mis en évidence des préférences spécifiques dans les positions topographiques. Toutefois, l'importance d'une telle différenciation est minimisée par certains auteurs. [Harms et al. \(2001\)](#); [Phillips et al. \(2003\)](#) ont montré que la spécialisation poussée ne concerne qu'une part limitée des espèces des communautés étudiées. D'autre part, l'hétérogénéité des habitats liés à la topographie n'explique qu'une faible part de la diversité α ([Valencia et al., 2004](#)).

6.3.3 Stratégies spécifiques et importance relative des déterminismes du recrutement

Les relations intraspécifiques (dispersion, compétition intraspécifique) d'une part, et les conditions liées au milieu (compétition interspécifique, contraintes physiques) d'autre part conditionnent la répartition des espèces étudiées au stade juvénile. Les deux types de déterminisme sont donc importants dans le recrutement des espèces. On peut alors se demander si l'importance relative des deux mécanismes était prévisible en

fonction de caractères biologiques. Les études sur les mécanismes du recrutement en forêt tropicale classent souvent les espèces d'arbres selon l'axe de tolérance. Peu d'études considèrent leur mode de dispersion, bien que la dispersion limitée soit supposée être un facteur de coexistence essentiel.

Dans ce mémoire, deux axes de différenciation ont été retenus pour différencier les espèces : la tolérance à l'ombre, évaluée à partir d'études sur les stades avancés et de quelques traits (taille maximale, hauteur de libération, accroissement diamétrique et densité du bois, chapitre 2), et la dispersion spatiale, évaluée par le mode de dispersion et quelques traits (caractéristiques des diaspores, disperseurs). Il apparaît que le mode de dispersion conditionne l'installation des juvéniles dans l'espace (cf. §6.3.1) : les espèces à dispersion non assistée et anémochore sont les plus limitées par la dispersion ; chez les espèces zoochores, l'allure des courbes d'installation est peu prévisible à partir de traits relatifs à la dispersion.

Le long du gradient de tolérance à l'ombre (chapitre 2), le classement des quinze espèces est cohérent avec leur réponse aux conditions de perturbation du milieu. Des traits simples peuvent donc être utilisés pour envisager la prédiction des comportements spécifiques au stade juvénile.

Bien que l'échantillon des espèces étudiées soit de taille relativement limité, les résultats acquis sur quinze espèces ne montrent pas de lien net entre les capacités de dispersion et la tolérance à l'ombre. Une relation négative pouvait être attendue dans le cas d'un compromis *compétition-colonisation* (Tilman, 1990). Ceci suggère un découplage éventuel entre les deux axes de différenciation et entre les deux types de déterminisme (dispersion et niche) dans la répartition des juvéniles.

6.4 Perspectives

L'application de l'approche par modélisation à un nombre plus important d'espèces permettrait de renforcer les conclusions de cette étude. On pourrait les sélectionner suivant l'approche proposée au chapitre 2 afin d'augmenter leur nombre dans les différents croisements *dispersion* × *tolérance*. Certaines modalités ont cependant peu de chance d'être représentées, par exemple les espèces anémochores (plutôt présentes dans la canopée) et sciaphiles à maturité.

L'inventaire complet réalisé dans le cadre de ce travail a fourni une information détaillée sur les répartitions spatiales et les conditions du milieu. Cependant, ce type de données est difficile à acquérir en termes de temps et d'effort sur le terrain. Dans la perspective d'échantillonner plus d'espèces au stade juvénile, il serait intéressant de dégrader l'information en sous-échantillonnant les répartitions et d'évaluer à quel point les relations mises en évidence sont conservées ou au contraire perdues. De plus, un échantillonnage plus léger permettrait également de répéter plus facilement l'approche sur un autre site.

La limitation par la dispersion et l'influence du milieu ont été prises en compte dans

l'analyse des répartitions spatiales, mais, faute de temps, nous n'avons pas quantifié les parts respectives expliquées par les deux types de déterminisme. La modélisation empirique permettrait une telle quantification en considérant des modèles emboîtés, c'est-à-dire calibrés à partir de sous-ensembles de variables. Cette analyse permettrait également d'aborder la question des interactions entre variables explicatives relatives à la population et au milieu.

Les variables utilisées dans le modèle de données reposent sur certaines hypothèses et grandeurs fixées qui ont influencé la caractérisation des processus écologiques (tailles limites, rayons de calcul). La taille à maturité, par exemple, pourrait être évaluée plus finement par allométrie à partir des tailles maximales spécifiques. Les connaissances concernant de telles relations sont limitées en milieu tropical, mais leur prise en compte permettrait de mieux évaluer les différences entre espèces. La définition du stade juvénile repose également sur une classe de taille sélectionnée *a priori*. Pour s'affranchir d'une telle définition, on pourrait considérer comme variable de réponse non pas la densité locale d'une classe, mais plutôt une distribution diamétrique locale des jeunes individus dans la modélisation empirique (variable multinomiale).

Concernant les variables explicatives, le modèle de données pourrait être affiné en utilisant, par exemple, des rayons différents dans le calcul des variables de compétition intra- et interspécifique. Murrell et Law (2003) ont proposé que les interactions entre individus conspécifiques ou hétérospécifiques pouvaient avoir lieu à des échelles spatiales différentes (*heteromyopia*). Une étude de sensibilité vis-à-vis des rayons de calcul pourrait permettre de mettre en évidence une telle différence de sensibilité aux deux types de compétition.

L'estimation des courbes d'installation pourrait être améliorée en considérant les distances à plusieurs parents potentiels selon la méthode de Ribbens et al. (1994). Cette méthode permet d'estimer des courbes d'installation à partir de densités de stades précoces dans un milieu relativement homogène (Flores, 2001). Elle pourrait être utilisée pour estimer plus finement l'effet de la distance aux adultes dans un modèle statistique mélangeant à la fois des variables de population et de milieu.

Dans le cadre de la modélisation empirique, l'approche hiérarchique bayésienne ouvre plusieurs perspectives pour prendre en compte l'autocorrélation dans les répartitions spatiales. L'autocorrélation pourrait être prise en compte non seulement dans la variable réponse (la densité), mais également dans la façon dont est structuré le milieu. Au lieu de considérer les mesures des conditions environnementales comme fixées, on pourrait les rendre variables avec une structure de dépendance définie dans un voisinage donné.

Enfin, dans un but opérationnel, les modèles calibrés pourraient être utilisés pour simuler le recrutement de groupes d'espèces non-pionnières dans des modèles de dynamique forestière spatialement explicites. Les modèles calibrés sont en effet représentatifs de stratégies différentes. Ils pourraient permettre de simuler la répartition de juvéniles en milieu perturbé et ainsi d'envisager l'impacts de différents scénarii d'exploitation

forestière sur le recrutement en fonction des stratégies spécifiques implémentées.

Bibliographie

- ACHARD, F., EVA, H., STIBIG, H., MAYAUX, P., GALLEG0, J., RICHARDS, T. et J.-P., M., 2002, Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests, *Science*, **297** : 999–1002.
- ALCANTARA, J., REY, P., SANCHEZ-LAFUENTE, A. et VALERA, F., 2000, Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction, *Oikos*, **88** : 362–370.
- AMARASEKARE, P., 2003, Competitive coexistence in spatially structured environments : a synthesis, *Ecology Letters*, **6(12)** : 1109–1122.
- ARETS, E., 2005, *Long-term Responses of Populations and Communities of Trees to Selective Logging in Tropical Rain Forests in Guyana*, *Tropenbos-Guyana Series*, t. 13, Tropenbos International, Georgetown.
- AUBRÉVILLE, A., 1938, La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française, *Annales des Sciences Coloniales*, p. 1–9.
- AUGSPURGER, C., 1984, Seedling survival of tropical tree species : interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens, *Ecology*, **65(6)** : 1705–1712.
- AUGSPURGER, C. et KELLY, C., 1984, Pathogen mortality of tropical tree seedlings : experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density and light conditions, *Oecologia*, **61** : 211–217.
- AUSTIN, M., 2002, Spatial prediction of species distribution : an interface between ecological theory and statistical modelling, *Ecological Modelling*, **157(2-3)** : 101–118.
- BANERJEE, S., CARLIN, B. et GLEFAND, A., 2003, *Hierarchical modeling and analysis for spatial data*, Monographs on Statistics and Applied Probability 101, Chapman & Hall/CRC.
- BAR-HEN, A., 2002, Generalized principal component analysis of continuous and discrete variables, *Interstat*, **8(6)** : 1–26.
- BARALOTO, C., 2001, *Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in contrasting environments*, Thèse de doctorat, University of Michigan.
- BARALOTO, C. et FORGET, P.-M., 2004, Effects in post-logging microhabitats on regeneration from seed : implications for sustainable forest-management, dans *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*, p. 181–193, Elsevier, Paris.
- BAROT, S., 1999, *Interactions entre répartition spatiale, hétérogénéité environnementale, et démographie : cas du palmier Rönier dans une savane humide de Côte d'Ivoire*, Thèse de doctorat, Paris VI.
- BARRY, S. et WELSH, A., 2002, Generalized additive modelling and zero inflated count data, *Ecological Modelling*, **157(2-3)** : 179–188.
- BARTHÈS, B., 1991a, Influence des caracteres pedologiques sur la repartition spatiale de deux especes du genre *Eperua* (Caesalpiniaceae) en foret guyanaise, *Revue d'Ecologie, la Terre et la Vie*, **46(4)** : 303–320.

- BARTHÈS, D., 1991b, Caractérisation pédologique de parcelles du dispositif « Forêt Naturelle » du CTFT à Paracou (Sinamary, Guyane). Rapport interne, *Rap. tech.*, ORSTOM/CTFT.
- BAWA, K. et SEIDLER, R., 1998, Natural Forest Management and Conservation of Biodiversity in Tropical Forests, *Conservation Biology*, **12**(1) : 46–55.
- BAZZAZ, F. et PICKETT, S., 1980, Physiological ecology of tropical succession : a comparative review, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11** : 287–310.
- BEBBER, D., BROWN, N., SPEIGHT, M., MOURA-COSTA, P. et SAU WAI, Y., 2002, Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest, *Forest Ecology and Management*, **157**(1/3) : 65–75.
- BELL, G., 2001, Neutral macroecology, *Science*, **293** : 2413–2418.
- BESAG, J., 1974, Spatial interaction and the statistical analysis of lattice systems, *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, **36** : 192–236.
- BLANC, L., FLORES, O., MOLINO, J.-F., GOURLET-FLEURY, S. et SABATIER, D., 2003, Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise, dans M. Fournier, J. Weigel et F. Bongers (Réd.), *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, t. 55, ENGREF, Nancy.
- BLONDEL, J., 1997, *Biogéographie : approche écologique et évolutive*, Collection Ecologie, t. 27, Masson.
- BLOOR, J. et GRUBB, P., 2003, Growth and mortality in high and low light : trends among 15 shade-tolerant tropical rain forest tree species, *Journal of Ecology*, **91**(1) : 77–85.
- BLOOR, J. et GRUBB, P., 2004, Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes, *Functional Ecology*, **18**(3) : 337–348.
- BONAL, D., SABATIER, D., MONTPIED, P., TREMEAUX, D. et GUEHL, J., 2000, Interspecific variability of $\delta^{13}C$ among trees in rainforests of French Guiana : functional groups and canopy integration, *Oecologia*, **124**(3) : 454–468.
- BOND, W. et MIDGLEY, J., 2001, Ecology of sprouting woody plants : the persistence niche, *Trends in Ecology and Evolution*, **16**(1) : 45–51.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. et DRAPEAU, P., 1992, Partialling out the spatial component of ecological variation, *Ecology*, **73**(3) : 1045–1055.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P., AVOIS-JACQUET, C. et TUOMISTO, H., 2004, Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales, *Ecology*, **85**(7) : 1826–1832.
- BROKAW, N. et BUSING, R., 2000, Niche versus chance and tree diversity in forest gaps, *Trends in Ecology and Evolution*, **15**(5) : 183–188.
- BROWN, N., JENNINGS, S., WHEELER, P. et NABE-NIELSEN, J., 2000, An improved method for the rapid assessment of forest understorey light environments, *Journal of Applied Ecology*, **37** : 1044–1053.
- BRUNEAUX, O. et DEMENOIS, J., 2003, Aménagement forestier et exploitation en forêt tropicale humide guyanaise, dans M. Fournier, J. Weigel et F. Bongers (Réd.), *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, t. 55, p. 260–272, ENGREF, Nancy.
- CANHAM, C., DENSLOW, J., PLATT, W., RUNKLE, J., SPIES, T. et WHITE, P., 1990, Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests, *Canadian Journal of Forestry Research*, **20** : 620–631.
- DE CARVALHO, L., FONTES, M. et DE OLIVEIRA-FILHO, A., 2000, Tree species distribution in canopy gaps and mature forest in an area of cloud forest of the Ibitipoca Range, south-eastern Brazil, *Plant Ecology*, **149** : 9–22.
- CHAMBERS, J. et HASTIE, T., 1997, *Statistical models in S*, Chapman & Hall.

-
- CHARLES-DOMINIQUE, P., 1993, Speciation and coevolution : an interpretation of frugivory phenomena, *Vegetatio*, **107/108** : 75–84.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., 2001, Relationships between seed dispersal and behavioural ecology, dans F. Bongers, P.-M. Forget et M. Théry (Réd.), *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*, *Monographiae Biologicae*, t. 80, p. 191–196, Kluwer Academic, Dordrecht, Boston.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., 2003, Le rôle de la faune sur la régénération forestière naturelle, dans M. Fournier, J. Weigel et F. Bongers (Réd.), *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, t. 55, p. 195–205, ENGREF, Nancy.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, C., HLADIK, C. et PRÉVOST, M.-F., 1981, Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : interrelation plante-animaux, *Revue d'Ecologie (la Terre et la vie)*, **35** : 341–435.
- CHAVE, J., 1999, *Dynamique spatio-temporelle de la forêt tropicale. Influence des perturbations climatiques et étude de la phytodiversité.*, Thèse de doctorat, CEA.
- CHAVE, J., 2004, Neutral theory and community ecology, *Ecology Letters*, **7** : 241–253.
- CHAVE, J., MULLER-LANDAU, H. et LEVIN, S., 2002, Comparing classical community models : Theoretical consequences for patterns of diversity, *American Naturalist*, **159** : 1–23.
- CHAZDON, R., 1992, Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects, *Oecologia*, **92(4)** : 586–595.
- CHAZDON, R. et FETCHER, N., 1984, Light environment of tropical forests, dans E. Medina, H. Mooney et C. Vasquez-Yanes (Réd.), *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, p. 27–36, Dr W.Junk, The Hague.
- CHAZDON, R., CAREAGA, S., WEBB, C. et VARGAS, O., 2003, Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests, *Ecological monographs*, **73(3)** : 331–348.
- CHAZDON, R. L. et COLWELL, R., 1999, Tropical tree richness and resource-based niches, *Science*, **285** : 1459a.
- CHESSON, P., 1991, A need for niches?, *Trends in Ecology and Evolution*, **6(1)** : 26–28.
- CHESSON, P., 2000, Mechanisms of maintenance of species diversity, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31** : 343–366.
- CHESSON, P. et HUNTLY, N., 1989, Short-term instabilities and long-term community dynamics, *Trends in Ecology and Evolution*, **4(10)** : 293–298.
- CHESSON, P. et WARNER, R., 1981, Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems, *The American Naturalist*, **117(6)** : 923–943.
- CLARK, D. et CLARK, D., 1992, Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest, *Ecological Monographs*, **62(3)** : 315–344.
- CLARK, D. et CLARK, D., 1993, Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest, *Biotropica*, **25** : 397–407.
- CLARK, D. et CLARK, D., 1998, Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest, *Journal of Ecology*, **86** : 101–112.
- CLARK, D. et CLARK, D., 1999, Assessing the growth of tropical rain forest trees : issues for forest modeling and management, *Ecological Applications*, **9(3)** : 981–997.
- CLARK, J., 2005, Why environmental scientists are becoming Bayesians, *Ecology Letters*, **8** : 2–14.
- CLARK, J. et JI, Y., 1995, Fecundity and dispersal in plant populations : implications for structure and diversity, *The American Naturalist*, **146** : 72–111.
- CLARK, J., MACKLIN, E. et WOOD, L., 1998, Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests, *Ecological Monographs*, **68(2)** : 213–235.

- CLARK, J., BECKAGE, B., CAMILL, P., CLEVELAND, B., HILLERISLAMBERS, J., LICHTER, J., MCLACHLAN, J., MOHAN, J. et WYCKOFF, P., 1999, Interpreting recruitment limitation in forests, *American Journal of Botany*, **86**(1) : 1–16.
- COLLINET, F., 1997, *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou - Guyane)*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 1992a, Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest, *The American Naturalist*, **140**(2) : 261–286.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 1992b, Short-term dynamics of a neotropical forest. Change within limits, *Bioscience*, **42**(11) : 822–828.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 1996, Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests, *Journal of Vegetation Science*, **7** : 405–416.
- CONDIT, R., ASHTON, P., BAKER, P., BUNYAVEJCHEWIN, S., GUNATILLEKE, S., GUNATILLEKE, N., HUBBELL, S., FOSTER, R., ITOH, A., LAFRANKIE, J., LEE, H., LOSOS, E., MANOKARAN, N., SUKUMAR, R. et YAMAKURA, T., 2000, Spatial patterns in the distribution of tropical tree species, *Science*, **288** : 1414–1418.
- CONDIT, R., PITMAN, N., LEIGH, E., CHAVE, J., TERBORGH, J., FOSTER, R., NUNEZ, V., AGUILAR, S., VALENCIA, R., VILLA, G., H.C., M.-L., LOSOS, E. et HUBBELL, S., 2002, Beta-diversity in tropical forest trees, *Science*, **295** : 666–669.
- CONNELL, J., 1971, On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests, dans d. B. P. . G. G.R. (Réd.), *Dynamics of populations*, p. 298–312, Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- CONNELL, J., 1978, Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, **199** : 1302–1310.
- CONNELL, J., TRACEY, J. et WEBB, L., 1984, Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity, *Ecological Monographs*, **54**(2) : 141–164.
- COURNAC, L., DUBOIS, M., CHAVE, J. et RIERA, B., 2002, Fast determination of light availability and leaf area index in tropical forests, *Journal of Tropical Ecology*, **18**(2) : 295–302.
- COUTERON, P., PÉLISSIER, R., MAPAGA, D., MOLINO, J.-F. et TEILLIER, F., 2003, Drawing ecological insights from a mangement-oriented forest inventory in French-Guiana, *Forest Ecology and Management*, **172** : 89–108.
- DALLING, J. et LOVELOCK, C., 1999, Growth response of seedlings of two neotropical pioneer species to simulated forest gap environments, *Journal of Tropical Ecology*, **15** : 827–839.
- DALLING, J. et WIRTH, R., 1998, Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*, *Journal of Tropical Ecology*, **14**(5) : 705–710.
- DALLING, J., HUBBELL, S. et SILVERA, K., 1998a, Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among pioneer tropical trees, *Journal of Ecology*, **86** : 674–689.
- DALLING, J., SWAINE, M. et GARWOOD, N., 1998b, Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest, *Ecology*, **79**(2) : 564–578.
- DALLING, J., MULLER-LANDAU, H., WRIGHT, S. et HUBBELL, S., 2002, Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species, *Journal of Ecology*, **90** : 714–727.
- DAM, O. v., 2001, *Forest filled with gaps. Effects of gap size on water and nutrient cycling in tropical rain forest. A study in Guyana.*, *Tropenbos-Guyana Series*, t. 10, Tropenbos International, Georgetown.
- DAVIES, S., 1998, Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life history, *Ecology*.

-
- DAVIES, S. et ASHTON, P., 1999, Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo, *American Journal of Botany*, **86**(12) : 1786–1795.
- DEBSKI, I., 2002, Habitat preferences of *Aporosa* in two Mayasian forests implications for abundance and coexistence, *Ecology*, **83**(5) : 2005–2018.
- DEFILIPPS, R., MAINA, S. et CREPIN, J., 2004, Medicinal Plants of the Guianas (Guyana, Surinam, French Guiana).
- DENSLOW, J., 1987, Tropical rainforest gaps and tree species diversity., *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18** : 431–451.
- DIGGLE, P., 1983, *Statistical Analysis of Spatial Point Patterns*, Academic Press, London.
- DIGNAN, P. et BREN, L., 2003, A study of the effect of logging in the understorey light environment in riparian buffer strips in a south-east Austrian forest, *Forest Ecology and Management*, **172** : 161–172.
- DOLIGEZ, A., 1996, *Evolution de la diversité génétique intra-population et de sa structure : Etude d'un modèle de simulation spatialisé en vue de la gestion des ressources génétiques forestières tropicales. Volume I : texte*, Thèse de doctorat, Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- DROUIN, J.-M., 1997, *L'Ecologie et son histoire : Réinventer la nature*, Champs, flammariion éd.
- EBA'A ATYI, R., 1998, Cameroon's logging industry : structure, economic importance and effects of devaluation.
- EBENHÖH, W., 1993, Coexistence of similar species in models with periodic environments, *Ecological Modelling*, **68** : 227–247.
- ELLIS, R., HUBBELL, S. et POTVIN, C., 2000, In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species : a test of the functional group hypothesis, *Canadian Journal of Botany*, **78** : 1336–1347.
- ENGLUND, S., O'BRIEN, J. et CLARK, D., 2000, Evaluation of digital and film hemispherical photography and spherical densiometry for measuring forest light environments, *Canadian Journal of Forestry Research*, **30** : 1999–2005.
- ENQUIST, B., WEST, G., CHARNOV, E. et BROWN, J., 1999, Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants, *Nature*, **401**(6756) : 907–911.
- ERARD, C., THÉRY, M. et SABATIER, D., 1989, Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane française. Relations avec la fruvivorie et la zoochorie, *Revue d'Ecologie (la Terre et la vie)*, **44** : 47–74.
- ERIKSSON, O. et EHRLÉN, J., 1992, Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations, *Oecologia*, **91** : 360–364.
- ERIKSSON, O. et JAKOBSSON, A., 2000, Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants, *Evolutionary Ecology*, **13** : 411–423.
- ESSER, H., 2003, Fruit characters in Malesian Euphorbiaceae, *Telopea*, **10**(1) : 169–177.
- FALSTER, D. et WESTOBY, M., 2005, Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia, *Journal of Ecology*, **0**(0).
- FALSTER, D. S. et WESTOBY, M., 2003, Plant height and evolutionary games, *Trends in Ecology and Evolution*, **18**(7) : 337–343.
- FAO, 1993, Forest resources assessment. Tropical countries, *Rap. tech.*
- FAVRICHON, V., 1994, Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise, *Revue Ecologie-La Terre et La Vie*, **49** : 379–403.
- FAVRICHON, V., 1995, *Modèle marticiel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.

Bibliographie

- FERMENT, A., PICARD, N., GOURLET-FLEURY, S. et BARALOTO, C., 2001, A comparison of indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest, *Annals of Forestry Science*, **58** : 877–891.
- FERRY, B., FREYCON, V. et PAGET, D., 2003, Genèse et fonctionnement hydrique des sols sur socle cristallin en Guyane., dans M. Fournier, J. Weigel et F. Bongers (Réd.), *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, t. 55, p. 37–59, ENGREF, Nancy.
- FIKSEL, T., 1988, Edge-corrected density estimators for point processes, *Statistics*, **19(1)** : 67–75.
- FILLERON, J., LE FOL, J. et FREYCON, V., 2003, Diversité et originalité des modèles forestiers guyanais, dans M. Fournier, J. Weigel et F. Bongers (Réd.), *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, t. 55, p. 19–36, ENGREF, Nancy.
- FLORES, E., 2002, Seed biology, dans J. Vozzo (Réd.), *Tropical tree seed manual*, p. 899, USDA Forest Service, Agriculture Handbook, Washington DC.
- FLORES, O., 2001, Capacités de dispersion et de migration de Protéacées d’Afrique du Sud, *Mémoire de DEA*, Centre d’Écologie Fonctionnelle et Évolutive.
- FORESTA, H. D. et PREVOST, M.-F., 1986, Végétation pionnière et graines du sol en forêt guyanaise, *Biotropica*, **18** : 279–286.
- FORESTA, H. D., CHARLES-DOMINIQUE, P., ERARD, C. et PRÉVOST, M.-F., 1984, Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise, *Revue d’Écologie, la Terre et la Vie*, **39** : 369–400.
- FORGET, P.-M., 1988, *Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d’arbres en forêt guyanaise*, Thèse de doctorat, Paris VI.
- FORGET, P.-M., 1990, Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana, *Journal of Tropical Ecology*, **6** : 459–468.
- FORGET, P.-M., 1992, Regeneration Ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpiniaceae), a large-seeded tree in French Guiana, *Biotropica*, **24(2a)** : 146–156.
- FOSTER, R., 1977, *Tachigalia versicolor* is a suicidal neotropical tree, *Nature*, **268** : 624–626.
- FRAGOSO, J., 1997, Tapir-generated seed shadows : scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest, *Journal of Ecology*, **85** : 519–529.
- FRAVER, S., BROKAW, N. et SMITH, A., 1998, Delimiting the gap phase in the growth cycle of a Panamanian forest, *Journal of Tropical Ecology*, **14** : 673–681.
- FRAZER, G., CANHAM, C. et LERTZMAN, K., 1999, Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0 : Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation.
- FREDERICKSEN, T. et PUTZ, F., 2003, Silvicultural intensification for tropical forest conservation, *Biodiversity and Conservation*, **12** : 1445–1453.
- FREYCON, V., SABATIER, D., PAGET, D. et FERRY, B., 2003, Influence du sol sur la végétation arborescente en forêt guyanaise : état des connaissances, dans M. Fournier, J. Weigel et F. Bongers (Réd.), *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, t. 55, p. 60–73, ENGREF, Nancy.
- GALINDO-GONZALEZ, J., GUEVARA, S. et SOSA, V., 2000, Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest, *Conservation-Biology*, **14(6)** : 1693–1703.
- GASTON, K., 2000, Global patterns in biodiversity, *Nature*, **405** : 220–227.
- GAVRIKOV, V. et STOYAN, D., 1995, The use of marked point processes in ecological and environmental forest studies, *Environmental and Ecological Statistics*, **2(4)** : 331–344.
- GELMAN, A., CARLIN, J., STERN, H. et CHATFIELD, C., 2003, *Bayesian data analysis*, London, 2nd éd.

-
- GILBERT, B. et LECHOWICZ, M., 2004, Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**(20) : 7651–7656.
- GITAY, H., NOBLE, I. et CONNELL, J., 1999, Deriving functional types for rain-forest trees, *Journal of Vegetation Science*, **10** : 641–650.
- GLEASON, H. A., 1926, The Individualistic Concept of the Plant Association, *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53** : 7–16, 23–26.
- GOMEZ, J., VALLADARES, F. et PUERTA PINERO, C., 2004, Differences between structural and functional environmental heterogeneity caused by seed dispersal, *Functional Ecology*, **18**(6) : 787–792.
- GOREAUD, F., 2000, *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes.*, Thèse de doctorat, ENGREF.
- GOREAUD, F. et PÉLISSIER, R., 2002, Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12-function : population independence vs. random labelling hypotheses, *Journal of Vegetation Science*, **14** : 681–692.
- GOREAUD, F. et PÉLISSIER, R., 2003, Avoiding misinterpretation of biotic interactions with the intertype K12 fonction : population independence vs random labelling hypotheses, *Journal of Vegetation Science*, **14** : 681–692.
- GOTELLI, N. et GRAVES, G., 2000, Null models in ecology, *Ecology*, **81**(9) : 2606–2621.
- GOURLET-FLEURY, S., 1997, *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- GOURLET-FLEURY, S., 1998, Indices de compétition en forêt dense tropicale humide : étude de cas sur le dispositif silvicole expérimental de Paracou (Guyane française), *Annales des Sciences Forestières*, **55** : 623–654.
- GOURLET-FLEURY, S. et HOULLIER, F., 2000, Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana, *Forest Ecology and Management*, **131** : 269–289.
- GOURLET-FLEURY, S., FERRY, B., MOLINO, J.-F., PETRONELLI, P. et SCHMITT, L., 2004a, Experimental plots : key features, dans *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*, p. 3–60, Elsevier, Paris.
- GOURLET-FLEURY, S., GUEHL, J. et LAROUSSINIE, O., 2004b, *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*, Elsevier, Paris.
- GREENE, D. et JOHNSON, E., 1994, Estimating the mean annual seed production of trees, *Ecology*, **75**(3) : 642–647.
- GRIME, J., 1977, Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory, *The American Naturalist*, **111**(982) : 1169–1194.
- GRUBB, P., 1977, The maintenance of species richness in plant communities : the importance of the regeneration niche, *Biological Reviews*, **52** : 107–145.
- GRUBB, P., 1988, The uncoupling of disturbance and recruitment, two kinds of seed bank, and persistence of plant populations at the regional and local scales, *Ann. Zool. Fennici*, **25** : 23–36.
- GUISAN, A. et ZIMMERMANN, N. E., 2000, Predictive habitat distribution models in ecology, *Ecological Modelling*, **135**(2/3) : 147–186.
- HALLÉ, F., 2004, *Eloge de la plante, pour une nouvelle biologie*, Points Sciences.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R. et TOMLINSON, P., 1978, *Tropical trees and forests : an architectural analysis*, Springer-Verlag, Berlin, New York.

- HARDY, O. et SONKE, B., 2004, Spatial pattern analysis of tree species distribution in a tropical rain forest of Cameroon : assessing the role of limited dispersal and niche differentiation, *Forest Ecology and Management*, **197**(1/3) : 191–202.
- HARMS, K., CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 2001, Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot, *Journal of Ecology*, **89** : 947–959.
- HARPER, J., 1977, *Population biology of plants*, Academic Press, London.
- HE, F., LEGENDRE, P. et LAFRANKIE, J. V., 1997, Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest, *Journal of Vegetation Science*, **8**(1) : 105–114.
- HEILBUTH, J., ILVES, K. et OTTO, S., 2001, The consequences of dioecy for seed dispersal : modeling the seed-shadow handicap, *Evolution*, **55**(5) : 880–888.
- HILBORN, R. et MANGEL, M., 1997, *The Ecological Detective, confronting models with data*, Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HINDE, J. et DEMETRIO, C., 1998, Overdispersion : Models and estimation, *Computational statistics and data analysis*, **27**(2) : 151–170.
- HODGSON, J., WILSON, P., HUNT, R., GRIME, J. et THOMPSON, K., 1999, Allocating C-S-R plant functional types : a soft approach to a hard problem., *Oikos*, **85**(2) : 282–294.
- HOULE, G., 1991, Regenerative traits of tree species in a deciduous forest of northeastern North America, *Holarctic Ecology*, **14** : 142–151.
- HOULE, G., 1995, Seed dispersal and seedling recruitment : the missing link(s), *Ecoscience*, **2**(3) : 238–244.
- HOWE, H., 1981, Dispersal of a neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds, *The Auk*, **98** : 88–98.
- HOWE, H., 1989, Scatter- and clump-dispersal and seedling demography : hypothesis and implications, *Oecologia*, **79** : 417–426.
- HOWE, H., 2000, No question : seed dispersal matters, *Trends in Ecology and Evolution*, **15**(11) : 434–436.
- HOWE, H. et MIRITI, M., 2004, When seed dispersal matters, *Bioscience*, **54**(7) : 651–660.
- HOWE, H. et SMALLWOOD, J., 1992, Ecology of seed dispersal, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13** : 201–228.
- HUBBELL, S., 1980, Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests, *Oikos*, **35** : 214–229.
- HUBBELL, S., 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Oxford.
- HUBBELL, S., 2005, Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence, *Functional Ecology*, **19**(1) : 166–172.
- HUBBELL, S., FOSTER, R., HARMS, K., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. et LOO DE LAO, S., 1999, Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest, *Science*, **283** : 554–557.
- HUBBELL, S., AHUMADA, J., CONDIT, R. et FOSTER, R., 2001, Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest, *Ecological Research*, **16** : 859–875.
- HUGHES, L., DUNLOP, M., FRENCH, K., LEISHMAN, M., RICE, B., RODGERSON, L. et WESTOBY, M., 1994, Predicting dispersal spectra : a minimal set of hypotheses based on plant attributes, *Journal of Ecology*, **82** : 933–950.
- HURTT, G. et PACALA, S., 1995, The consequences of recruitment limitation : reconciling chance, history and competitive differences between plants, *Journal of theoretical Biology*, **176** : 1–12.
- HUSTON, M., 1979, A general hypothesis of species diversity, *American Naturalist*, **113**(1) : 81–100.

-
- HUSTON, M., 1980, Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests, *Journal of Biogeography*, **7** : 147–157.
- HUSTON, M., 1999, Local processes and regional patterns : appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals, *Oikos*, **86**(3) : 393–340.
- HUTCHINSON, G., 1957, Concluding remarks, *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22** : 415–427.
- HUTCHINSON, G., 1961, The paradox of the plankton, *American Naturalist*, **95** : 137–147.
- JANSAKUL, N. et HINDE, J., 2002, Score tests for Zero-Inflated Poisson Models, *Computational statistics and data analysis*, **40** : 75 – 96.
- JANZEN, D., 1970, Herbivores and the number of tree species in tropical forests, *American Naturalist*, **104** : 501–528.
- JANZEN, D., 1971, Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest, *The American Naturalist*, **15** : 97–112.
- JOHNSON, N. L., KOTZ, S. et KEMP, A., 1992, Univariate Discrete Distributions, 2nd edition.
- JULIEN-LAFERRIÈRE, D., 2001, Frugivory and seed dispersal by kinkajous, dans F. Bongers, P.-M. Forget et M. Théry (Réd.), *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*, *Monographiae Biologicae*, t. 80, p. 217–225, Kluwer Academic, Dordrecht, Boston.
- JULLIOT, C., 1992, *Utilisation des ressources alimentaires par le singe huleur roux Alouatta seniculus (Atelidae, Primates) en Guyane : impact de la dissémination des graines sur la régénération forestière*, Thèse de doctorat, Université de Tours.
- JULLIOT, C., 2001, Frugivory and seed dispersal by three neotropical primates : implact on plant regeneration, dans F. Bongers, P.-M. Forget et M. Théry (Réd.), *Nouragues : dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*, *Monographiae Biologicae*, t. 80, p. 197–206, Kluwer Academic, Dordrecht, Boston.
- KABAKOFF, R. et CHAZDON, R., 1996, Effects of canopy species dominance on understory light availability in tropical secondary rain forest, *Journal of Tropical Ecology*, **12** : 779–788.
- KAMMESHEIDT, L., 2000, Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela, *Acta Oecologica*, **21**(1) : 37–48.
- KEITT, T., BORNSTAD, O., DIXON, P. et CITRON-POUSTY, S., 2002, Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions, *Ecography*, **25** : 616–625.
- KELLY, C., 1995, Seed size in tropical trees : a comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms, *Oecologia*, **102** : 377–388.
- KELLY, C. et BOWLER, M., 2002, Coexistence and relative abundance in forest trees, *Nature*, **417** : 437–440.
- KÖHLER, P., DITZER, T. et HUTH, A., 2000, Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests, *Journal of Tropical Ecology*, **16** : 591–602.
- KNEITEL, J. et CHASE, J., 2004, Trade-offs in community ecology : linking spatial scales and co-existence, *Ecology Letters*, **7** : 69–80.
- KOBE, R., 1999, Light gradient partitioning among tropical tree species trough differential seedling mortality and growth, *Ecology*, **80**(1) : 187–201.
- LAURANCE, W., 2004, Forest-climate interactions in fragmented tropical landscapes, *Philosophical Transactions : Biological Sciences*, **359**(1443) : 345 – 352.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J. et FORBES, T., 1997, Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance, *Trends in Ecology and Evolution*, **12**(12) : 474–478.

- LEGENDRE, P., 1993, Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm ?, *Ecology*, **74**(6) : 1659–1673.
- LEIBOLD, M., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J., HOOPES, M., HOLT, R., SHURIN, J., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. et GONZALEZ, A., 2004, The metacommunity concept : a framework for multi-scale community ecology, *Ecology Letters*, **7**(7) : 601–613.
- LEISHMAN, M. et WESTOBY, M., 1992, Classifying plants into groups on the basis of associations of individuals traits - evidence from Australian semi-arid woodlands, *Journal of Ecology*, **80** : 417–424.
- LEISHMAN, M., WESTOBY, M. et JURADO, E., 1995, Correlates of seed size variation : a comparison among five temperate floras, *Journal of Ecology*, **83** : 517–530.
- LI, H. et REYNOLDS, J. F., 1995, On definition and quantification of heterogeneity, *Oikos*, **73**(2) : 280–284.
- LIEBERMAN, M., LIEBERMAN, D., PERALTA, R. et HARTSHORN, G., 1995, Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica, *Journal of Tropical Ecology*, **11** : 161–178.
- LOBOVA, T., MORI, S., BLANCHARD, F., PECKHAM, H. et CHARLES-DOMINIQUE, P., 2003, Cecropia as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity, *American Journal of Botany*, **90**(3) : 388–403.
- LOEHLE, C., 2000, Strategy space and the disturbance spectrum : a life-history model for tree species coexistence, *The American Naturalist*, **156**(1) : 14–33.
- LOHMANN, L., 1995, Against the Myths, dans M. Colchester et L. Lohmann (Réd.), *The Struggle for Land and the Fate of the Forests.*, p. 16–34, World Rainforest Movement, The Ecologist and Zed Books Ltd, Penang, Malaysia.
- LOTWICK, H. et SILVERMAN, B., 1982, Methods for analysing spatial processes of several types of points., *Journal of the Royal Statistical Society B*, **44** : 406–413.
- LOUBRY, D., 1993, Les paradoxes de l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff) : dissémination et parasitisme des graines avant dispersion chez un arbre anémochore de forêt guyanaise, *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, **48** : 353–363.
- LOUBRY, D., 1994, *Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française*, Thèse de doctorat, Université Paris 6.
- LOVELOCK, C., KURSAR, T., SKILLMAN, J. et WINTER, K., 1998, Photoinhibition in tropical forest understorey species with short- and long-lived leaves, *Functional Ecology*, **12**(4) : 553–560.
- LUGO, A. et ZIMMERMAN, J., 2002, Ecological Life Histories, dans J. Vozzo (Réd.), *Tropical tree seed manual*, p. 899, USDA Forest Service, Agriculture Handbook, Washington DC.
- MACARTHUR, R. et LEVINS, R., 1967, The limiting similarity, convergence, and divergence of co-existing species, *American Naturalist*, **101** : 377–385.
- DURRIEU DE MADRON, L., 1993, *Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la silvigénèse avant et après exploitation sur le dispositif expérimental de Paracou*, Thèse de doctorat, ENGREF Nancy.
- DURRIEU DE MADRON, L., 1994, Mortalité des arbres en forêt primaire de Guyane française, *Bois et Forêts des Tropiques*, **239** : 43–57.
- MANDELBROT, B., 1999, *Les Objets fractals : forme, hasard et dimension, survol du langage fractal*, Champs, 4^e éd.
- MCCULLAGH, P. et NELDER, J., 1989, *Generalized Linear Models*, Monographs on Statistics and Applied Probability 37, Chapman & Hall éd.
- METZGER, J., 2000, Tree functional group richness and landscape structure in a brazilian tropical fragmented landscape, *Ecological Applications*, **10**(4) : 1147–1161.
- MIDGLEY, J., 1996, Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants ; because resprouters are shorter than reseeders, *Ecography*, **19**(1) : 92–95.

-
- MOLINO, J. F. et SABATIER, D., 2001, Tree diversity in tropical rain forests : A validation of the intermediate disturbance hypothesis, *Science*, **294**(5547) : 1702–1704.
- MONTGOMERY, R. et CHAZDON, R., 2001, Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests, *Ecology*, **82**(10) : 2707–2718.
- MONTGOMERY, R. et CHAZDON, R., 2002, Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps, *Oecologia*, **131**(2) : 165–174.
- MURRELL, D. J. et LAW, R., 2003, Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors, *Ecology Letters*, **6**(1) : 48–59.
- NATHAN, R. et CASAGRANDE, R., 2004, A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment : Janzen-Connell and beyond, *Journal of Ecology*, **92**(5) : 733–746.
- NATHAN, R. et MULLER-LANDAU, H., 2000, Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment, *Trends in Ecology and Evolution*, **15**(7) : 278–285.
- NATHAN, R., SAFRIEL, U., NOY-MEIR, I. et SCHILLER, G., 1999, Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree, *Journal of Ecology*, **87** : 659–669.
- NATHAN, R., HORN, H., CHAVE, J. et LEVIN, S., 2001, Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes, dans D. Levey, W. Silva et M. Galetti (Réd.), *Seed dispersal and frugivory; ecology, evolution and conservation*, CAB International Press, Oxfordshire, UK.
- NEWBERY, D., ALEXANDER, I. et ROTHER, J., 2000, Does proximity to conspecific adults influence the establishment of ectomycorrhizal trees in tropical forest, *New Phytologist*, **147** : 401–409.
- NICOTRA, A. B., CHAZDON, R. L. et IRIARTE, S. V. B., 1999, Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical forests, *Ecology*, **80**(6) : 1908–1926.
- NOBLE, I. et SLATYER, R., 1980, The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances, *Vegetatio*, **43** : 5–21.
- OHSER, J., 1983, On estimators for the reduced second moment measure of point processes., *Operationsforschung und Statistik, series Statistics*, **14** : 63–71.
- OKSANEN, J. et MINCHIN, P., 2002, Continuum theory revisited : what shape are species responses along ecological gradients ?, *Ecological Modelling*, **157**(2-3) : 119–129.
- OKUDA, T., KACHI, N., YAP, S. K. et MANOKARAN, N., 1997, Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest - implications for regeneration and maintenance of species diversity, *Plant Ecology*, **131**(2) : 155–171.
- OLDEMAN, R., 1974, L'architecture de la forêt guyanaise, *Mémoire 73*, O.R.S.T.O.M.
- OLDEMAN, R., 1990, *Forests : elements of silvology*, Springer-Verlag, Berlin.
- OLDEMAN, R. et VAN DIJK, J., 1991, Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees, dans A. Gomez-Pompa, T. Whitmore et M. Hadley (Réd.), *Rain forest regeneration and management, Man and the biosphere series*, t. 6, p. 21–65, UNESCO and The Parthenon publishing group, Paris.
- PACALA, S. et ROUGHGARDEN, J., 1982, Spatial heterogeneity and interspecific competition, *Theoretical Population Biology*, **21** : 92–113.
- PALMER, M., 1994, Variation in Species Richness - Towards a Unification of Hypotheses, *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29**(4) : 511–530.
- PAROLIN, P., 2002, Life history and environment of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains, *Revista de Biologia Tropical*, **50**(2) : 531–545.
- PEARCE, D., PUTZ, F. et VANCLAY, J., 2003, Sustainable forestry in the tropics : panacea or folly ?, *Forest Ecology and Management*, **172** : 229–247.
- PELISSIER, R. et GOREAUD, F., 2001, A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation, *Journal of Vegetation Science*, **12** : 99–108.

- PENFOLD, G. et LAMB, D., 2002, A test of the hypothesis of ecological equivalence in an Australian subtropical rain forest, *Journal of Tropical Ecology*, **18** : 327–352.
- PENTTINEN, A., STOYAN, D. et HENTTONEN, H. M., 1992, Marked Point Processes in Forest Statistics, *Forest Science*, **38(4)** : 806–824.
- PHILLIPS, O., HALL, P., GENTRY, A., SAWYER, S. et VASQUEZ, R., 1994, Dynamics and species richness of tropical rain forests, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99** : 2805–2809.
- PHILLIPS, O., NUNEZ VARGAS, P., LORENZO MONTEAGUDO, A., PENALCRAZ, A., CHUSPE ZANS, M., GALIANO SANCHEZ, W., YLI HALLA, M. et ROSE, S., 2003, Habitat association among Amazonian tree species : a landscape-scale approach, *Journal of Ecology*, **91(5)** : 757–775.
- PICKETT, S. et WHITE, P., 1985, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics.*, New York.
- PINARD, M., HOWLETT, B. et DAVIDSON, D., 1996, Site conditions limit pioneer tree recruitment after logging of dipterocarp forests in Sabah, Malaysia, *Biotropica*, **28(1)** : 2–12.
- PITELKA, L., GARDNER, R., ASH, J., BERRY, S., GITAY, H., NOBLE, I., SAUNDERS, A., BRADSHAW, R., BRUBAKER, L., CLARK, J., DAVIS, M., SUGITA, S., DYER, J., HENGVELD, R., HOPE, G., HUNTLEY, B., KING, G., LAVOREL, S., MACK, R., MALANSON, G., MCGLONE, M., PRENTICE, I. et REJMANEK, M., 1997, Plant migration and climate change, *American Scientist*, **85(464-473)**.
- PÉLISSIER, R., DRAY, S. et SABATIER, D., 2002, Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints : an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis, *Plant Ecology*, **162** : 143–156.
- PLOTKIN, J., CHAVE, J. et ASHTON, P., 2002, Cluster Analysis of Spatial Patterns in Malaysian Tree Species, *The American Naturalist*, **160(5)** : 629–644.
- POMEL, S. et SALOMON, J.-N., 1998, *La Déforestation dans le Monde Tropical*, Presses Universitaires de Bordeaux, Talence.
- POORE, D., BURGESS, P., PALMER, J., RIETBERGEN, S. et SYNNOTT, T., 1989, *No timber without trees*, Earthscan Publications Ltd, London.
- POORTER, L. et ARETS, E., 2003, Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest : an evaluation of the light partitioning hypothesis, *Plant Ecology*, **166** : 295–306.
- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F. et WOLL, H., 2003, Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance, *Ecology*, **84(3)** : 602–608.
- PUIG, H., 2002, *La forêt tropicale humide*, Belin, Paris.
- PULLIAM, H., 2000, On the relationships between niche and distribution, *Ecology Letters*, **3** : 349–361.
- REES, M., 1993, Trade-offs among dispersal strategies in British plants, *Nature*, **366** : 150–152.
- REES, M., CONDIT, R., CRAWLEY, M., PACALA, S. et TILMAN, D., 2001, Long term studies of vegetation dynamics, *Science*, **293** : 650–655.
- RENNER, S. et RICKLEFS, R., 1995, Dioecy and its correlates in flowering plants, *American Journal of Botany*, **82(5)** : 596–606.
- RIBBENS, E., SILANDER, J. et PACALA, S., 1994, Seedling recruitment in forests : calibrating models to predict patterns of seedling dispersion, *Ecology*, **75(6)** : 1794–1806.
- RICE, R., SUGAL, C. et BOWLES, I., 1998, Sustainable Forest Management : a Review of the Current Conventional Wisdom, *Rap. tech.*, Conservation International.
- RICKLEFS, R., 1977, Environmental heterogeneity and plant species : a hypothesis, *American Naturalist*, **111** : 377–381.
- RICKLEFS, R., 2004, A comprehensive framework for global patterns in biodiversity, *Ecology Letters*, **7(1)** : 1–15.

-
- RIDOUT, M., DEMETRIO, C. et HINDE, J., 1998, Models for count data with many zeros, *dans International Biometric Conference*, Cape Town.
- RIÉRA, B., 1983, *Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise*, Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier.
- RIÉRA, B., PUIG, H. et LESCURE, J., 1990, La dynamique de la forêt naturelle, *Bois et Forêts des Tropiques*, **219** : 69–78.
- ROLLET, B., 1969, La régénération naturelle en forêt dense sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne, *Bois et Forêts des Tropiques*, **124** : 19–38.
- ROOSMALEN, M. v., 1985, *Fruits of the guianan flora.*, Institute of systematic Botany University, Utrecht.
- ROZDILSKY, I., CHAVE, J., LEVIN, S. et TILMAN, D., 2001, Towards a theoretical basis for ecosystem conservation, *Ecological Research*, **16**(5) : 983–995.
- RUSSO, S. et AUGSPURGER, C., 2004, Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*, *Ecology Letters*, **7**(11) : 1058–1067.
- SABATIER, D., 1983, *Fructification et dissémination en forêt guyanaise - L'exemple de quelques espèces ligneuses*, Doctorat de 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- SABATIER, D. et PREVOST, M.-F., 1989, Quelques données sur la composition et la diversité des peuplements forestiers de Guyane française, *Bois et Forêts des Tropiques*, **219** : 31–55.
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PRÉVOST, M.-F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. et CURMI, P., 1997, The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest, *Plant Ecology*, **131**(1) : 81–108.
- SAENZ, G. et GUARIGUATA, M., 2001, Demographic response of tree juveniles to reduced-impact logging in a Costa Rican montane forest, *Forest Ecology and Management.*, **140**(1) : 75–84.
- SALVADOR, D. v. E., BOGAERT, J., HECKE, P. v. et IMPENS, I., 1998, Influence of tree-fall orientation on canopy gap shape in an Ecuadorian rain forest, *Journal of Tropical Ecology*, **14**(6) : 865–869.
- SALVADOR, D. v. E., BOGAERT, J., ZAK MNACEK, V. et CEULEMANS, R., 2003, Sapling diversity in canopy gaps in an Ecuadorian rain forest, *Forest Science*, **49**(6) : 909–917.
- SCHMITT, L., 1989, Etude des peuplements naturels en forêt dense guyanaise. Compte-rendu de mise en application des traitements sylvicoles sur le dispositif de Paracou. Rapport interne., *Rap. tech.*, CTFT.
- SCHNEIDER, D., 2001, The Rise of the Concept of Scale in Ecology, *BioScience*, **51**(7) : 545–553.
- SCHNITZER, S. et CARSON, W., 2001, Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest, *Ecology*, **82**(4) : 913–919.
- SCHUPP, E. et FUENTES, M., 1995, Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology, *Ecoscience*, **2**(3) : 267–275.
- SEKRETENKO, O. et GAVRIKOV, V. L., 1998, Characterization of the tree spatial distribution in small plots using the pair correlation function., *Forest Ecology and Management*, **102**(2) : 113–120.
- SHEIL, D., 1999, Tropical forest diversity, environmental change and species augmentation : After the intermediate disturbance hypothesis, *Journal of Vegetation Science*, **10** : 851–860.
- SHEIL, D. et BURSLEM, D., 2003, Disturbing hypotheses in tropical forests, *Trends in Ecology and Evolution*, **18**(1) : 18–26.
- SHESKIN, D., 2004, *Handbook of parametric and nonparametric statistical procedures*, Boca Raton, Chapman & Hall/CRC.
- SHUGART, H., 1984, *A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models*, Springer Verlag, New York.

- SIST, P. et BROWN, N., 2004, Silvicultural intensification for tropical forest conservation : a response to Fredericksen and Putz, *Biodiversity and Conservation*, **13** : 2381–2385.
- SKATULLA, M., COELHO, L., GOTTSBERGER, G., LIEBEREI, R. et PREISINGER, H., 2000, Regeneration strategies of selected forest splant species in the central Amazon, dans R. Lieberei, H.-K. Bianchi, V. Boehm et C. Reisdorff (Réds.), *German-Brazilian Workshop on Neotropical Ecosystems - Achievements and prospects of cooperative research*, p. 347–348, GKSS-Gesthacht, Hamburg.
- SNYDER, R. et CHESSON, P., 2003, Local dispersal can facilitate coexistence in the presence of permanent spatial heterogeneity, *Ecology Letters*, **6** : 301–309.
- SPIEGELHALTER, D., BEST, N., CARLIN, B. et VAN DER LINDE, A., 2002, Bayesian measures of model complexity and fit (with discussion), *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **6** : 583–639.
- STOYAN, D. et STOYAN, H., 1994, *Fractals, random shapes, and point fields : methods of geometrical statistics*, Wiley, Chichester ; New York.
- STOYAN, D., BERTRAM, U. et WENDROCK, H., 1993, Estimation variances for estimators of product densities and pair correlation functions of planar point processes, *Annals of the Institute of Statistical Mathematics*, **45**(2) : 211–221.
- SVENNING, J., 2000, Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory, *Biotropica*, **32**(2) : 252–261.
- SVENNING, J.-C., 2001, Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador), *Journal of Tropical Ecology*, **17** : 97–113.
- SVENNING, J.-C. et WRIGHT, S., 2005, Seed limitation in a Panamanian forest, *Journal of Ecology*, **in press**.
- SWAINE, M. et BEER, T., 1977, Explosive seed dispersal in *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae), *New Phytologist*, **78** : 695–708.
- SWAINE, M. et WHITMORE, T., 1988, On the definition of ecological species groups in tropical rain forests, *Vegetatio*, **75** : 81–86.
- TER STEEGE, H. et HAMMOND, D., 2001, Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana, *Ecology*, **82**(11) : 3197–3212.
- TER STEEGE, H. et ZONDERVAN, G., 2000, A preliminary analysis of large scale inventory data of the Guiana shield, dans H. Ter Steege (Réd.), *Plant diversity in Guyana. With recommendations for a national prtected area strategy*, *Tropenbos Series*, t. 18, p. 35–54, The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- TER STEEGE, H., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN ANDEL, T., DUIVENVOORDEN, J., DE OLIVEIRA, A., EK, R., LILWAH, R., MAAS, P. et MORI, S., 2000, An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield, *Journal of Tropical Ecology*, **16** : 801–828.
- THOMAS, S., 1996, Relative size at maturity in rain forest trees : a comparative analysis of 37 Malaysian species, *Oikos*, **76** : 145–154.
- THUILLER, W., ARAUJO, M. et LAVOREL, S., 2003, Generalised Models versus Classification Tree Analysis : a comparative study for predicting spatial distributions of plant species at different scales, *Journal of Vegetation Science*, **14** : 669–680.
- TILMAN, D., 1985, The resource-ratio hypothesis of plant succession, *The American Naturalist*, **125** : 827–852.
- TILMAN, D., 1990, Constraints and tradeoffs : toward a predictive theory of competition and succession, *Oikos*, **58** : 3–15.
- TILMAN, D., 1999, Diversity by default, *Science*, **283** : 495–496.

-
- TILMAN, D. et PACALA, S., 1993, The maintenance of species richness in plant communities, *dans* R. Ricklefs et D. Schluet (Réd.), *Species diversity in ecological communities*, p. 13–25, University of Chicago press, Chicago.
- TILMAN, D., MAY, R., LEHMAN, C. et NOWAK, M., 1994, Habitat destruction and the extinction debt, *Nature*, **371(6492)** : 65–66.
- TRAISSAC, S., 2003, *Dynamique spatiale de Vouacapoua americana (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon 1.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN, K. et YLI, H., 2003, Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests, *Science*, **299** : 241–244.
- ULFT, L. V., 2004, *Regeneration in Natural and Logged Tropical Rain Forest. Modelling seed dispersal and regeneration of tropical trees in Guyana, Tropenbos-Guyana Series*, t. 12, Tropenbos International, Georgetown.
- URIARTE, M., CONDIT, R., CANHAM, C. et HUBBELL, S., 2004, A spatially explicit model of sapling growth in a tropical forest : does the identity of neighbours matter?, *Journal of Ecology*, **92(2)** : 348–360.
- VALENCIA, R., FOSTER, R., VILLA, G., CONDIT, R., SVENNING, J., HERNANDEZ, C., ROMOLE-ROUX, K., LOSOS, E., MAGARD, E. et BALSLEV, H., 2004, Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon : large forest plot in eastern Ecuador, *Journal of Ecology Oxford*, **92(2)** : 214–229.
- VAMOSI, J., OTTO, S. et BARRETT, S., 2003, Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms, *Journal of Evolutionary Biology*, **16(5)** : 1006–1017.
- WALKER, B., 1992, Biodiversity and ecological redundancy, *Conservation Biology*, **6(1)** : 18–23.
- WALTER, J. et TORQUEBIAU, E., 2000, The computation of forest leaf area index on slope using fish-eye sensors, *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Serie III, Sciences de la Vie*, **323(9)** : 801–813.
- WANG, B. et SMITH, T., 2002, Closing the seed dispersal loop, *Trends in Ecology and Evolution*, **17(8)** : 379–385.
- WEBB, C. et PEART, D., 1999, Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees, *Ecology*, **80(6)** : 2006–2017.
- WEBB, C. et PEART, D., 2000, Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest, *Journal of Ecology*, **88(3)** : 464–478.
- WEBB, C. et PEART, D., 2001, High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest : theoretical and conservations implications, *Ecology Letters*, **4** : 491–499.
- WEHNCKE, E. V., HUBBELL, S. P., FOSTER, R. B. et DALLING, J. W., 2003, Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys : implications for the dispersal limitation of neotropical tree species, *Journal of Ecology*, **91(4)** : 677–685.
- WENNY, D., 1999, Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica, *Journal of Tropical Ecology*, **15** : 481–496.
- WESTOBY, M., 1998, A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme, *Plant and Soil*, **199** : 213–227.
- WESTOBY, M., JURADO, E. et LEISHMAN, M., 1992, Comparative evolutionary ecology of seed size, *Trends in Ecology and Evolution*, **7** : 368–372.
- WESTOBY, M., LEISHMAN, M. et LORD, J., 1996, Comparative ecology of seed size and dispersal, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **351** : 1309–1318.
- WESTOBY, M., FALSTER, D., MOLES, A., VESK, P. et WRIGHT, I., 2002, Plant ecological strategies : some leading dimensions of variation between species, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33** : 125–159.

Bibliographie

- WHITE, P. et JENTSCH, A., 2001, The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics, *Progress in Botany*, **62** : 339–449.
- WHITE, P. et PICKETT, S., 1985, Natural disturbance and patch dynamics : an introduction, dans S. Pickett et P. White (Réd.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, t. 3-13, Academic Press, New York.
- WHITMORE, T., 1996, A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry, dans M. Swaine (Réd.), *The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings, Man and the Biosphere*, t. 17, p. 3–39, UNESCO Paris & The Parthenon Publishing Group, Paris.
- WIEGAND, T. et MOLONEY, K., 2004, Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology, *Oikos*, **104**(2) : 209–229.
- WIKLE, C., 2003, Hierarchical Bayesian Models for Predicting the Spread of Ecological Processes, *Ecology*, **84** : 1382–1394.
- WILLSON, M. et TRAVESET, A., 2001, The Ecology of Seed Dispersal, dans M. Fenner (Réd.), *Seeds : The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, p. 424, CABI Publishing.
- WILSON, J., 1990, Mechanisms of species coexistence : twelve explanations for Hutchinson's "paradox of the plankton" : evidence from New Zealand plant communities, *New Zealand Journal of Ecology*, **13** : 17–42.
- WIRTH, R., WEBER, B. et RYEL, R., 2001, Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest, *Acta Oecologica*, **22** : 235–244.
- WRIGHT, S., 2001, Plant diversity in tropical forest : a review of mechanisms of species coexistence, *Oecologia*, **130** : 1–14.
- WRIGHT, S., JARAMILLO, M., PAVON, J., CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 2005, Reproductive size thresholds in tropical trees : variation among individuals species and forests., *Journal of Tropical Ecology*, **21** : 307–315.
- ZOBEL, M., 1997, The relative role of species pool in determining plant species richness : an alternative explanation of species coexistence, *Trends in Ecology and Evolution*, **12**(7) : 266–269.

Glossaire

Biocénose (*biocenosis*) :

Ensemble des animaux et des végétaux vivant dans les mêmes conditions de milieu et dans un espace donné.

Biotope (*biotope*) :

Milieu physique délimité servant de support aux espèces de la biocénose. Aire géographique restreinte caractérisée par des conditions écologiques données. Le *biotope* héberge une biocénose tandis que l'*habitat* héberge une espèce.

Communauté (*community*) :

Ensemble d'espèces en interaction occupant un milieu particulier et organisé en réseaux trophiques. Association d'espèces interdépendantes. Au sens strict, synonyme de biocénose. Dans la pratique, souvent utilisé dans un sens plus large pour désigner des sous-ensembles structuraux et/ou fonctionnels de la biocénose. Ex. : communauté des arbres, des disperseurs.

Compétition (*competition*) :

Interaction intra- ou interspécifique au détriment d'un des acteurs résultant du besoin commun d'une ressource limitée.

Dissémination (*dissemination*) :

Processus par lequel les diaspores contenant les génomes des générations suivantes sont dispersées dans l'espace à partir des arbres reproducteurs. On parle de dissémination au niveau de l'espèce et de *dispersion* pour le pollen ou les graines.

Etablissement (*establishment*) :

Succès de survie d'un individu à un stade donné. S'emploie plus spécifiquement pour l'acquisition de l'autotrophie d'une plante issue d'une graine.

Limitation :

- *du recrutement (recruitment limitation)* : Pour une espèce, échec de son installation dans un site favorable à sa croissance et sa survie (Hurt et Pacala, 1995).
- *de la dispersion (dispersal limitation)* :

échec de la dispersion d'une espèce dans un site favorable à sa croissance et sa survie.

Niche écologique (*ecological niche*) :

Ensemble des besoins d'une espèce et des relations entretenues avec la communauté dont elle fait partie.

Peuplement (*stand*) :

Ensemble des espèces animales ou végétales vivant dans un endroit donné. Ensemble des individus occupant une surface déterminée. Employé dans le mémoire pour désigner les arbres >10 cm DBH.

Perturbation (*disturbance*) :

Événement relativement discret dans le temps altérant la structure d'un écosystème, d'une communauté ou d'une population et modifiant les ressources, la disponibilité du substrat ou le milieu physique (White et Pickett, 1985). Le terme anglais de *perturbation* fait référence aux conséquences de la perturbation (destruction de biomasse, ...).

Population (*population*) :

Ensemble d'organismes d'une même espèce présentant des caractéristiques propres et présent sur un territoire déterminé.

Recrutement (*recruitment*) :

Processus par lequel des individus sont ajoutés à une population, par reproduction ou migration. En foresterie, entrée d'arbres dans une catégorie particulière : par exemple passage au-dessus d'un diamètre de précomptage (10 cm DBH à Paracou).

Régénération (*regeneration*) :

Ensemble des processus par lesquels une espèce se reproduit (sens dynamique). Ensemble d'individus d'un stade de développement précoce présents à un moment donné (sens statique, Rollet, 1969).

Stratégie (*strategy*) :

Ensemble de moyens développés par une espèce pour occuper l'espace disponible au maximum et ainsi préserver son génotype (Hallé et al., 1978). Manière dont une espèce maintient une population (Wes-toby, 1998). Combinaison de traits caractérisant une espèce (Loehle, 2000).

Succession écologique (*ecological succession*) :

Processus par lequel des communautés d'espèces végétales et animales sont remplacées à une échelle donnée par une série de communautés différentes.

Syndrome (*syndrom*) :

Association récurrente de traits co-sélectionnés (Lavorel et al., 1997).

Trait (*trait*) :

Caractère biologique d'un organisme ou d'une espèce soumis à sélection. Un trait peut être morphologique, écophysiological, biochimique, démographique ou phénologique. On distingue les traits facilement mesurables (*soft traits*, Hodgson et al., 1999, ex. : taille des feuilles, des graines), des traits « intégrateurs » plus difficiles à quantifier (*hard traits*, ex. : taux de croissance, ou fécondité). La valeur d'un trait est un **attribut**.

- *fonctionnel* : caractère biologique pour lequel existe une relation entre *phénotype* et *fonction*, impliqué dans la réponse de l'organisme à l'environnement et/ou son effet sur le fonctionnement de l'écosystème.

Tempérament (*temperament*) :

Ensemble des réactions de croissance et de développement des arbres d'une espèce à leur environnement lumineux au cours du développement (Oldeman et Van Dijk, 1991, voir fig. 3, p.14).

Table des figures

1	Déforestation et pauvreté	2	4.1	Simulation de répartitions par translation toroïdale	85
2	Cycle de la régénération	3	4.2	Propriétés de second ordre des structures spatiales	86
3	Tempéraments des arbres	14	4.3	Exemples de structures spatiales en peuplement témoin	92
4	Filtres précoces du recrutement	17	4.4	Analyse des répartitions de juvéniles en parcelle témoin et traitée	94
5	Modèles théoriques de recrutement	19	4.5	Relations entre répartition, traitement et caractéristiques biologiques	95
1.1	Climat à Paracou	27	5.1	Importance des données nulles dans la densité locale	111
1.2	Cartes de la zone de Paracou et du dispositif	29	5.2	Définition du voisinage dans le modèle CAR	114
1.3	Carte de la zone d'étude (bloc Sud)	30	5.3	Paramètres des modèles ZIP calibrés chez deux espèces	119
1.4	<i>Euterpe oleracea</i>	31	5.4	Courbes d'installation en fonction de la distance au plus proche adulte	121
1.5	<i>Rapatea paludosa</i>	32	5.5	Réponse de la densité locale à deux gradients environnementaux chez deux espèces	125
1.6	Altitude, pente et bas-fonds	32	A.1	Régions forestières du Bouclier Guyanais	168
1.7	Photographie hémisphérique et profil de trouées associé	34	A.2	Carte de la Guyane	170
1.8	Analyse de la distribution diamétrique du peuplement	36	A.3	Géologie de la Guyane	171
1.9	Distribution diamétrique et traitements	38	A.4	Bas-fonds, pistes de débardage et dégâts d'abattage sur le bloc Sud	172
1.10	Structure de la canopée et perturbation	40		Carte de répartition des espèces	173
1.11	Relations entre variables de milieu	42	A.5	<i>O.asbeckii</i> et <i>G.hexapetala</i>	174
2.1	Classifications et traits	48	A.6	<i>L.persistens</i> et <i>P.schomburgkiana</i>	175
2.2	Morphologie des diaspores	54	A.7	<i>B.prouacensis</i> et <i>S.rubra</i>	176
2.3	Tolérance à l'ombre et des modes de dispersion	57	A.8	<i>L.alba</i> et <i>P.cochlearia</i>	177
2.4	Relations entre traits quantitatifs	58	A.9	<i>E.falcata</i> et <i>Q.rosea</i>	178
3.1	Classes démographiques et bas-fonds	68			
3.2	Classes démographiques et pistes de débardage	75			
3.3	Classes démographiques et dégâts d'abattage	76			

Table des figures

A.10 <i>E.grandiflora</i> et <i>D.guianensis</i> . . .	179	A.14 Spectres de réflexion	183
A.11 <i>C.procera</i> et <i>V.michelii</i>	180	A.15 Variables <i>Ikonos</i> et milieux perturbés	185
A.12 <i>T.melinonii</i>	181	A.16 Corrélations entre variables <i>Ikonos</i> et de photographie hémisphérique .	185
A.13 Absorption des longueurs d'onde et spectres énergétiques	183	A.17 Distributions des variables de mi- lieu le long de deux gradients . . .	201

Liste des tableaux

1.1	Résumé des variables de structure de la canopée	34	4.3	Interactions juvéniles–adultes	90
1.2	Pourcentage de pistes de débardage et de dégâts d’abattage par parcelle	39	4.4	Comparaison des caractéristiques spatiales aux hypothèses	97
2.1	Classification d’espèces d’après les travaux réalisés à Paracou	47	5.1	Pourcentage d’occupation des placettes	105
2.2	Présentation des espèces sélectionnées	49	5.2	Comparaison des variables de population en présence–absence	106
2.3	Traits spécifiques de taille et de croissance	50	5.3	Résumé des variables de population en présence–absence	107
2.4	Traits spécifiques liés à la dispersion	53	5.4	Comparaison des variables de milieu en présence–absence	108
2.5	Définition des DBH à maturité	56	5.5	Résumé des modèles logistiques (présence–absence)	117
3.1	Effectifs des jeunes stades inventoriés	61	5.6	Résumé des modèles de densité locale	118
3.2	Définition des classes démographiques	63	5.7	Effets des variables de population dans les modèles de densité	122
3.3	Ratios juvéniles/adultes	65	5.8	Réponse des espèces à deux gradients environnementaux	124
3.4	Effectifs des populations par habitat	66	A.1	Gamme des longueurs d’onde (λ) et résolution des canaux <i>lkonos</i>	183
3.5	Test d’indépendance par rapport aux bas-fonds	67	A.2	Résumé des valeurs des variables <i>lkonos</i>	184
3.6	Test d’indépendance par rapport aux milieux perturbés	70	A.3	Tree numbers in disturbed and undisturbed areas per plot	191
3.7	Typologie des espèces d’après Colinet, 1997	72	A.5	Effectif des stades avancés et des populations totales	194
4.1	Hypothèses sur la répartition des juvéniles en parcelle témoin	81	A.6	Effectif et pourcentage des stades juvénile et adulte	195
4.2	Résumé des répartitions spatiales en parcelle témoin	88			



Compléments

A.1 Présentation de la Guyane française

Bordant l'océan Atlantique entre Brésil et Surinam, la Guyane française fait partie de l'ensemble géologique du Plateau des Guyanes, complexe de formations cristallines d'âge précambrien (granites et roches métamorphiques, voir carte géologique en annexe, p.171). La partie septentrionale de la Guyane est une plaine côtière, les « Terres Basses », qui s'étend à l'Est vers le delta de l'Amazone au Brésil, et à l'Ouest vers celui de l'Orénoque au Venezuela. La Guyane méridionale est un ensemble relativement plus varié où quelques massifs anciens, culminant à 830 m au mont Itoupé, dominent une pé-néplaine dont l'altitude ne dépasse pas 250 m au niveau des interfluves (Filleron et al., 2003, voir carte p.170). Le climat et la nature des roches du sous-sol de cette région ont conduit à la formation d'un relief principalement de collines¹. Ce modelé aux formes convexes, parfois en « demi-oranges », présente une dénivellation locale ne dépassant pas 40 mètres (Filleron et al., 2003). Les inselbergs, reliques de massifs granitiques aux allures de dos d'éléphants, surplombent la plaine environnante.

Située entre 2 et 6° de latitude, la Guyane subit un climat équatorial sous l'influence de la zone de convergence intertropicale (ZCIT). Les alizés, vents permanents de la ZCIT, transportent l'humidité de l'océan Atlantique d'Est en Ouest. En conséquence, les précipitations annuelles augmentent d'Est en Ouest et du Nord au Sud en Guyane (carte p.170). Les oscillations de la ZCIT déterminent deux saisons marquées : de Août à Novembre, une saison sèche (déplacement de la ZCIT vers le Nord), de Novembre à Juillet une saison humide (déplacement de la ZCIT vers le Sud) interrompue par une

¹Les noms locaux font référence à des montagnes, mais tout est relatif.

courte période de baisse des précipitations entre Mars et Avril.

La Guyane est couverte par le plus important massif forestier français (80 000 km²), qui ne représente qu'1% de la forêt voisine du bassin amazonien. Soixante-huit familles botaniques d'arbres ont été recensées dans le département (Sabatier et Prevost, 1989). Dix familles rassemblent plus de 75% des arbres à l'échelle du plateau des Guyanes (*Caesalpiniaceae*, *Lecythidaceae*, *Papilionaceae*, *Sapotaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Lauraceae*, *Mimosaceae*, *Apocynaceae*, *Burseraceae*, *Bombacaceae*, Ter Steege et al., 2000), et 44% des espèces en Guyane française (Sabatier et Prevost, 1989). Les familles des *Annonaceae*, *Euphorbiaceae*, *Melastomataceae*, *Moraceae* et *Myrtaceae* sont également bien représentées en Guyane. Trois grands ensembles sont distingués (Sabatier et Prevost, 1989) (figure A.1). Dans ce schéma général, il existe une très grande variabilité de formations forestières en fonction d'influences édaphiques, climatiques et historiques locales (Sabatier et Prevost, 1989). Les *forêts de la pénéplaine* intérieure sont les plus diverses. L'abondance des différentes familles est très variable dans ces forêts, mais deux faciès principaux existent selon l'abondance locale des *Caesalpiniaceae* et *Burseraceae* (Sabatier et Prevost, 1989).

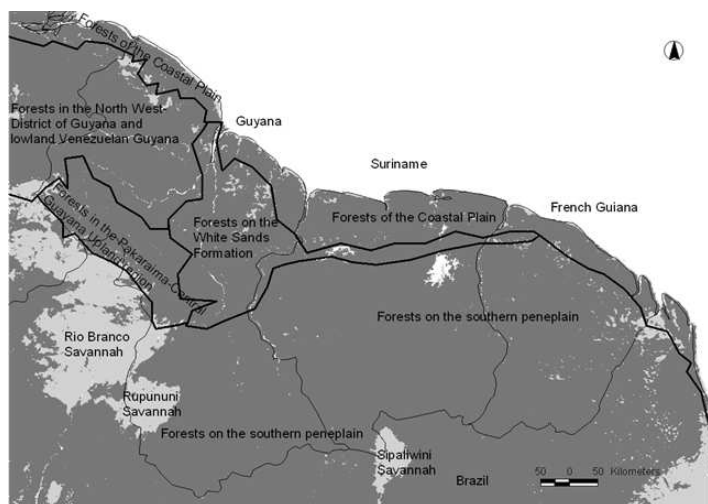


FIG. A.1. Régions forestières du Bouclier Guyanais. En gris foncé, zones de forêt, en gris clair, zone de couvert non forestier (source : Ter Steege et Zondervan (Plant Diversity in Guyana, p.39 2000))

Les *forêts de la plaine côtière* (figure A.1) sont sous l'influence de sols mal drainés, parfois inondés, et d'une sédimentation (alluviale et marine) croissante en direction du rivage (Ter Steege et Zondervan, 2000). Les *forêts sur sables blancs* abritent une diversité spécifique moins élevée. Elles sont dominées localement par quelques espèces des genres *Eperua*, *Virola*, *Dicorynia*, *Iryanthera*. Le littoral est localement bordé de forêts de mangroves à *Avicennia* (*Verbenaceae*), à *Euterpe* (*Areaceae*) et *Pterocarpus* (*Fabaceae*)

vers l'intérieur. Les zones sur sables blancs, souvent parcourues par des criques², sont abondamment peuplées par les palmiers *Jessenia bataua*, et *Mauritia flexuosa*.

La forêt tropicale guyanaise fait aujourd'hui l'objet d'une exploitation pour la production de bois-d'œuvre. L'exploitation concerne des parcelles forestières délimitées et aménagées par l'Office National des Forêts (ONF) dans la bande côtière. L'intensité de l'exploitation y est faible (6 m³/ha) en comparaison avec d'autres pays de la zone (15 m³/ha au Surinam, Brésil, Bruneaux et Demenois, 2003) ou d'Asie tropicale (33 m³/ha en moyenne, FAO, 1993). En Guyane, la production annuelle est de 65 000 m³ dont les

²cours d'eau dans la toponymie locale

deux-tiers sont fournis par quatre espèces ([Bruneaux et Demenois, 2003](#)) : Angélique (*Dicorynia guianensis*), Gonfolo rose (*Qualea rosea*), Grignon franc (*Sextonia rubra*), et Amarante (*Peltogyne venosa*). L'exploitation est cependant variable dans l'espace, et donc les impacts sur les peuplements le sont également. La prise en compte de cette variabilité et de ces conséquences a motivé la mise en place du dispositif expérimental de Paracou au début des années 1980 ([Gourlet-Fleury et al., 2004b](#))

A.2 Cartes

A.2.1 Guyane : géographie physique et géologie

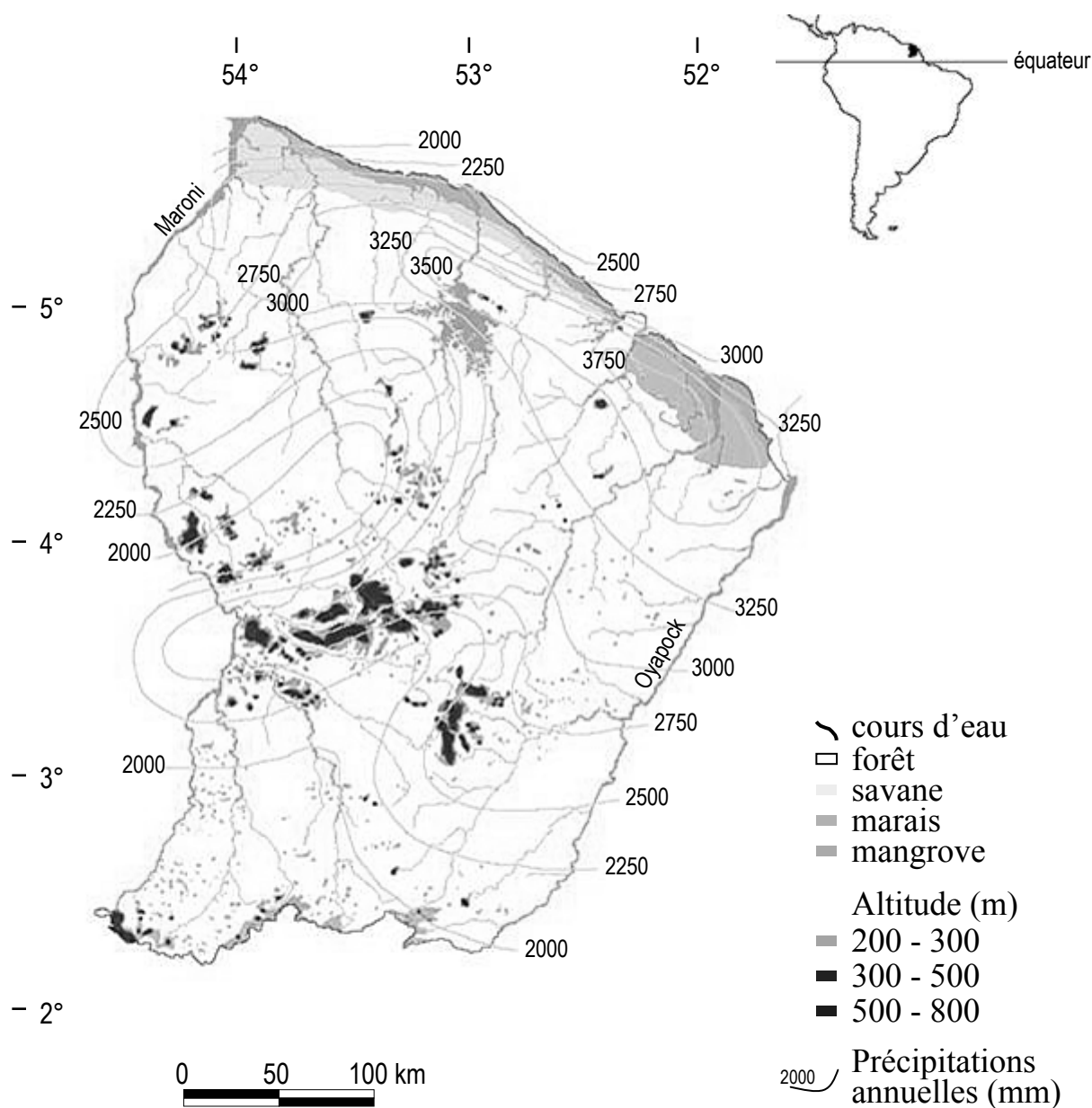


FIG. A.2. Carte physique de la Guyane

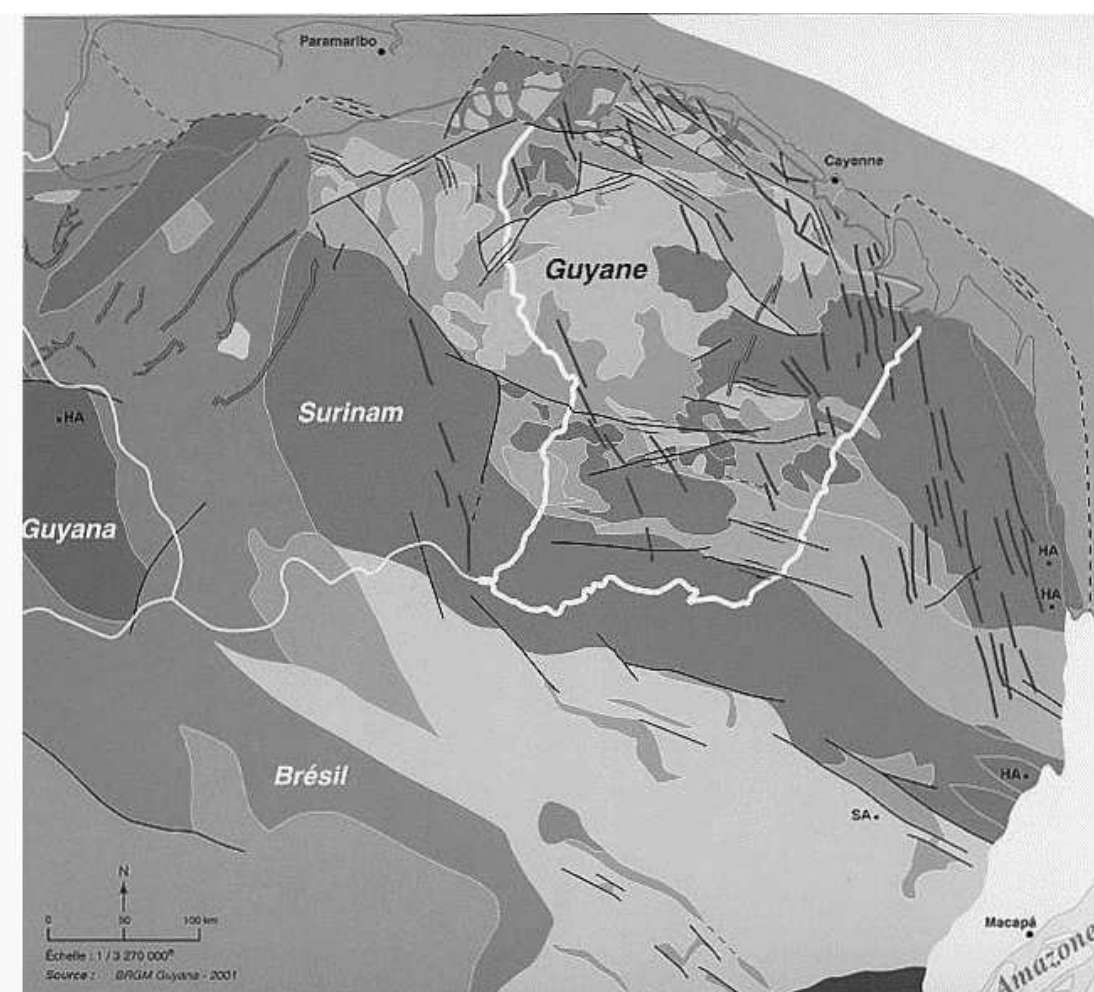


SCHÉMA STRUCTURAL ET UNITÉS LITHOLOGIQUES

Cénozoïque

- Couverture sédimentaire à terre (bassin de l'Amazonie)
- Limite de la couverture sédimentaire à terre (hors bassin de l'Amazonie)

Mésozoïque

- Dolérite "Apatoe"

Paléozoïque

- Couverture nord-amazonienne

Néoprotérozoïque

- Dolérite "Tampok"

Paléo à Mésoprotérozoïque

- Dolérite "Contié" / "Avanavero"
- Grès "Roraima"

Événement tectono-métamorphique et magmatique fini - à post-transamazonien (2,0 - 1,97 Ga (1))

- Granulites et migmatites
- Complexe plutonovolcanique "Uatumã"
- 1) Plutonisme granitique (granites à deux micas, leucogranites)
- 2) Volcanisme acide et plutonisme hypovolcanique associé

(1) Ga = Giga année ou 10⁹ années

Événement tectono-métamorphique et magmatique transamazonien (2,2 - 2,05 Ga)

- Granulites tardi-transamazoniennes (2,05 Ga)
- Plutonisme granitique, pro parte magnésio-potassique (2,1 - 2,06 Ga)
- Plutonisme tonalitique d'arc juvénile
- Méso-transamazonien (2,15 - 2,13 Ga)
- 1 - Gabbros
- Éco-transamazonien (2,18 - 2,16 Ga)
- Magmatisme tholéitique en domaine océanique (environ 2,2 Ga)
- Série détritique synchrone de la tectonique transcurrente senestre (pull apart)
- Ceinture de roches vertes
- 2 - Formations volcano-sédimentaires métamorphisées au contact des intrusions éco-transamazoniennes et méso-transamazoniennes
- 1 - pression intermédiaire
- 2 - pression basse à intermédiaire

Mésoproterozoïque

- SA - Socle archéen daté
- HA - Composante archéenne hâtive (3,0 Ga) au sein du magmatisme transamazonien
- Socle archéen (environ 3,0 Ga) déformé au transamazonien



- 1 - Zone de cisaillement senestre transamazonienne
- 2 - Zone de cisaillement dextre transamazonienne
- 3 - Faille normale tardi-transamazonienne

FIG. A.3. Carte géologique de la Guyane

A.2.2 Carte du Bloc Sud

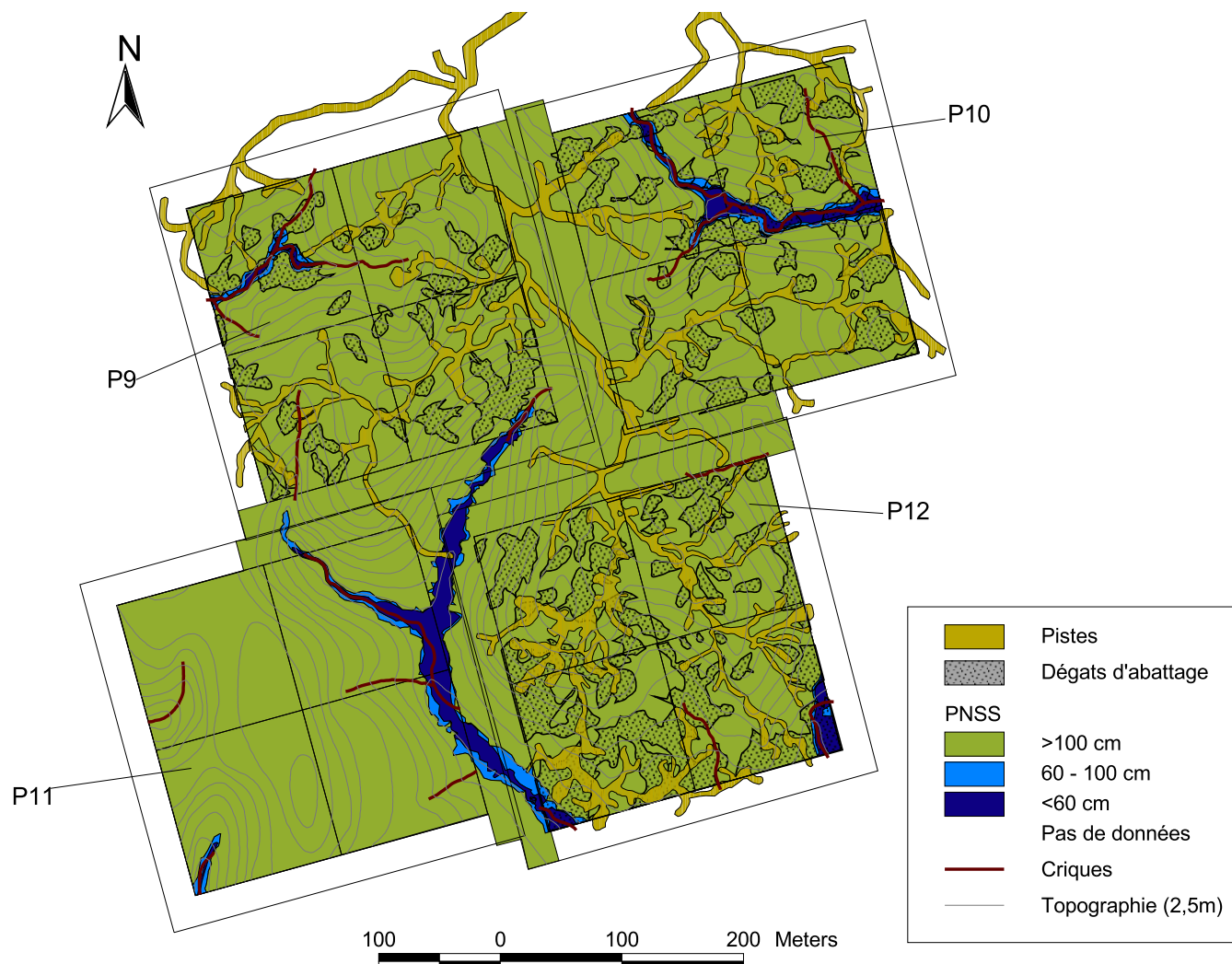


FIG. A.4. Carte du bloc Sud montrant la topographie du bloc Sud, la position des bas-fonds (PNSS < 100 cm, Profondeur de Nappe en Saison Sèche), des pistes de débardage et des zones de dégâts d'abattage. Les criques ne sont représentées que dans les carrés centraux des parcelles.

A.2.3 Cartes de répartition des espèces sur le Bloc Sud

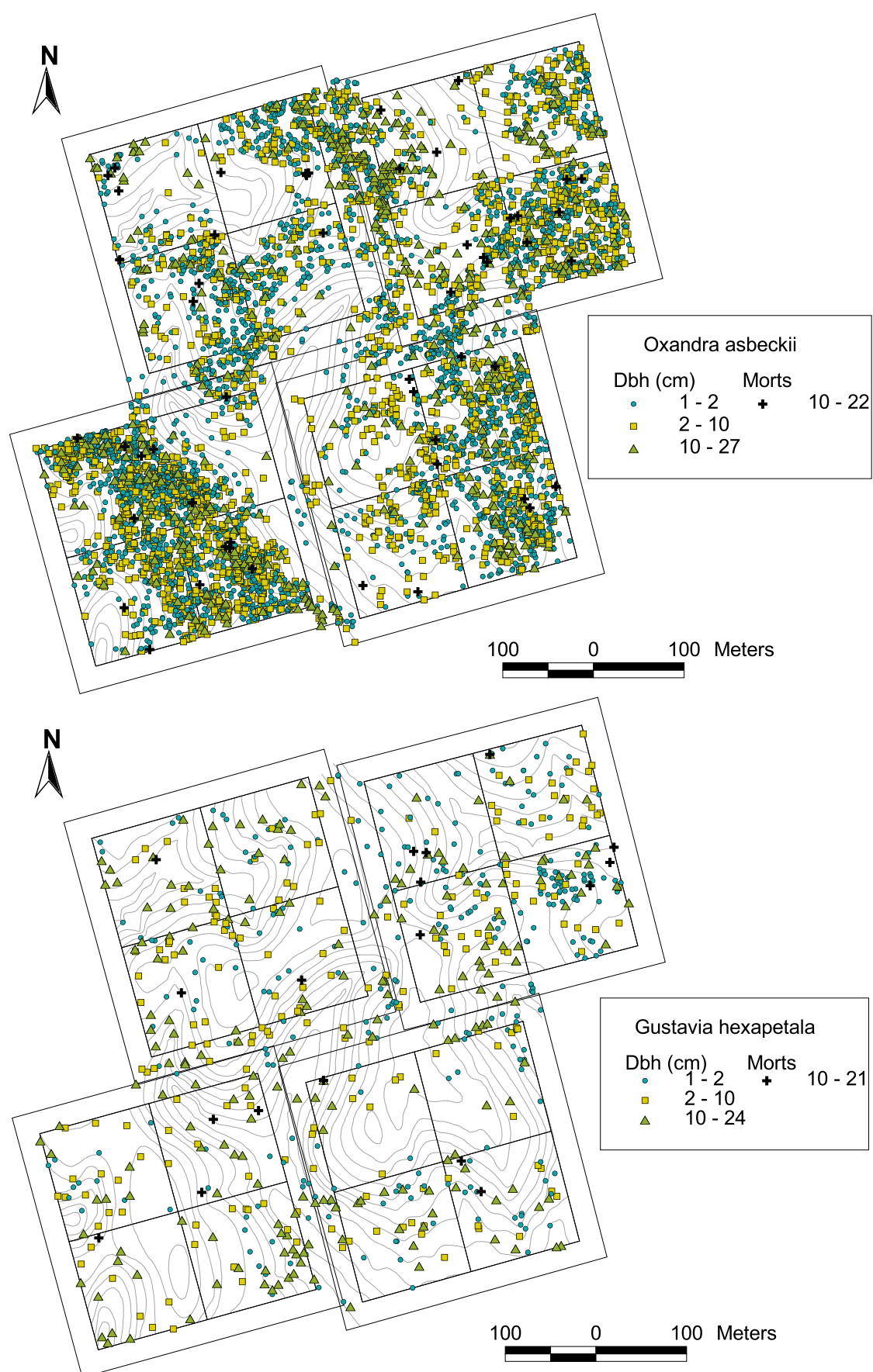
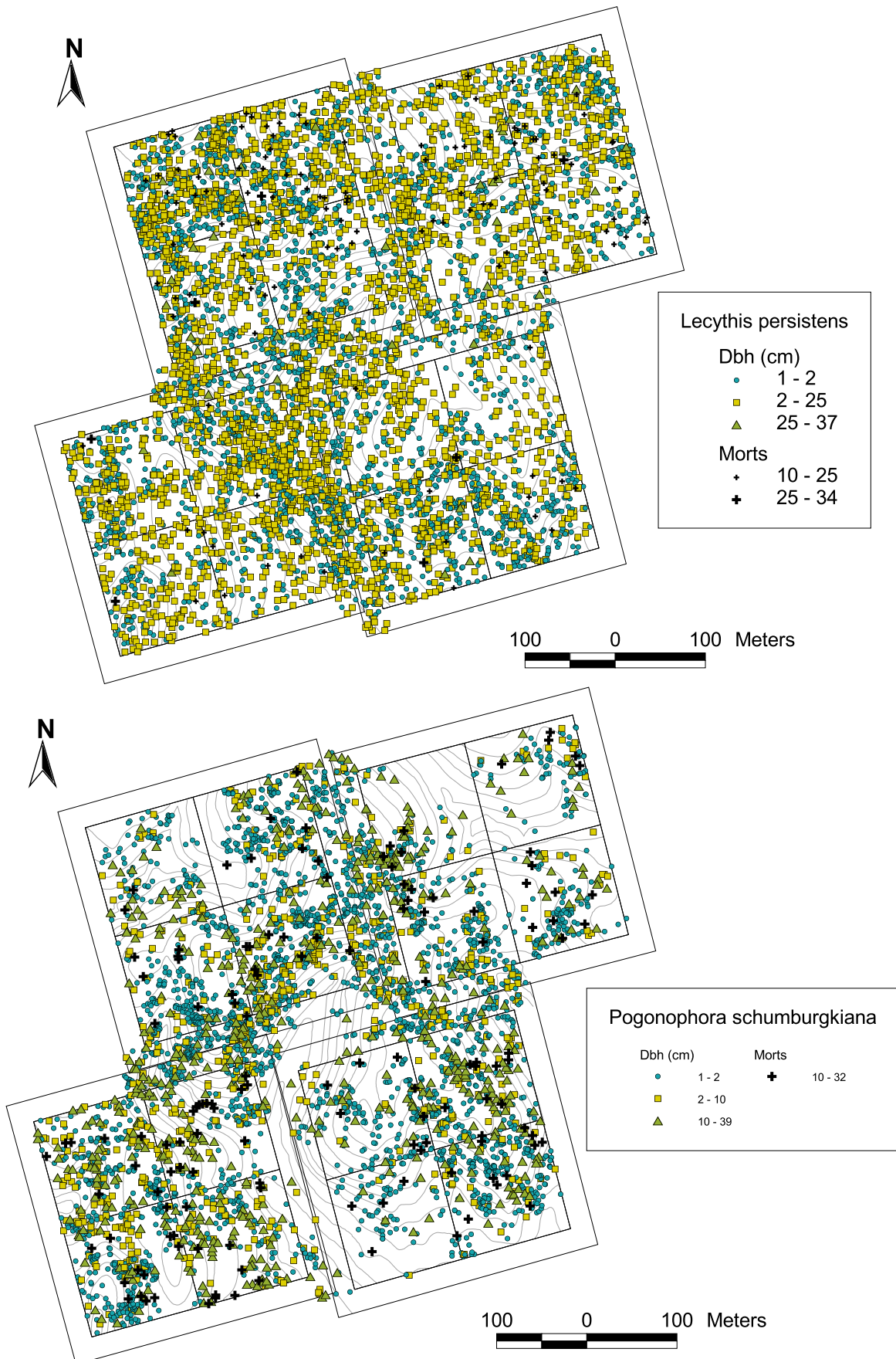


FIG. A.5. *O.asbeckii* et *G.hexapetala*

FIG. A.6. *L.persistens* et *P.schomburgkiana*

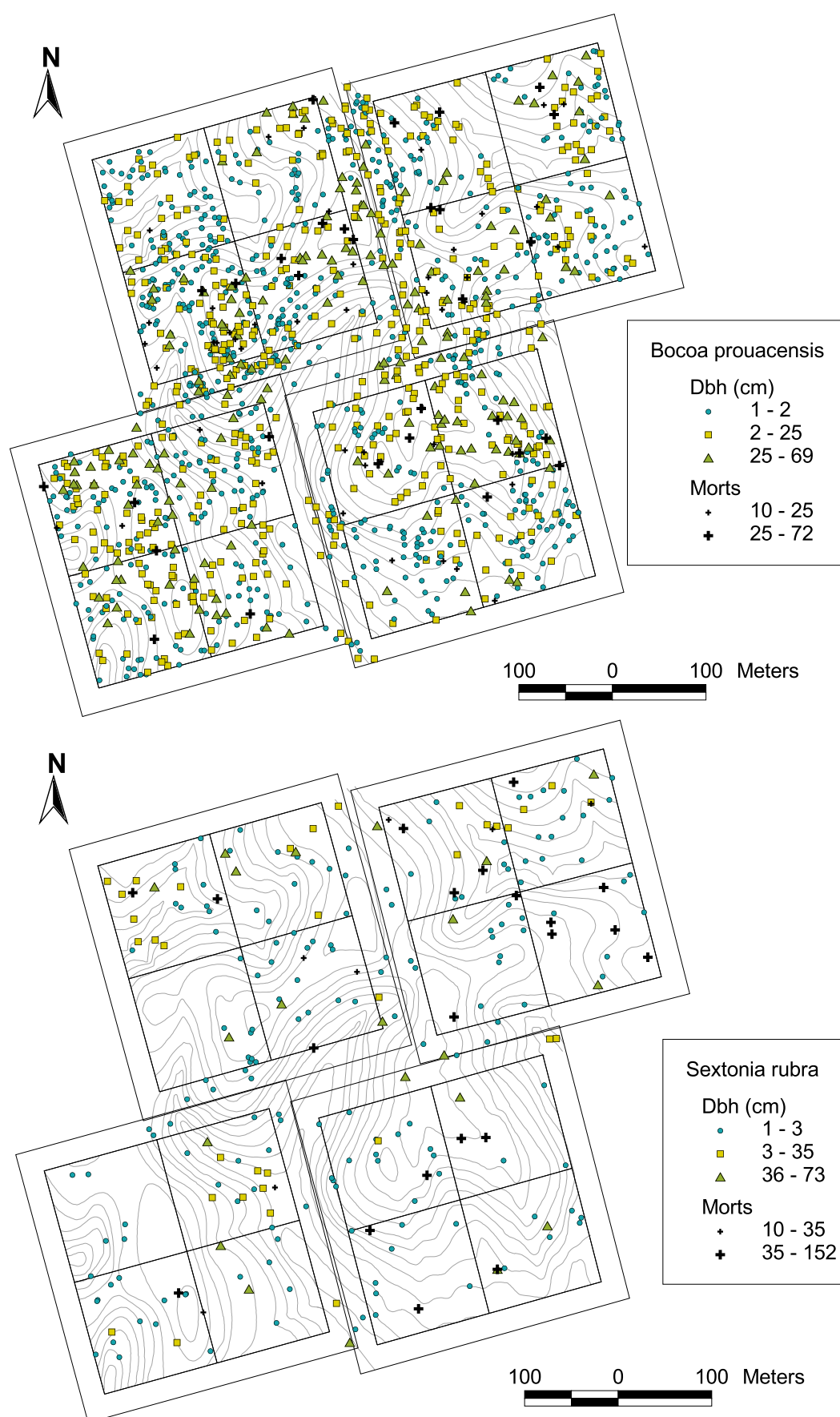
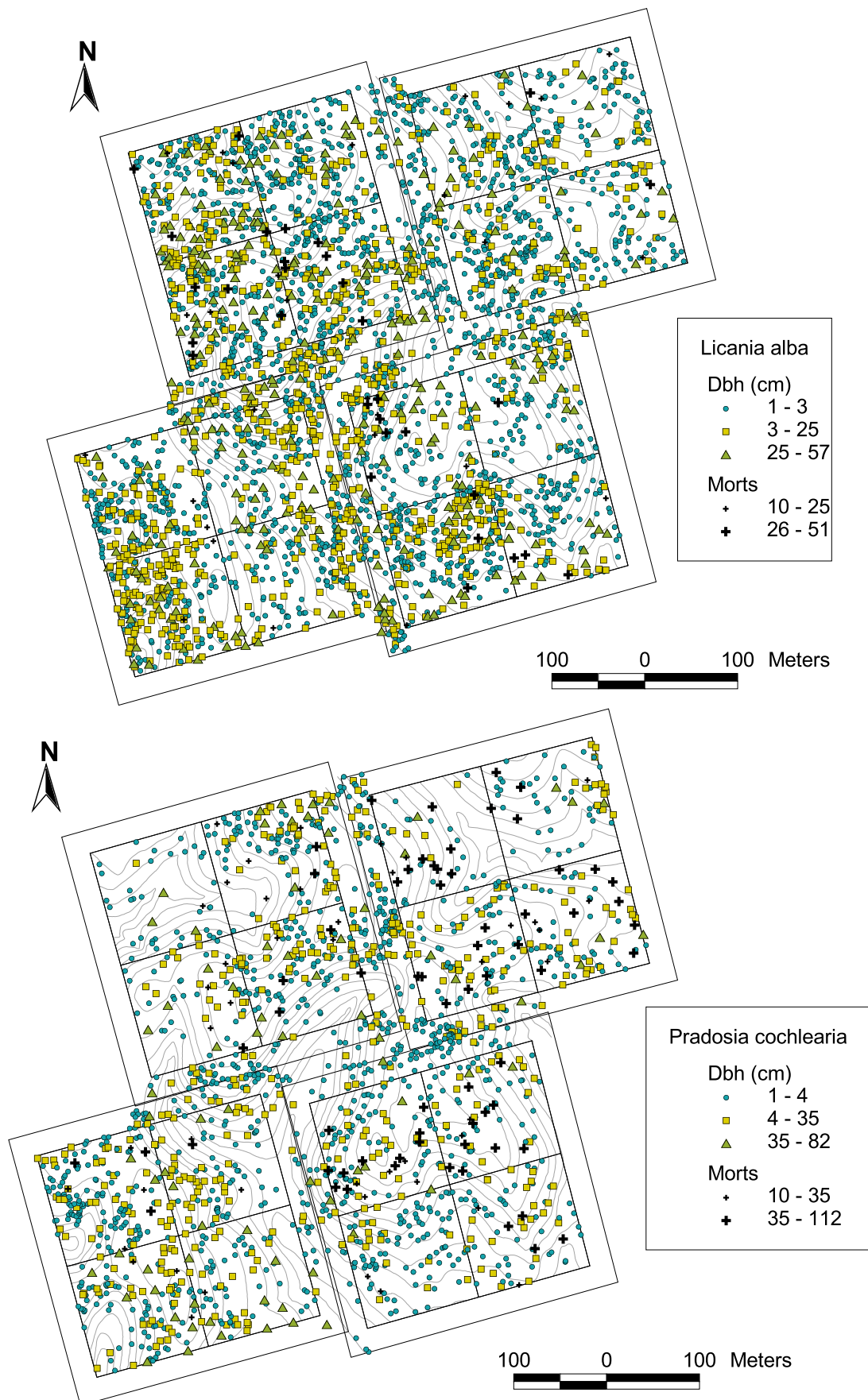


FIG. A.7. *B.prouacensis* et *S.rubra*

FIG. A.8. *L.alba* et *P.cochlearia*

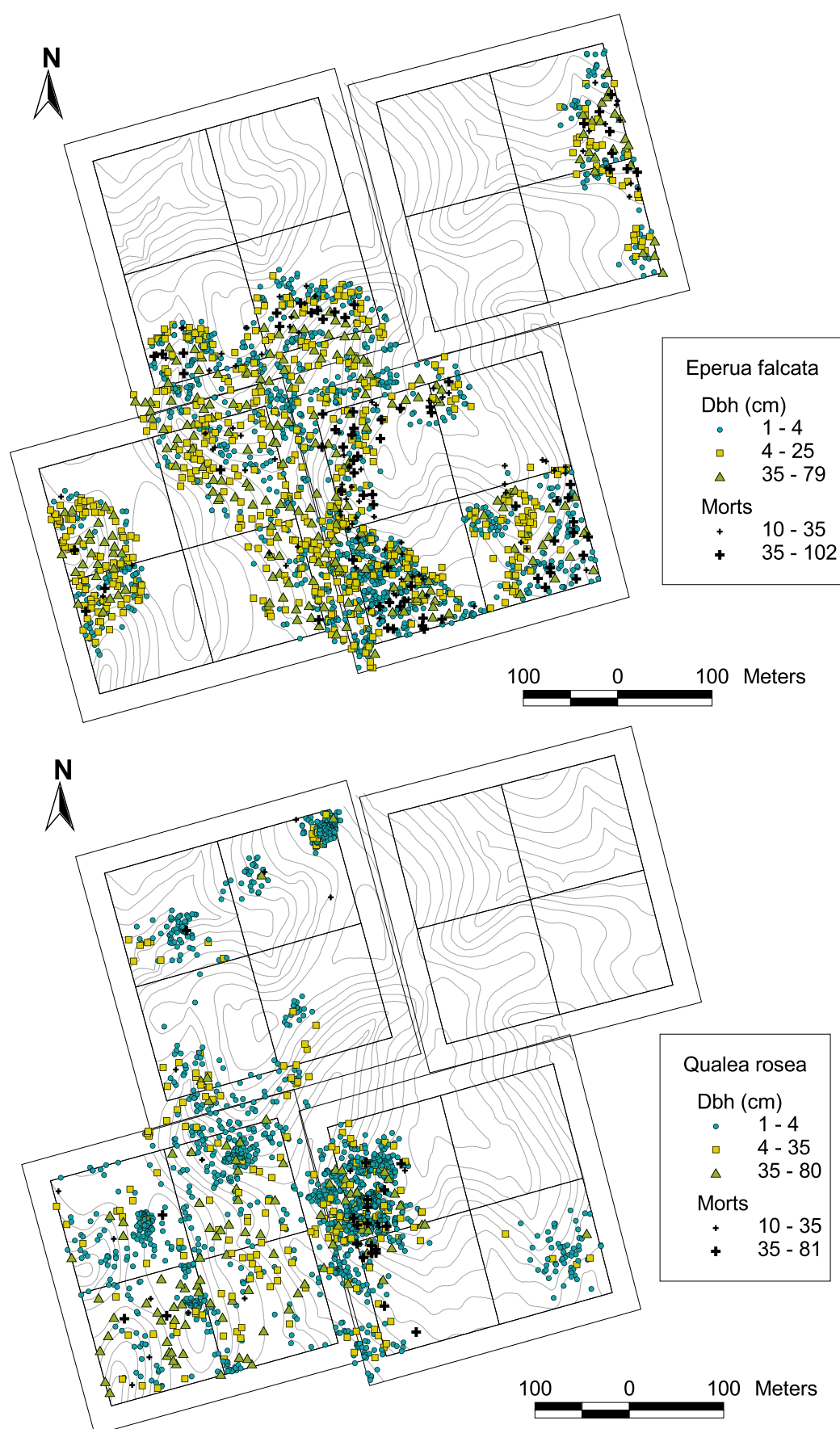
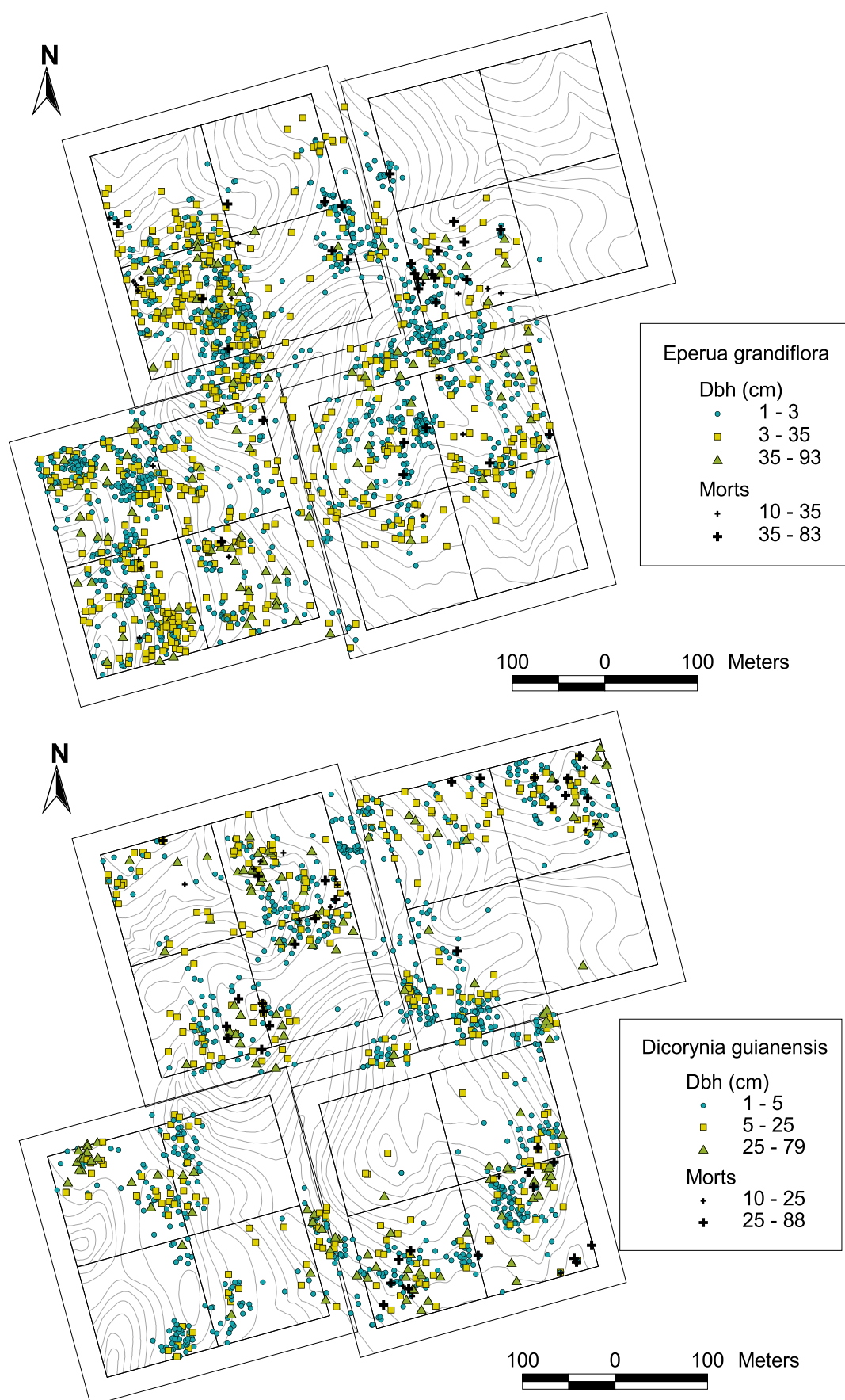


FIG. A.9. *E.falcata* et *Q.rosea*

FIG. A.10. *E.grandiflora* et *D.guianensis*

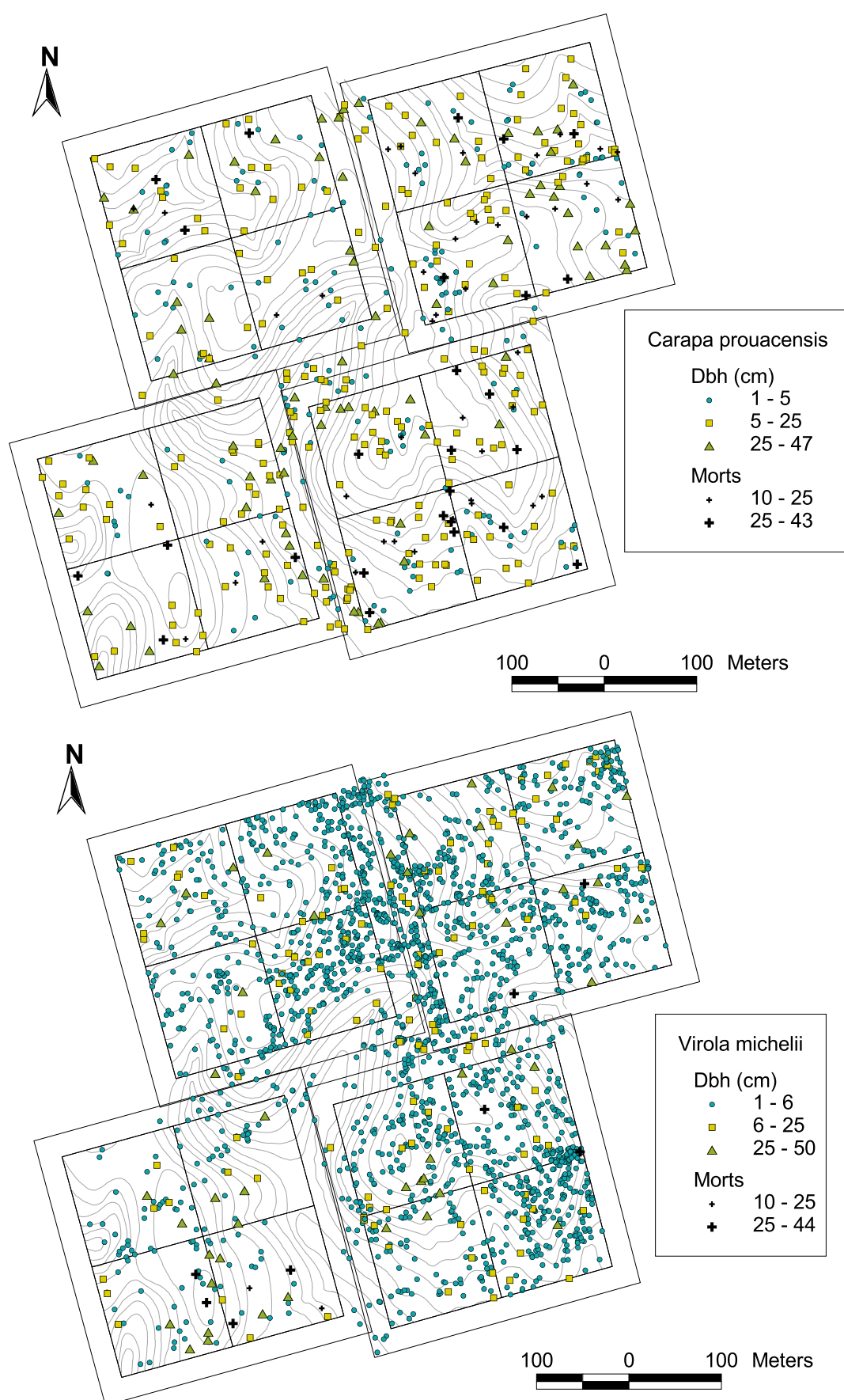
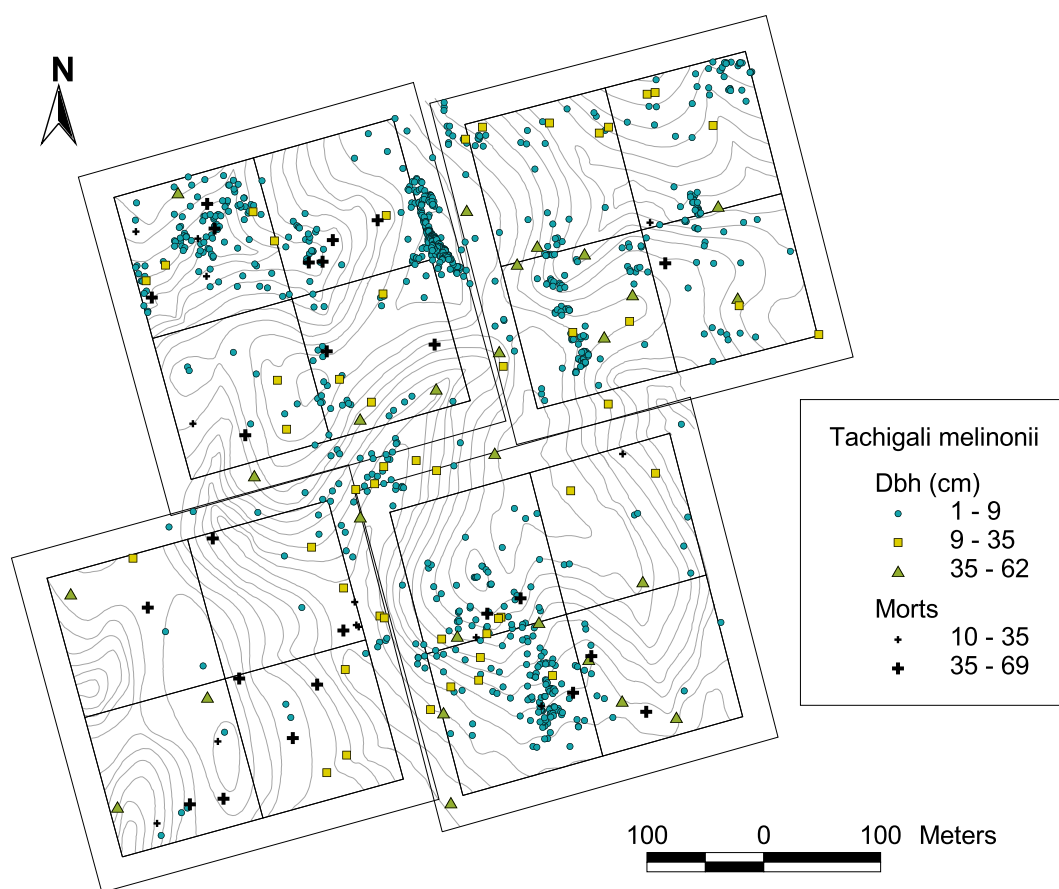


FIG. A.11. *C.procera* et *V.michelii*

FIG. A.12. *T.melinonii*

A.3 Caractérisation du couvert par télémétrie satellitaire

Motivation

La télémétrie satellitaire est l'étude de la surface terrestre grâce aux mesures acquises par des capteurs embarqués à bord de satellites d'observation de la Terre. Ces capteurs enregistrent en permanence des données sur l'état de la surface terrestre. Ces mesures sont répétables, concernent potentiellement toute région de la planète et couvrent des surfaces importantes à des précisions variables, pouvant être inférieures au mètre pour des applications courantes (Polidori et al., 2003). La télémétrie satellitaire trouve des applications à des échelles variées, de quelques hectares à l'échelle globale, dans des domaines tels que la climatologie, l'océanographie, la sismologie ou l'écologie du paysage. Son introduction en écologie des populations et des communautés est récente, et va de pair avec une augmentation de la précision spatiale (Read et al., 2003).

En milieu forestier tropical, les informations acquises par les capteurs mesurent l'état du couvert végétal, en particulier les propriétés de la canopée. Cette source d'information est conséquente, accessible et utilisée pour des applications variées et nombreuses. Des images satellitaires à haute résolution spatiale¹ ont été utilisées pour étudier la structure de peuplements au Venezuela (Wittman et al., 2002), mesurer la croissance en diamètre de houppiers (Clark et al., 2004a) ou la mortalité d'arbres émergents à La Selva, Costa-Rica (Clark, 2004b). La précision atteinte permet de détecter les pistes, les dégâts d'ouverture liées à l'exploitation et les sites d'orpaillage (Polidori et al., 2003). Dans le cas présent, nous avons utilisé des images satellitaires (Ikonos) afin d'aborder deux questions spécifiques : (i) les propriétés de la canopée mesurées par télémétrie satellitaire sont-elles différentes entre zones perturbées (pistes de débarquement et dégâts d'abattage) et non perturbées ? (ii) peut-on relier les propriétés de la canopée « vues de dessus » avec une approche « vue de dessous » par photographie hémisphérique (chapitre 1) ?

La technique en bref

Les images satellitaires sont composées de pixels dont la valeur indique la réflectance de la surface terrestre dans une bande spectrale donnée (canal), c'est-à-dire une gamme de longueurs d'ondes (λ) particulière du spectre de la lumière. La réflectance d'une surface est le rapport entre l'énergie renvoyée dans la direction de mesure et l'énergie totale arrivant sur la surface. Dans le cas des images Ikonos, cinq canaux sont disponibles fournissant chacun une image de la surface échantillonnée (table A.1). La réflectance est mesurée dans quatre canaux *monochromatiques* avec une résolution

¹La résolution spatiale d'une image est la taille de l'échantillon de surface au sol représentée par un pixel.

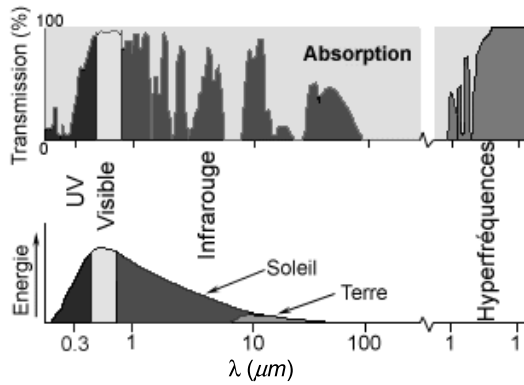


FIG. A.13. Haut : Absorption atmosphérique du rayonnement solaire selon les longueurs d'onde. Le domaine visible correspond à une fenêtre atmosphérique d'absorption minimale. Bas : Spectres énergétiques solaire et terrestre. L'émission terrestre est concentrée dans l'infrarouge.

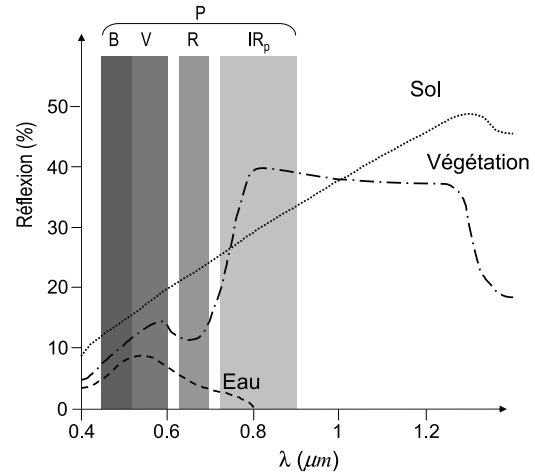


FIG. A.14. Spectres de réflexion de la végétation active, du sol et de l'eau et position des canaux Ikonos dans le spectre visible : bleu (B), vert (V), rouge (R), infra-rouge proche (IR_p) et panchromatique (P).

spatiale de 4 mètres et dans un canal *panchromatique* avec une résolution de 1 mètre².

Canal	λ (μm)	Résolution (m)
Bleu	0.45 – 0.52	4
Vert	0.52 – 0.60	4
Rouge	0.63 – 0.69	4
Infra-rouge proche	0.73 – 0.90	4
Panchromatique	0.45 – 0.90	1

TAB. A.1. Gamme des longueurs d'onde (λ) et résolution des canaux Ikonos

Les couvertures observées peuvent être plus homogènes, en particulier dans le cas de forêts tropicales. La signature spectrale est alors influencée par la présence de sol nu sur les pistes assez larges ou dans les trouées, et la structure de la canopée (rugosité, type de feuillage). Le signal spectral de la végétation active est principalement influencé par la teneur en eau et en chlorophylle des feuilles (figure A.3).

Traitement des images

Des indices des propriétés de la canopée ont été dérivés du traitement d'images Ikonos des parcelles du Bloc Sud de Paracou. Les images ont été acquises en 2002 puis traitées en quatre étapes :

1. localisation des parcelles et des zones sans couverture nuageuse sur les images,
2. suréchantillonnage des images monochromatiques à la résolution de 1 m,

²La quantité d'énergie reçue par le capteur est plus importante dans le canal *panchromatique* due à une gamme de longueurs d'onde plus large, d'où une résolution spatiale plus fine dans ce canal. Pour le satellite *Quickbird* lancé en 2001, la résolution atteinte est de 0.7 m en panchromatique et 2.8 m en monochromatique.

3. sélection des pixels recouverts, entièrement ou non, par un disque de 5 m de rayon autour de points d'échantillonnage,
4. calcul d'une statistique à partir des pixels sélectionnés.

L'échantillonnage réalisé correspond aux points de prise de photographies hémisphériques (annexe B.2, $n = 250$ points après élimination des zones nuageuses). Pour les canaux monochromatiques, nous avons résumé l'information par la moyenne des réflectances. Le *NDVI* (*Normalized Difference Vegetation Index*) est classiquement employé pour caractériser la végétation en télémétrie (Carlson, 1997). Une valeur forte de cet indice signe une activité photosynthétique intense. Cet indice est défini par : $NDVI = \frac{R_{NIR} - R_R}{R_{NIR} + R_R}$, avec R_{NIR} la réflectance dans le canal infra-rouge proche, et R_R la réflectance dans le canal rouge. Après examen des relations entre les moyennes et les écart-types des réflectances dans les 5 canaux et de l'indice *NDVI*, trois variables ont finalement été retenues afin de limiter leur nombre et la redondance de l'information apportée par chacune : la réflectance moyenne dans le canal vert (Gre_m), la valeur moyenne du *NDVI* ($NDVI_m$) et l'écart-type des réflectances dans le canal panchromatique (Pan_s). Le tableau A.2 présente un résumé des distributions des variables.

Variables et perturbation

La figure A.15 montre les valeurs des variables soit au niveau des pistes (ST), soit des dégâts d'abattage (LD). Les différences de niveau ont été testées entre les zones perturbées, un tampon de 10 m autour de ces zones, et une zone non perturbée. L'indice Gre_m n'est pas discriminant au regard des ST, mais

	Gre_m (%)	$NDVI_m$ (ratio)	Pan_s (%)
minimum	26.3	0.408	3.27
médiane	32.2	0.589	8.15
moyenne	32.1	0.587	8.31
maximum	37.5	0.701	14.15

TAB. A.2. Résumé des valeurs des variables Ikonos

révèle un contraste entre la zone tampon et la zone témoin dans le cas des LD. L'indice $NDVI_m$ a une valeur plus forte au niveau des pistes qu'en zone témoin (également en zone tampon, figure A.15), et dans la zone tampon des LD. L'indice Pan_s montre un contraste entre la zone tampon et la zone témoin dans le cas des LD, et un gradient croissant de la zone témoin à la zone perturbée dans le cas des LD.

Relations avec l'approche par photographie hémisphérique

Nous avons mis en relation les informations apportées par les deux approches de la canopée par une analyse canonique des corrélations. Deux groupes de variables ont été considérés : celles dérivées des images satellitaires (IKO) et celles issues des photographies hémisphériques (PHH, annexe A.5.1, p.192). L'analyse effectuée recherche, par groupe de variables, les axes qui maximisent les corrélations avec les axes de l'autre groupe (3 combinaisons linéaires par groupe dans ce cas).

A.3. Caractérisation du couvert par télémétrie satellitaire

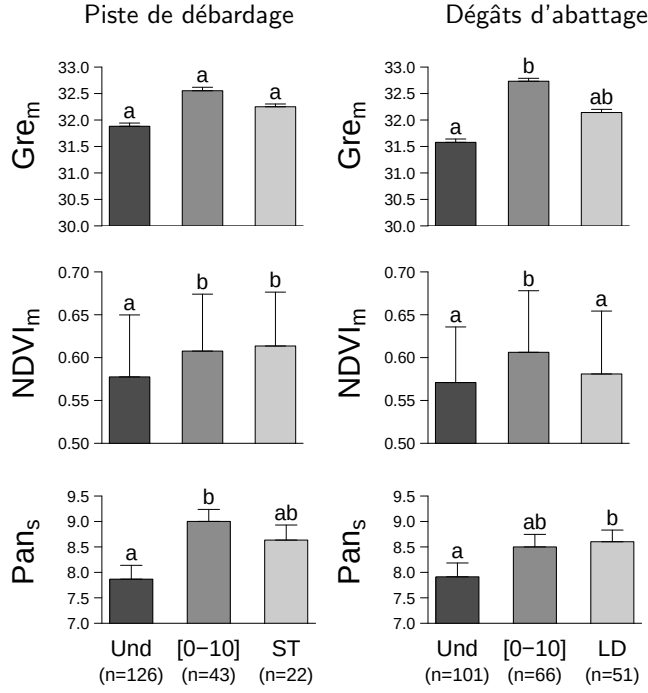


FIG. A.15. Valeurs moyennes et coefficients de variation des variables Ikonos (2002) en fonction de la position par rapport aux pistes de débardage (ST pour skid trails), et dégâts d'abattage (LD pour logging damage). Und : zone non perturbée, [0 – 10] : tampon de 10 m autour des zones perturbées (voir chapitre 1, p.34 pour le détail de l'échantillonnage). Les lettres indiquent les différences entre groupe (test par comparaison multiple non paramétrique). Gre_m : réflectance moyenne dans le canal vert, $NDVI_m$: valeur moyenne de l'indice de végétation normalisé NDVI, Pan_s : écart-type des réflectances dans le canal panchromatique. Les axes verticaux sont tronqués pour plus de clarté.

Les groupes sont traités de façon symétrique dans l'analyse. Les corrélations mesurées sur les trois axes sont (ρ et test de Spearman sur les rangs) : 19% ($p < 0.01$), 14% ($p < 0.05$) et 7% (non significatif). Dans la suite, les 2 premiers axes sont présentés. La figure A.16 montre les corrélations des variables avec les deux premiers axes au sein de chaque groupe des variables. Dans le groupe PHH, le premier axe (horizontal, figure A.16) est fortement corrélé positivement avec l'indice d'ouverture CO_{20} (corrélation positive), positivement également avec CO_{50} et négativement avec PAI : il s'agit d'un axe d'ouverture. Le deuxième axe (vertical) est corrélé positivement à CO_{50} et PAI. CO_{50} estime l'ouverture de la canopée dans un angle solide de 50° , alors que PAI estime l'encombrement par la végétation : ce deuxième axe est interprété comme un axe d'hétérogénéité locale. Dans le groupe IKO, le premier axe est fortement corrélé à $NDVI_m$. Cette corrélation et la corrélation positive entre les premiers axes des deux groupes (19%, ci-dessus) est difficile à interpréter. On peut proposer que la végétation est plus active dans les zones plus ouvertes (plus d'énergie disponible sous la canopée), ce qui se traduirait par une activité photosynthétique élevée, détectée par l'indice $NDVI_m$. Le deuxième axe est corrélé positivement à Pan_s et négativement à Gre_m (mais corrélation faible). Pan_s mesure l'hétérogénéité locale, ce qui est cohérent avec l'interprétation du second axe pour le groupe PHH.

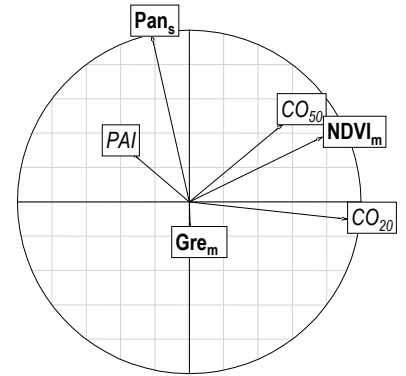


FIG. A.16. Projection des corrélations des deux ensembles de variables IKO et PHH, (annexe A.5.1) avec les deux premiers axes canoniques respectifs (cercle de rayon unité)

Conclusions et perspectives

L'analyse d'images Ikonos permet de caractériser les propriétés de réflexion de la canopée vis-à-vis de la lumière. Les variables construites montrent une variabilité en lien avec les deux types de perturbation majeurs du site d'étude (pistes de débardage et dégâts d'abattage). Par ailleurs, cette variabilité semble due aux conditions d'ouverture et à l'hétérogénéité de la canopée mesurée par photographie hémisphérique. L'extension de ce travail à l'échelle des parcelles, en gardant un niveau de caractérisation local, peut donc renseigner sur les conditions d'habitat des espèces. Ce type d'information permet d'envisager une caractérisation des conditions de régénération. Par ailleurs, l'hétérogénéité mesurée par télémétrie pourrait être reliée à la dynamique des peuplements, en particulier la croissance et la mortalité. En milieu non perturbé, la précision des données rend envisageable un suivi phénologique, ou une caractérisation de propriétés du feuillage à l'échelle des individus. En particulier, ce type d'application pourrait profiter du découpage fin du spectre des longueurs d'ondes dans les images « hyperspectrales » (*i.e.* à haute résolution spectrale).

Références

- T. N. Carlson et D. A. Ripley. On the relation between *NDVI*, fractional vegetation cover, and leaf area index. *Remote sensing of environment*, 62(3) : 241–252, 1997.
- D.A. Clark. Application of 1-m and 4-m resolution satellite data to ecological studies of tropical rain forests. *Ecological Applications*, 14(1) : 61–74, 2004.
- D.A. Clark. Quantifying mortality of tropical rain forest trees using high-spatial-resolution satellite data. *Ecology Letters*, 7 : 52–59, 2004.
- L. Polidori, P. Coutron, V. Gond, C. Proisy, et V. Trichon. Télédétection et caractérisation des paysages amazoniens. Dans M. Fournier, J. Weigel, and F. Bongers, éditeurs, *Revue Forestière Française. Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*, volume 55, pages 101–117. ENGREF, Nancy, 2003.
- J.M. Read, D.B. Clark, E.M. Venticinque, et M.P. Moreira. Application of merged 1-m and 4-m resolution satellite data to research and management in tropical forests. *Journal of Applied Ecology*, 40(3) : 592–600, 2003.
- F. Wittman, D. Anhuf, et W.J. Funk. Tree species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. *Journal of Tropical Ecology*, 18(6) : 805–820, 2002.

Remerciements

Ce travail est le fruit d'une collaboration avec Jean-François Trébuchon, « télédecteur » au CIRAD-Forêts, qui s'est investi dans le traitement des images et l'extraction des données.

A.4 Analysis of spatial patterns and interactions

A.4.1 Relations and interactions between trees from point patterns

A *point pattern* refers to the distribution of entities, here trees, described as points over a given area. A point process is a mathematical object that produces an observed pattern. It is actually a shortcut to assimilate the process and its observed realization. For real data, a unique realization is known while the generating process or processes are unknown. For theoretical processes, simulations allows to generate several realizations. In our study, each point process was characterized by three functions : the local intensity, the classical reduced-second-moment function, or Ripley's K , and the pair-correlation function g .

Local intensity for univariate processes. The local intensity describes the first-order properties of a point process (as the mean for a random variable) and is defined as (Diggle, 1983) :

$$\lambda(x) = \lim_{|dx| \rightarrow 0} \left\{ \frac{E[N(dx)]}{|dx|} \right\}$$

where x is the location of the estimation, $|dx|$ a very small surface centered on x , and $E[N(dx)]$ the mean number of points in $|dx|$.

For a stationary process, $\lambda(x)$ equals to λ , the *intensity* of the process, *i.e.* the mean number of points par unit area.

Reduced-second-moment and pair-correlation functions.

Univariate patterns. The reduced second moment function, or Ripley's K (as the variance for the random variables) counts the number of points $n(r)$ in a disk of radius r centered on a point of the process, the center apart : $K(r) = \frac{1}{\lambda} E(n(r))$. The function characterizes the *second order* structure of a homogeneous process, *i.e.* interactions between points of the process. The K function has been widely used to study correlations into points fields at multiple scales. Yet, a drawback of the K function is that it is cumulative and hence effects at small distances can confound effects at large distances. We studied the transformed version of $K(r)$ as $L(r) = \sqrt{\frac{K(r)}{\pi}}$. Under the null hypothesis of a completely random process (H_0), *i.e.* a binomial process given the number of points in a delimited observation window, one expects : $L(r) - r = 0$. $L(r) - r > 0$ indicates clustering among points of the process at the distance r , while $L(r) - r < 0$ indicates inhibition between points of the process at the distance r .

The pair correlation function g usefully extends the analysis of correlations between points of a process and the interpretation of spatial patterns. It is especially useful as an exploratory tool, whereas the K function has been widely used for goodness-of-fit

tests. Here we use the two functions at the same time as they reveal different aspects of the second order properties of a process. The pair correlation function is analogous to a probability density function and relates to the derivative of the K function as : $g(r) = \frac{1}{2\pi r} \frac{dK(r)}{dr}$. The function g evaluates the frequency of points pairs separated by a distance r and has properties :

$$\begin{aligned} \forall r, g(r) &> 0 \\ \lim_{r \rightarrow r_0} g(r) &= \infty \\ \lim_{r \rightarrow +\infty} g(r) &= 1 \end{aligned}$$

The quantity $\lambda^2 g(r)$ is the probability of finding two points *at a distance* r from one another. For a Poisson process (regular pattern), $g(r) = 1$ at all distances. At a given r , $g(r) > 1$ indicates a greater frequency of points separated by the distance r than expected under a Poisson process, and hence clustering. Inversely, $g(r) < 1$ indicates inhibition between points of the process at a given distance r . When $g(r) < 0$ for r inferior to a given distance r_0 , the distance r_0 is called a *hard-core* distance and indicates a minimal distance separating points in the studied pattern.

Their estimators are :

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{\mathbb{1}_{b(o,r)}(y_i - y_j)}{|W_{y_i} \cap W_{y_j}|}$$

and

$$\begin{aligned} \hat{L}(r) &= \sqrt{\frac{\hat{K}(r)}{\pi}} \\ \hat{g}(r) &= \frac{1}{2\pi r} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n \frac{k_h(r - ||y_i - y_j||)}{|W_{y_i} \cap W_{y_j}|} \\ \hat{\lambda}(x) &= \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n w_h(x - y_i) \end{aligned}$$

where y_i is a point of the spatial distribution, n is the total number of points observed in the window W (the plot), $b(o, r)$ a disc of radius r centered on o and w_h a kernel density. $|W_{y_i} \cap W_{y_j}|$ is a border correction corresponding to the area of the intersection of the two shift windows by y_i and y_j respectively (Ohser, 1983).

Estimating the local intensity and the pair correlation function classically implies non-parametric kernel density functions w_h (Fiksel, 1988) using a smoothing parameter h . An empirical rule of thumb is $h = c\lambda^{-\frac{1}{2}}$, where c is a constant in $[0.1, 0.25]$ (Stoyan et al., 1993); Fiksel (1988) has suggested $c = 0.1\sqrt{5}$. The pair correlation function has been rarely used in studies of spatial patterns in ecology (but see Gavrikov et Stoyan, 1995; Sekretenko et Gavrikov, 1998), probably because of the choice of the parameter h on the estimation and certainly because authors consider examining $K(r)$ alone is sufficient for their purposes. But more recently some authors used variants

(scaled versions of $g(r)$) of the function g as the O-ring statistic [Wiegand et Moloney \(2004\)](#) or the relative neighborhood index [Condit et al. \(2000\)](#). Little by little, with the accumulation of mapped data and their statistical analysis, we can argue that authors have realized that $g(r)$ or its variants, has more practical interpretation as a probability density function. Hence, [Condit et al. \(2000\)](#) highlighted $g(r)$ has the main advantage of "isolating specific distance classes, whereas K confounds effects at larger distances with effects at shorter distances" (see ([Penttinen et al., 1992](#)))

Bivariate interactions. A bivariate process gathers two types of points of global density λ_1 and λ_2 . The intertype function K_{12} extends the K function to bivariate processes and is defined as the mean number of type-2 points in a disk of radius r centered on a type-1 point. L_{12} is then defined as $L_{12}(r) = \sqrt{\frac{K_{12}(r)}{2\pi r}} - r$. Similarly g_{12} extends the function g , so that $\lambda_1\lambda_2g_{12}(r)$ is formally the conditional probability of finding a point of one type at a distance r of a point of the other type. Interpretation of g_{12} is the same for g in a bivariate context.

Correction for border effects were done by translation as in the univariate case, following ([Ohser, 1983](#)). For K_{12} , we used the symmetrical estimator proposed by ([Lotwick et Silverman, 1982](#)). The estimator for g_{12} is the generalization of the estimator for g with a bivariate isotropic kernel. For the smoothing parameter, we used the mean value based on the densities of the two point types $h_{12} = \frac{1}{2}c(\lambda_1 + \lambda_2)$.

For bivariate cases, identifying the correct null hypothesis is not so easy. [Diggle \(1983\)](#) briefly evoked the question and [Goreaud et Pélissier \(2003\)](#) clarified the difference between two null hypotheses called hypothesis of independence (H_0^1) and hypothesis of random labelling (H_0^2). The first corresponds to two types of points resulting from two different processes *a priori*, while the second corresponds to a single process marked *a posteriori* in two types. For example, H_0^1 is appropriate to test interactions between cohorts or species, while H_0^2 concerns more case-control studies like diseases, mortality, etc.

Here we used the two tests for each bivariate case since the second-order properties they displayed are analyzed from two different points of view, either from the interaction between the marginal processes with respect to the complete process or between two processes with respect to their own spatial structure.

For bivariate cases, we tested the null hypothesis that generating processes of the two point types are independent (H_{12}^0), *i.e.* that the position of points of one type (saplings) are independent of the positions of points of the other type (adults). Under (H_{12}^0), each process has its own structure that does not interact with the other structure. One expects then $L_{12}(r) = 0$ and $g_{12}(r) = 1$. Distances at which $L_{12}(r) > 0$ and $g_{12}(r) > 1$ indicates that the two patterns interact positively. More points of one type are found around points of the other type than under the null hypothesis, *up to* that distances for K_{12} , or *at* those distances for g_{12} . The interpretation is symmetrical in case of negative interaction, *i.e.* inhibition.

To test the null hypotheses, we calculated confidence envelopes based on Monte-Carlo simulations. Estimators of second order properties are estimated from a unique observed realization of the underlying process and hence are more subject to statistical variations than if the estimation derived from multiple realizations. The confidence envelope contained the same fluctuations and then rejection of the null hypothesis is judged by the position of the estimator with respect to the confidence envelopes : positive deviation (indicating clustering in the univariate case or association for the bivariate case) is obtained for estimators lying above the upper confidence envelope and negative when lying under the lower confidence envelope.

A.4.2 Analyzed patterns

Spatial patterns were analyzed with the $\lambda(x)$, $L(r)$ and $g(r)$ functions presented above. Analyses were restricted to the inner 250×250 m squares of plots and to patterns with at least 20 points. Second order functions can reveal complex patterns, detecting regularity over a certain range, clustering for instance at a single distance, and regularity at a further distance. Those functions provide summaries about properties of the analyzed processes over multiple scales. We reckon that interpreting such complex patterns is difficult and doubtful. Hence we focused on stronger tendencies where significant structure was detected over a range of distances. Namely, the distributions of the functions were analyzed and related with visual observation of the patterns.

In the control plot, we analyzed saplings and adults patterns as well as interactions between saplings and adults. In the treated plot, we analyzed sapling patterns only. In order to summarize the information supplied by the multiple curves in univariate cases, we derived summary statistics of the functions. For L , we computed :

- the minimal and maximal distances at which significant deviation from the null hypothesis (H_0) was detected (**min**, **max**),
- the maximal deviation of the observed L function from the simulated Monte-Carlo confidence envelope (MCCE) (**dL**), and the distance at which it was observed (**rdL**).

For g , we computed :

- the maximal deviation of the observed g function out of the simulated MCCE (**dg**),
- the maximal distance of the range on which significant structure was detected (**rgm**).

Finally, we also characterize the distributions of the local intensity as estimated in the calculus of g . From those distributions, we computed :

- the 25% and 95% quantiles (**q25**, **q95**)
- the coefficient of variation (**cv**).

The local intensity was normalized by the minimum of the local intensity in each *species* $\times$ *plot* case, so that the variables could be compared between species.

A.4. Analysis of spatial patterns and interactions

PSP		Trails		Damage		Union	
		n	%	n	%	n	%
T0	CM	4816	100	4816	100	4816	100
	EC	0	0	0	0	0	0
T1	CM	4705	87	4356	81	3707	69
	EC	700	13	1049	19	1698	31
T2	CM	5046	84	4420	74	3631	60
	EC	964	16	1590	26	2379	40
T3	CM	4944	81	3519	57	2793	46
	EC	1190	19	2615	43	3341	54

TAB. A.3. Numbers (n) and percentages of trees per treatment (T0 to T3) used in the analysis of the complete mortality (CM) and exclusive colonization (EC) designs.. CM : living trees before logging in undisturbed zones, EC : living trees before logging in disturbed zones.

In bivariate cases, we retain only the minimal and maximal distances of significative deviation.

In order to analyze trends and changes in the patterns with disturbance, we performed a multivariate analysis (PCA) on those summary statistics of λ , L and g function.

A.4.3 Spatial pattern of disturbance

In order to question the effects of treatments on sapling patterns, we characterized the spatial pattern implied by disturbance under two opposed designs. The idea is that depending on their shade-tolerance, sapling patterns in disturbed conditions would be close to either one of the designs. These two designs were constructed as follows. We defined disturbed zones as the spatial union of skid trails and zones of logging damage on digitalized SIG layers. Trees alive in 1986, before logging occurred, were marked either as *outside* disturbed zones or *inside*. From the 1986 dataset, trees numbers in disturbed zones ranged from 0% in control treatment (T0) to 54% in the most severe treatment (T3) (table A.3). We removed trees marked as *inside* and therefore retained those marked as *outside* to simulate complete mortality (CM) in disturbed areas. This scheme simulates a hypothetic species that would occur in monospecific stands and suffering complete mortality in disturbed areas. We analyzed the complementary pattern of trees occurring in disturbed zones. This design simulates hypothetical entire and exclusive colonization (EC) of disturbed zones. The two designs exaggerate the expected patterns for a shade-tolerant species strongly impacted by disturbance (CM), and for a pioneer exclusively colonizing disturbed sites (CM). We analyzed the two designs with the functions L and g and compared them among plots.

A.5 Tables

A.5.1 Variables explicatives : récapitulatif

TAB. A.1. Tableau descriptif des variables explicatives utilisées dans l'étude.

Label : noms des variables,

Description : description des quantités caractérisées,

Méthode : méthodologie utilisée dans la construction des variables :

- SIG : variables dérivées des couches d'information disponibles sous le Système d'Information Géographique de Paracou : pistes de débardage (ST pour Skid Trails) et dégâts d'abattage (LD pour Logging Damage).
- PEUP : variables calculées à partir des stades données du peuplement des parcelles (arbres de DBH supérieur à 10 cm) dans un voisinage de rayon R autour d'un point d'intérêt : R = 10 m pour le sous-échantillonnage à l'intérieur des parcelles (article [B.2](#)), R = 20 m pour les modèles incluant les carrés centraux complets des parcelles (article [B.3](#)). Les variables sont calculées soit en 2002 pour les variables statiques, soit sur une période pour les variables dynamiques : 1986-1989, période d'exploitation (Logging) étendue d'une année, 1989-2002, période dite de recouvrement (Recovery) post-exploitation.
- PHH : variables issues de l'analyse de photographies hémisphériques à l'aide du logiciel GLA2.0
 θ : angle solide utilisé pour le calcul du pourcentage d'ouverture de la canopée à partir des profils de gap-fraction fournis par le logiciel GLA2.0 ([Frazer et al., 1999](#)),
- IKO : variables dérivées d'images Ikonos des parcelles du Bloc Sud (voir annexe [A.3](#)), soit à partir du canal vert monochromatiques (moyenne des valeurs de pixels dans un rayon de 5 m autour des points d'intérêt) soit du canal panchromatique (écart-type des valeurs de pixels) (voir annexe [A.3](#)).

$NDVI = \frac{R_{NIR} - R_R}{R_{NIR} + R_R}$ est l'indice de végétation normalisé (Normalized Difference Vegetation Index), avec R_{NIR} réflectance dans le canal infra-rouge proche, R_R réflectance dans le canal rouge (annexe [A.3](#)),

Unité : unité de mesure,

Observation : type de variable, grandeur caractéristique utilisée, ou autre observation.

Label	Description	Unité	Méthode	Observation
Physiographie				
Ele	Altitude	m	SIG	
Slo	Pente	$^{\circ}$	SIG	
BL	<i>Position / bas-fonds</i>			
	1 → hors bas-fonds			
	2 → zone de transition de largeur 20 m le long des bas-fonds et 10 m le long des criques situées hors bas-fonds		SIG	Facteur
	3 → bas-fonds			
Perturbation liée à l'exploitation (1986-1989)				
ST	<i>Position / pistes de débardage</i>			
	1 → hors piste			
	2 → tampon de largeur 10 m le long des pistes		SIG	Facteur
LD	3 → piste de débardage			
	<i>Position / dégâts d'abattage</i>			
	1 → hors dégâts			
	2 → tampon de largeur 10 m autour des zones de dégât		SIG	Facteur
M _{tfL} M _{sdL}	3 → dégâts d'abattage			
	perte de surface terrière (ST) par abattage	m^2		
	perte de ST due aux morts sur pied	m^2		
Perturbation naturelle et dynamique post-exploitation (1989-2002)				
M _{tfR}	perte de ST par chablis naturels (I^R et II^R)	m^2		
A _{tfR}	âge moyen des chablis	an		
SD _{tfR}	écart-type de l'âge des chablis	an		
M _{sdR}	perte de ST due aux morts sur pied	m^2	PEUP	
Recru	gain de ST du au recrutement	m^2		
dG	variation brute de ST	m^2		dG _{recover} dans annexe B.2
Structure du peuplement (2002)				
G _{pio}	ST de taxons pionniers	m^2		G _{pioneer} dans Annexe B.2
diam1	axe 1 de l'analyse canonique (CA) des distributions diamétriques			score
diam2	axe 2 de l'analyse canonique (CA) des distributions diamétriques		PEUP	score
G _{tot}	ST totale	m^2		
Variables de population				
dna	Distance au plus proche adulte	m		
G _{con}	ST des arbres conspécifiques ≥ 10 cm DBH	m^2	PEUP	2002
dG _{con}	Perte de ST due aux morts des arbres conspécifiques	m^2		1989-2002
Propriétés de la canopée				
C0 ₂₀	ouverture de la canopée	%		$\theta = 20^{\circ}$
C0 ₅₀	ouverture de la canopée	%	PHH	$\theta = 50^{\circ}$
PAI	Plant Area Index			ratio
Gre _m	réflectance moyenne du canal vert	%		
NDVI _m	moyenne du <i>NDVI</i>			ratio
Pan _s	écart-type des réflectances dans le canal pan-chromatique	%	IKO	R = 5 m

A.5.2 Effectifs des populations

TAB. A.5. *Effectifs des espèces*. Gauche : Arbres de DBH supérieur à 10 cm vivants en 2002 (inventoriés dans la base de données du dispositif de Paracou) par traitement (T0 à T3), dans la zone intersticielle entre les parcelles (ZI) sur la zone d'échantillonnage (BS), et abondance relative (%) au sein de l'échantillon ($n = 15$ espèces). Droite : population complète ≥ 1 cm DBH et abondance relative (%) parmi les quinze espèces. Celles-ci sont classées par ordre d'abondance décroissante dans chacun des tableaux.

Espèce	T0	T1	T2	T3	ZI	BS	%	Espèce	BS	%
<i>L.persistens</i>	310	337	350	246	15	1258	20.2	<i>O.asbeckii</i>	6313	18.1
<i>L.alba</i>	254	234	74	175	4	741	11.9	<i>L.persistens</i>	5743	16.6
<i>E.falcata</i>	287	120	59	240	11	717	11.5	<i>P.schomburgkiana</i>	4162	11.9
<i>P.schomburgkiana</i>	216	154	113	135	2	620	10.0	<i>L.alba</i>	3450	9.9
<i>O.asbeckii</i>	166	93	176	116	0	551	8.9	<i>V.michelii</i>	2353	6.7
<i>B.prouacensis</i>	110	123	90	91	4	418	6.7	<i>E.falcata</i>	2172	6.2
<i>E.grandiflora</i>	170	106	23	88	3	390	6.3	<i>E.grandiflora</i>	1925	5.5
<i>P.cochlearia</i>	113	86	74	72	1	346	5.6	<i>Q.rosea</i>	1875	5.4
<i>D.guianensis</i>	67	94	65	78	4	308	5.0	<i>P.cochlearia</i>	1735	5.0
<i>C.procera</i>	56	45	63	74	3	241	3.9	<i>B.prouacensis</i>	1440	4.1
<i>G.hexapetala</i>	60	61	54	44	4	223	3.6	<i>D.guianensis</i>	1336	3.8
<i>Q.rosea</i>	109	20	0	47	0	176	2.8	<i>T.melinonii</i>	967	2.8
<i>V.michelii</i>	24	20	36	30	3	113	1.8	<i>G.hexapetala</i>	720	2.1
<i>T.melinonii</i>	11	14	23	24	2	74	1.2	<i>C.procera</i>	513	1.5
<i>S.rubra</i>	12	16	11	6	0	45	0.7	<i>S.rubra</i>	226	0.6
Σ	1965	1523	1211	1466	56	6221		Σ	34930	100

A.5.3 Classes démographiques : effectifs des juvéniles et des adultes

TAB. A.6. Effectifs des stades juvénile (J) et adulte (A, morts inclus) et pourcentages correspondant dans les populations des quatre parcelles (T0 to T3).

Species	Stage	T0		T1		T2		T3	
		n	%	n	%	n	%	n	%
<i>B.prouacensis</i>	J	115	34.5	171	46.7	95	39.4	112	42.1
	A	55	16.5	48	13.1	33	13.7	46	17.3
<i>C.procera</i>	J	18	22.0	37	41.1	51	36.4	36	27.7
	A	20	24.4	18	20.0	32	22.9	29	22.3
<i>D.guianensis</i>	J	157	66.5	148	47.9	129	58.4	179	61.3
	A	24	10.2	55	17.8	26	11.8	49	16.8
<i>E.falcata</i>	J	154	32.4	142	53.4	73	45.6	440	56.9
	A	68	14.3	31	11.7	30	18.8	99	12.8
<i>E.grandiflora</i>	J	345	50.5	273	53.4	41	50.6	206	60.2
	A	48	7.0	24	4.7	21	25.9	18	5.3
<i>G.hexapetala</i>	J	18	15.8	39	27.5	98	41.4	37	33.0
	A	56	49.1	53	37.3	58	24.5	35	31.2
<i>L.alba</i>	J	398	52.6	533	60.3	404	69.1	386	60.5
	A	69	9.1	110	12.4	31	5.3	71	11.1
<i>L.persistens</i>	J	374	31.2	556	39.0	338	34.7	438	42.9
	A	7	0.6	21	1.5	18	1.8	8	0.8
<i>O.asbeckii</i>	J	953	42.9	370	44.2	442	35.9	509	41.1
	A	169	7.6	84	10.0	148	12.0	116	9.4
<i>P.cochlearia</i>	J	254	55.8	196	59.9	138	52.3	236	65.2
	A	32	7.0	31	9.5	42	15.9	34	9.4
<i>P.schomburgkiana</i>	J	422	43.4	560	55.6	297	52.3	498	60.9
	A	239	24.6	151	15.0	111	19.5	155	18.9
<i>Q.rosea</i>	J	443	74.7	251	81.5	0	0.0	505	78.9
	A	70	11.8	5	1.6	0	0.0	37	5.8
<i>S.rubra</i>	J	25	55.6	32	50.8	25	40.3	23	54.8
	A	4	8.9	10	15.9	15	24.2	9	21.4
<i>T.melinonii</i>	J	14	45.2	205	86.1	203	88.6	171	82.6
	A	11	35.5	13	5.5	8	3.5	12	5.8
<i>V.michellii</i>	J	93	68.9	441	83.8	453	78.6	539	82.9
	A	19	14.1	6	1.1	13	2.3	12	1.8

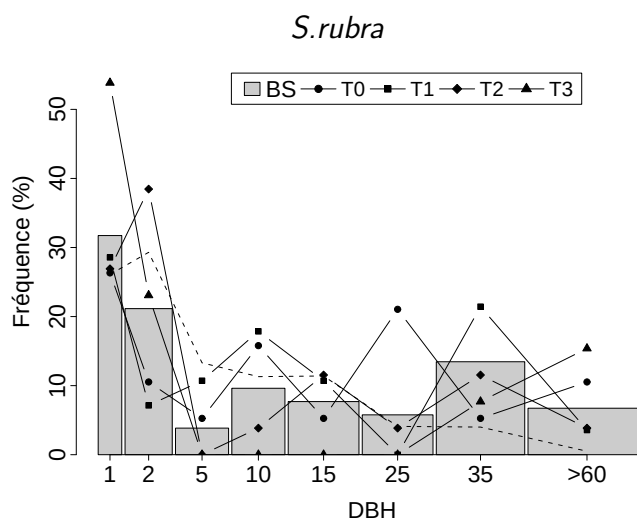
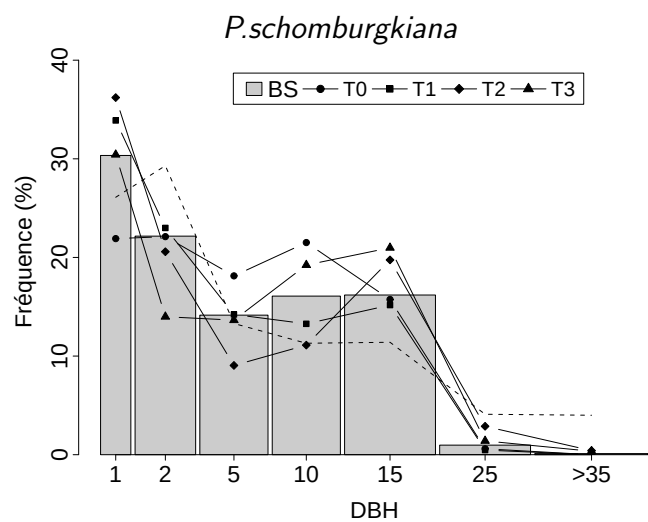
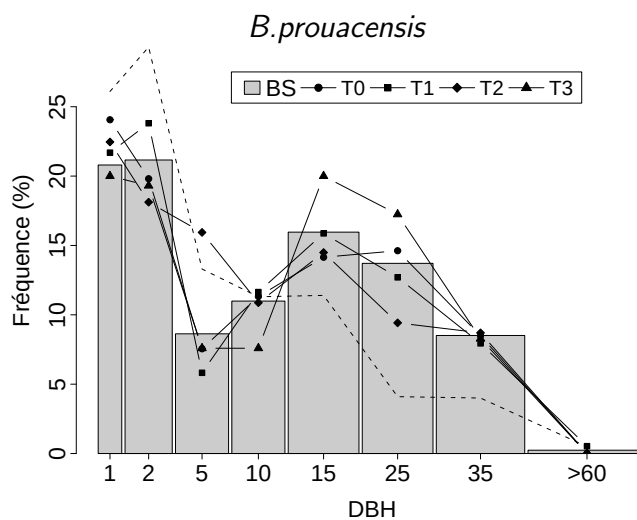
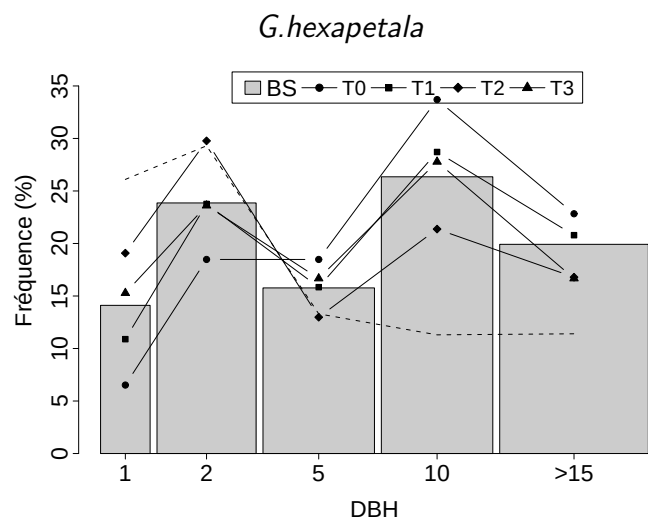
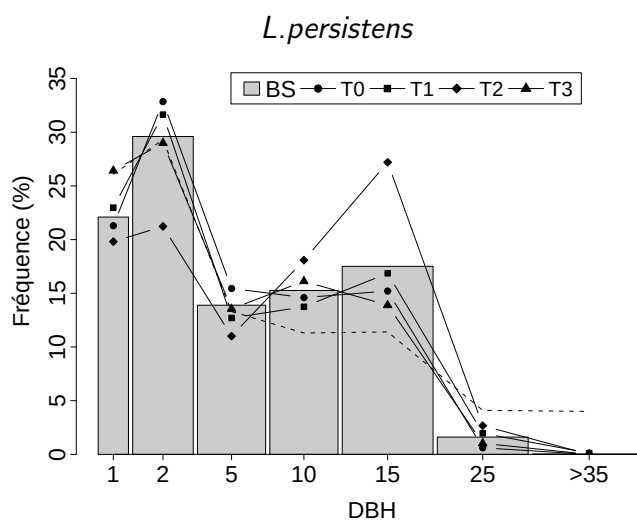
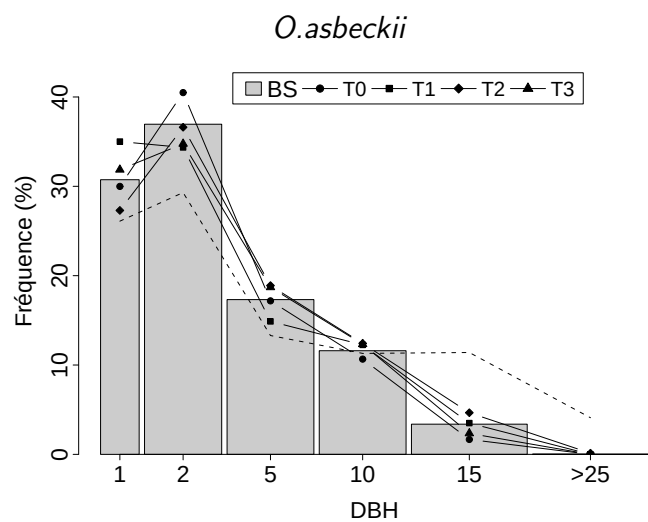
A.6 Graphiques

A.6.1 Distributions diamétriques : parcelles et Bloc Sud

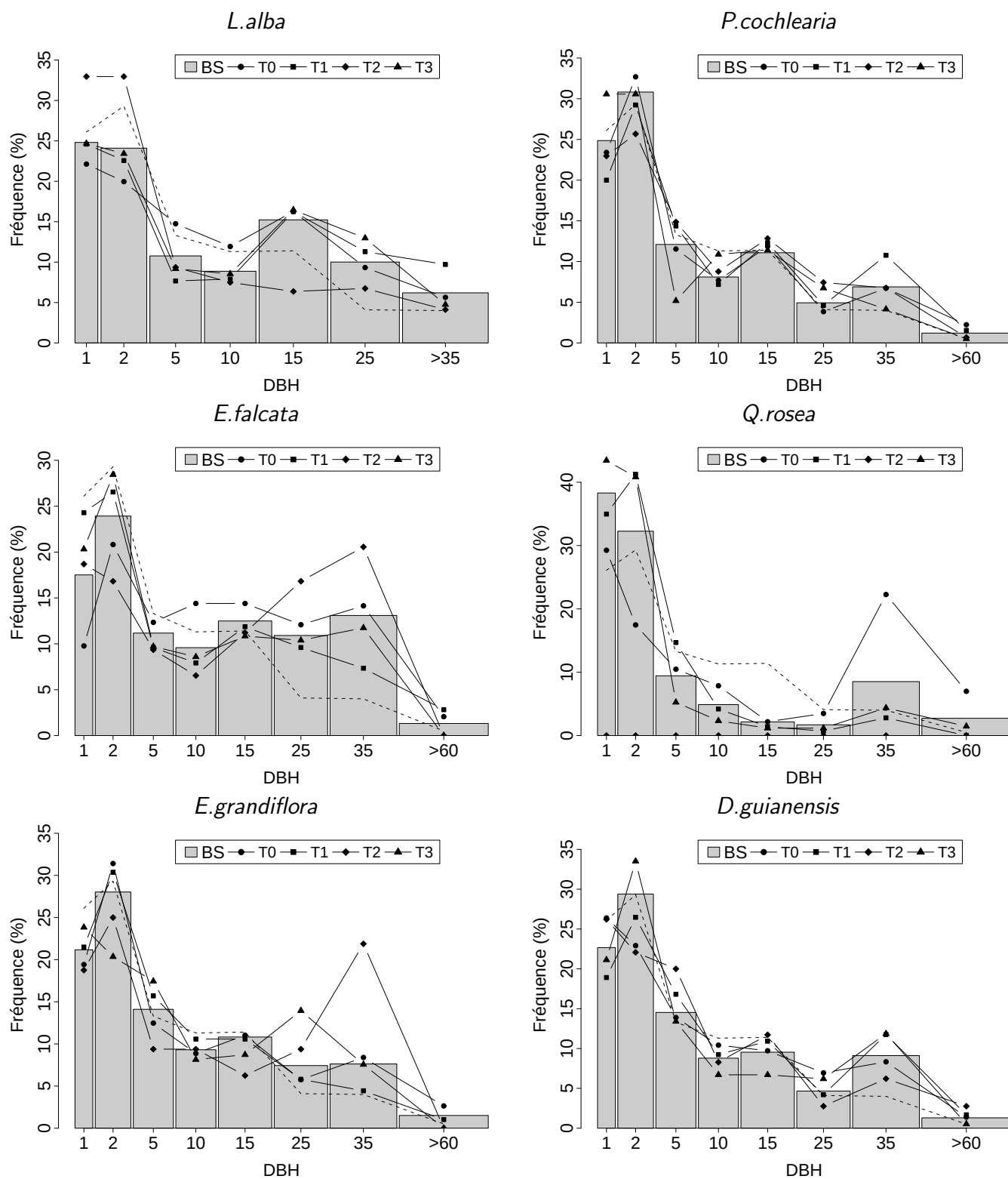
Les graphiques des pages suivantes montrent les distributions diamétriques des quinze espèces de l'étude au niveau de la zone complète d'échantillonnage (notée BS pour bloc Sud en gris) et dans les quatre parcelles (lignes).

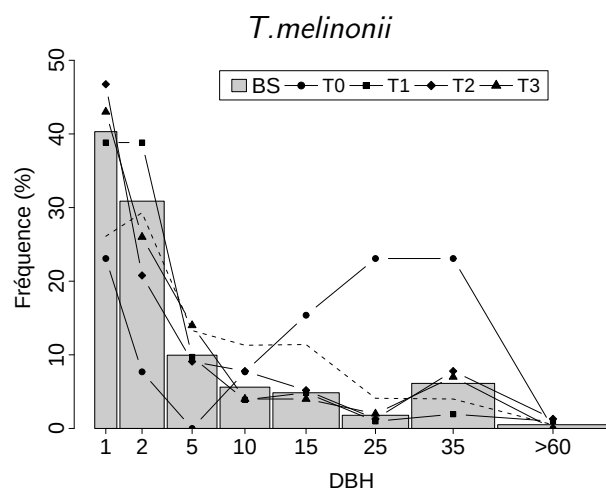
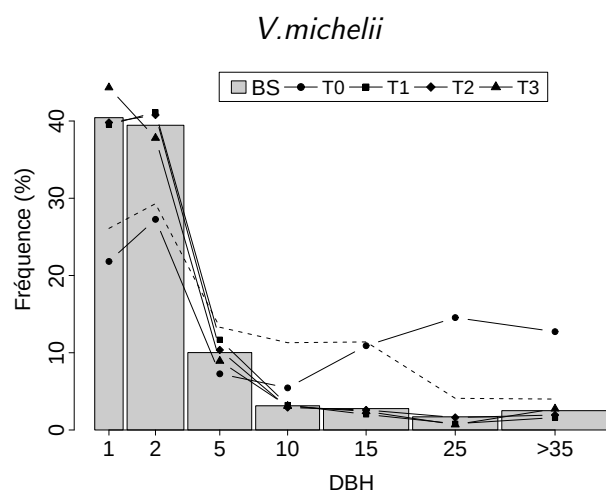
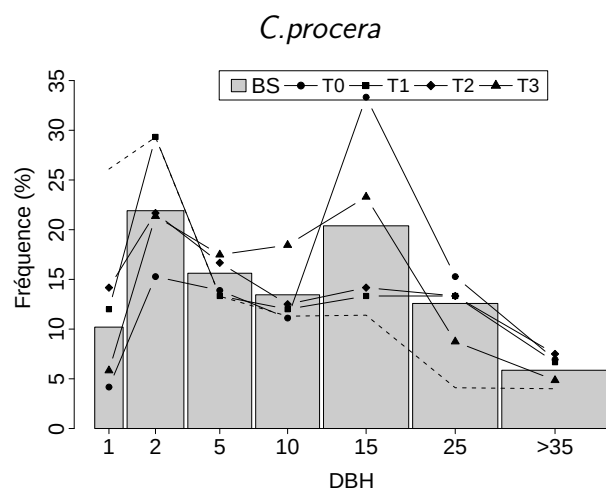
En abscisse : classes de diamètre (DBH) en cm. Les classes sont repérées par leur borne inférieure. Huit classes sont représentées : $[1 - 2[$, $[2 - 5[$, $[5 - 10[$, $[10 - 15[$, $[15 - 25[$, $[25 - 35[$, $[35 - 60[$, ≥ 60 cm – dernière classe marquée >60 sur les graphiques. Pour mémoire, les limites 10, 25 et 35 correspondent aux diamètres à maturité fixés pour l'étude.

En ordonnée : fréquence des classes.



Distributions diamétriques]





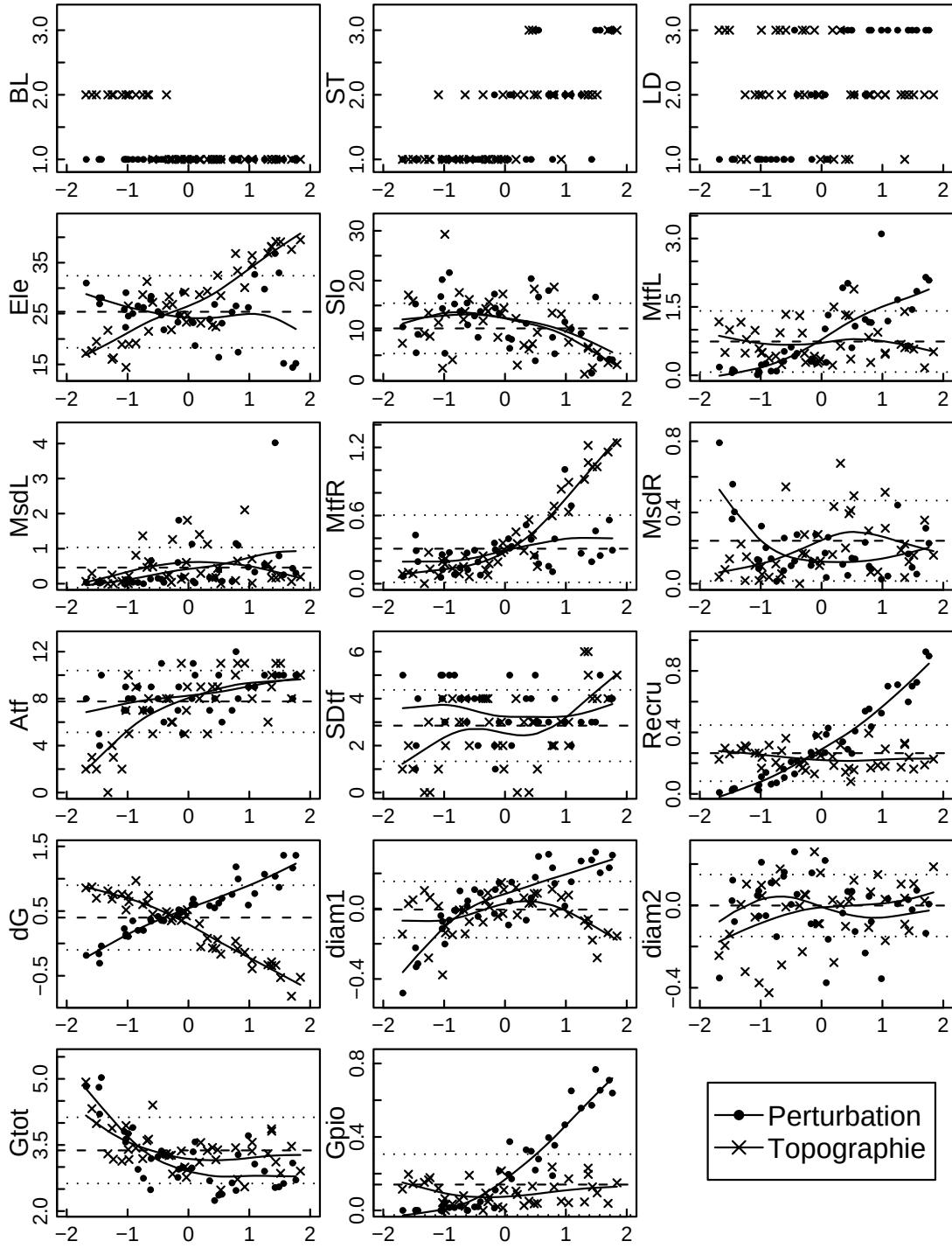


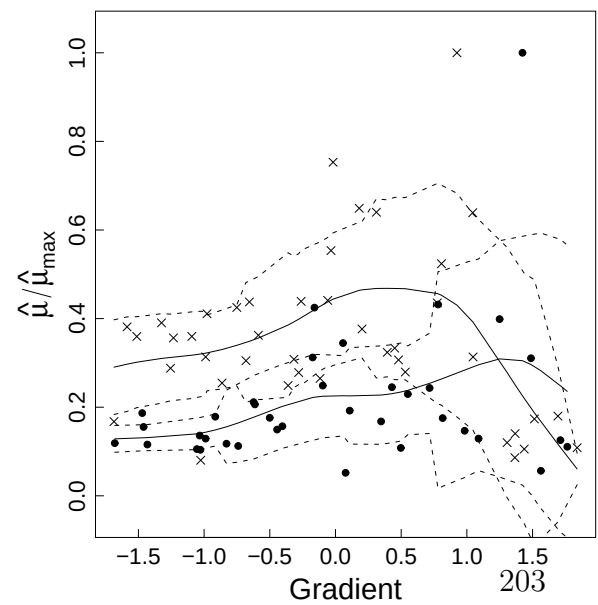
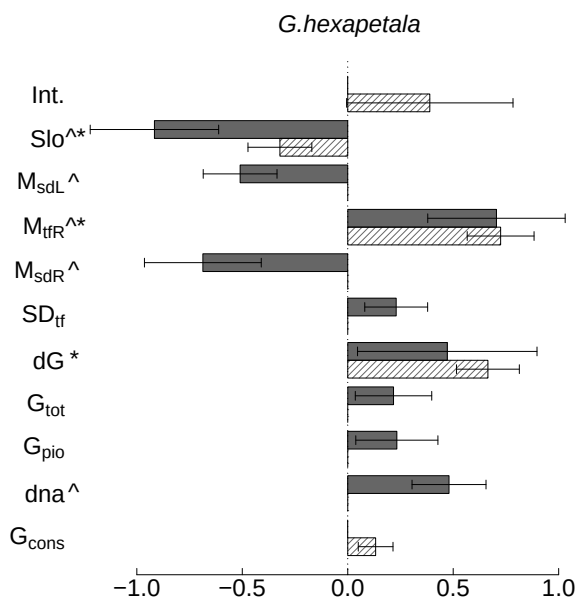
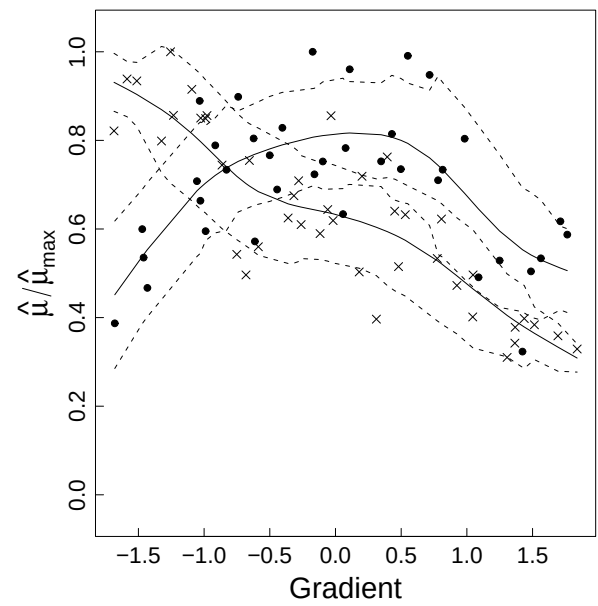
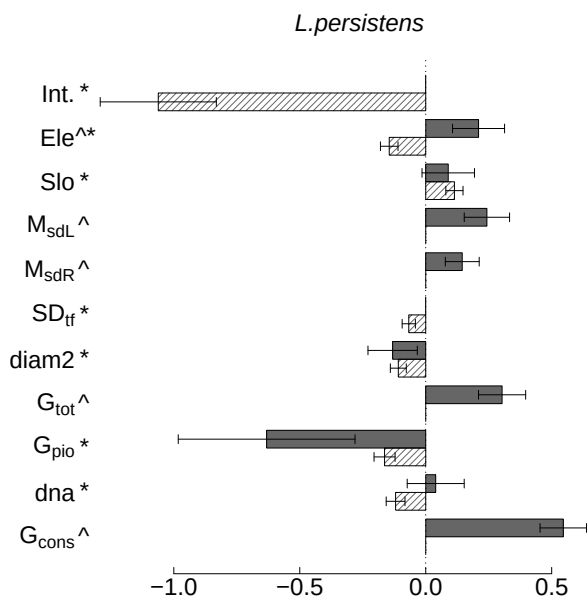
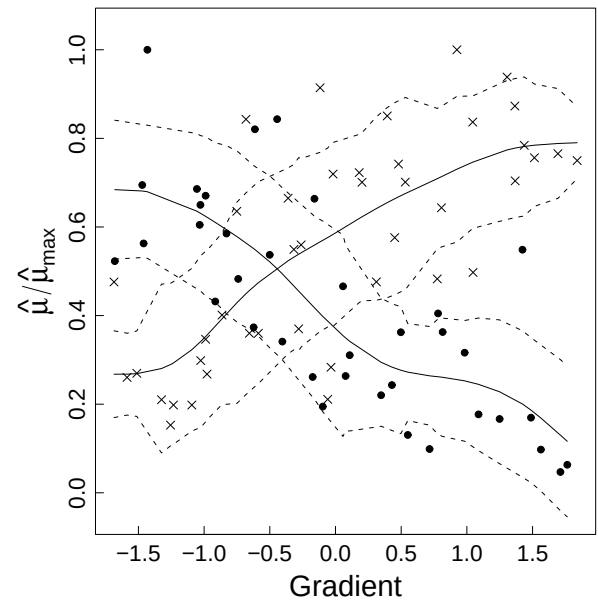
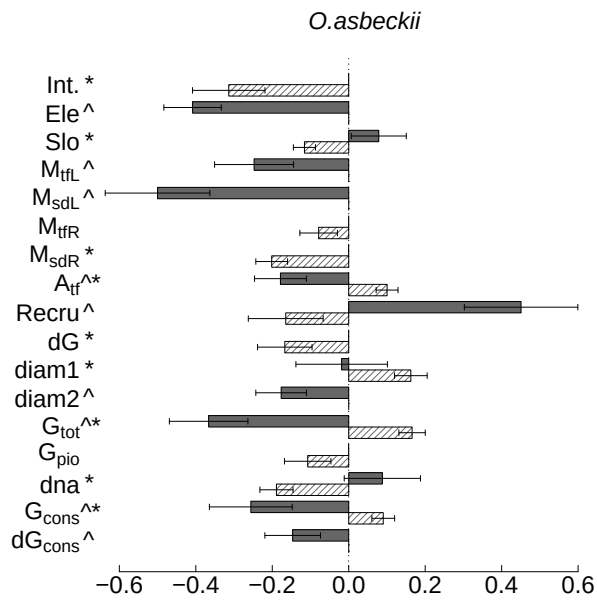
FIG. A.17. Distributions des variables de milieu le long des deux gradients environnementaux échantillonnés (voir p.123) : Δ_P , gradient de perturbation ($\bullet$, $n = 37$), Δ_T , gradient de topographie ($\times$, $n = 42$). Tirets : moyenne de la variable sur l'ensemble des quatre parcelles (carré central) $\pm$ écart-type (Points).

A.6.2 Modèles ZIP : paramètres et courbes de réponse

Les graphiques des pages suivantes présentent par espèce les paramètres estimés dans les modèles ZIP calibrés sur la densité locale des juvéniles dans les parcelles du bloc Sud, ainsi que les courbes de réponse aux gradients synthétiques de perturbation et de topographie (p.201).

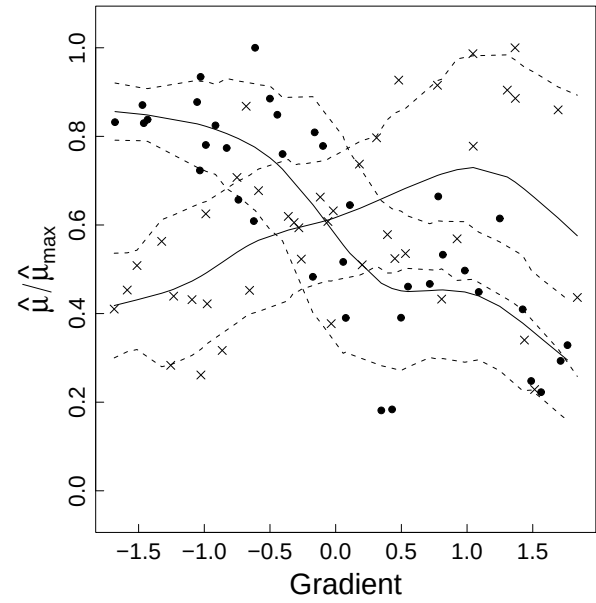
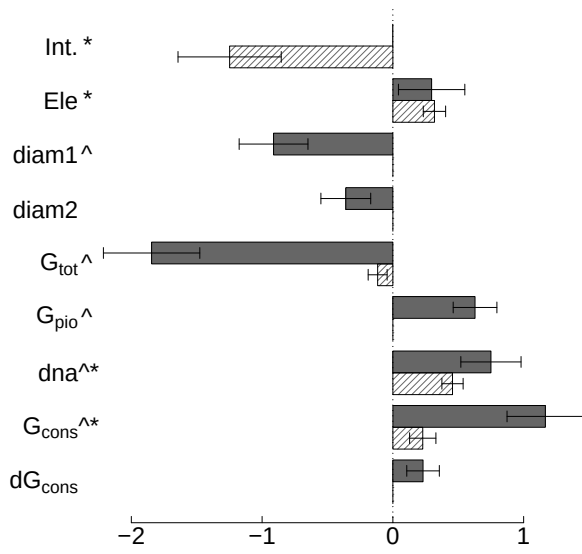
Colonnes de gauche : paramètres estimés par la méthode du maximum de vraisemblance, représentés pour chacune des variables retenues dans le modèle par un graphique en bâtons. Les noms des variables correspondent au tableau A.5.1 (p.192). Les lignes indiquent les écart-types correspondant et les symboles signalent un effet significatif à 5% : $\wedge$ pour une variable explicative du paramètre ω de la loi de Bernoulli (matrice $\mathbf{B}$), et $*$ pour une variable explicative du paramètre λ de la loi de Poisson (matrice $\mathbf{M}$).

Colonnes de droite : courbes de réponse de la densité moyenne ($\hat{\mu}$ prédites par le modèle ZIP le long des deux gradients environnementaux échantillonnés (Δ_P , gradient de perturbation – $\bullet$, $n = 37$ placettes, Δ_T , gradient de topographie – $\times$, $n = 42$). Les valeurs sont normalisées par le maximum prédit ($\hat{\mu}/\hat{\mu}_{\max}$) et calculées à partir des variables de milieu (paramètres des variables de population fixés à 0). La courbe pleine est issue du lissage des valeurs prédites, les courbes en pointillés montrent l'hétérogénéité des prédictions, mesurée par l'écart-type sur une fenêtre mobile, le long des gradients.

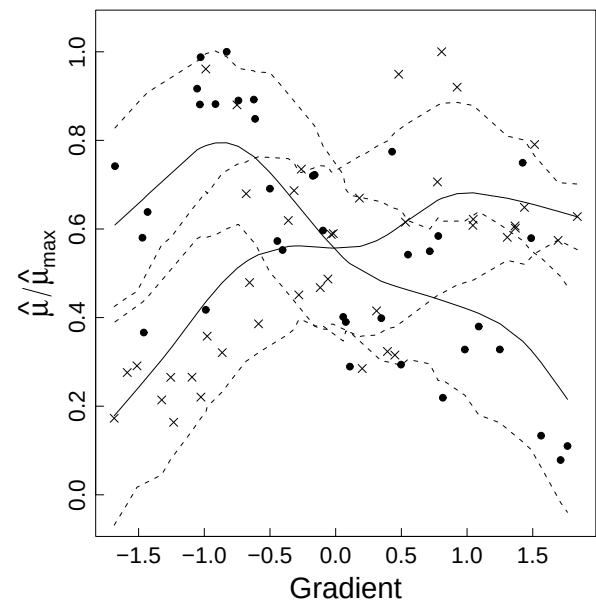
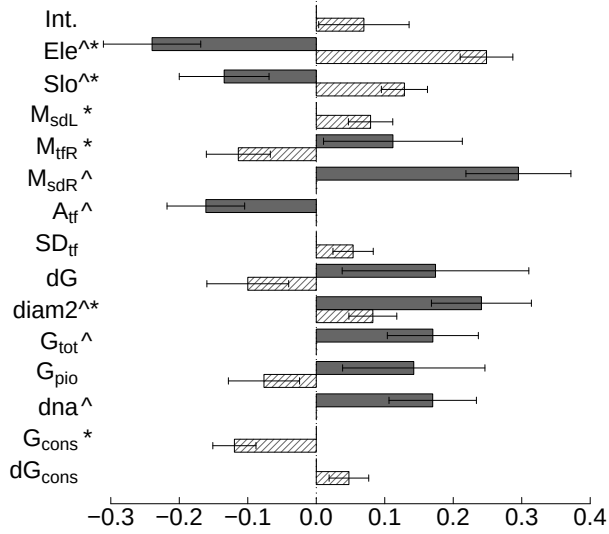


Annexe A. Compléments

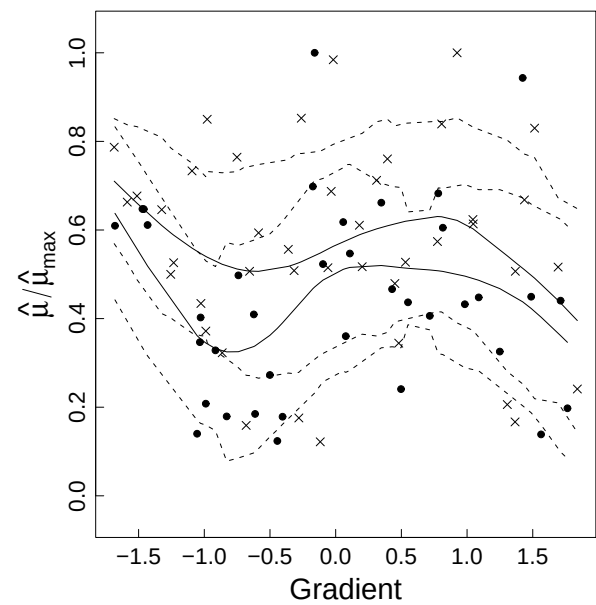
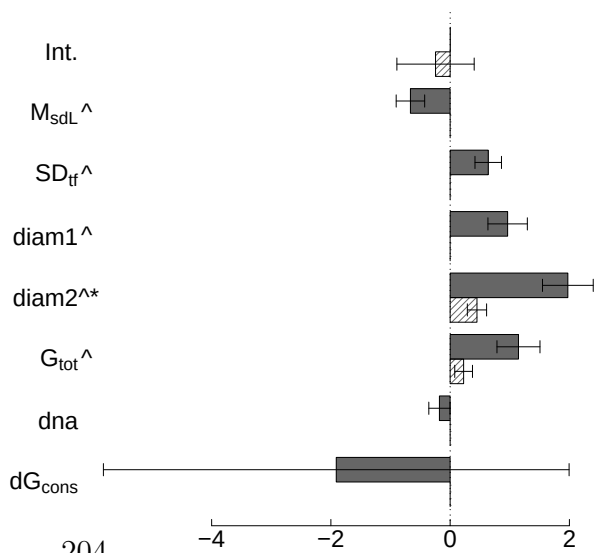
B.prouacensis

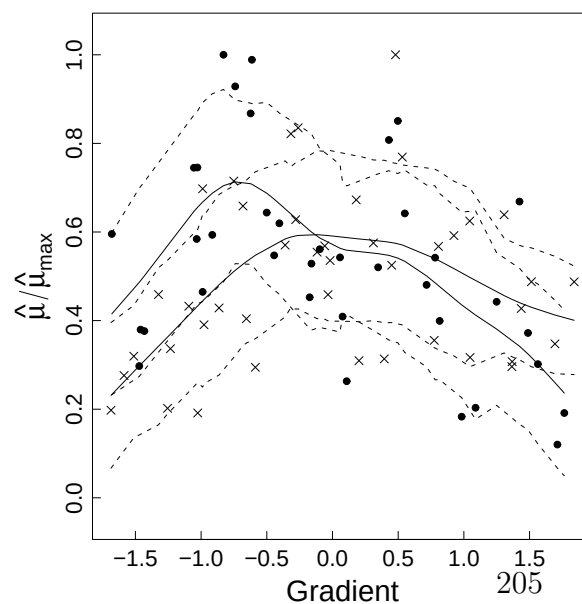
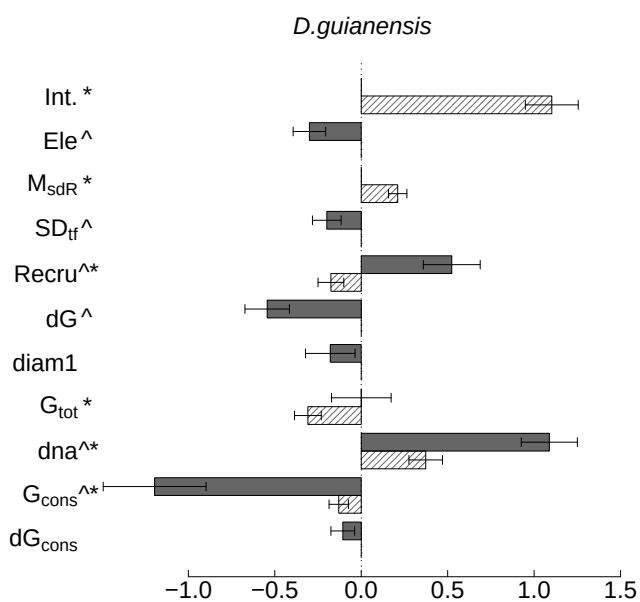
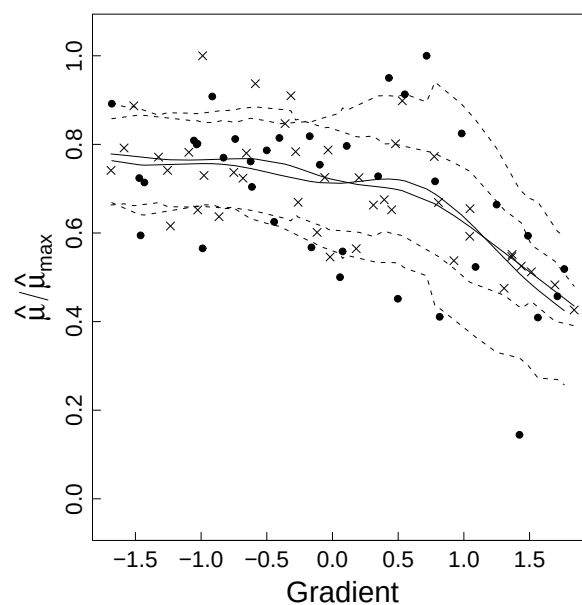
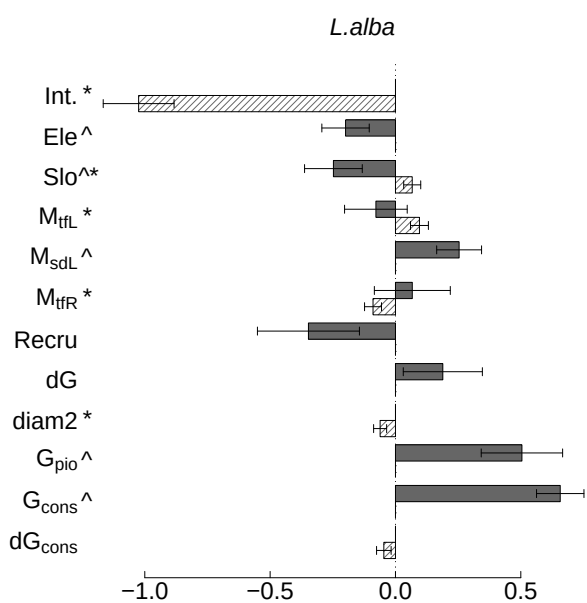
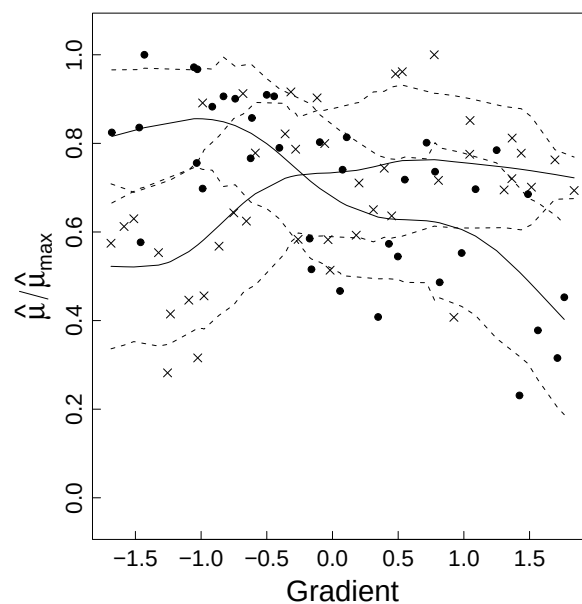
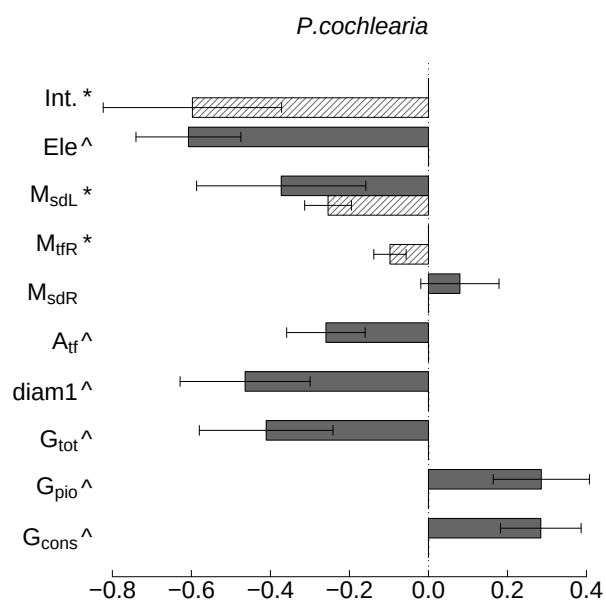


P.schomburgkiana



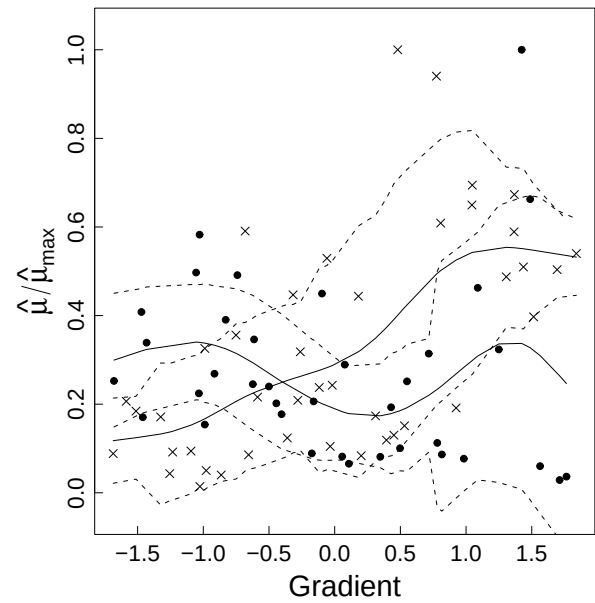
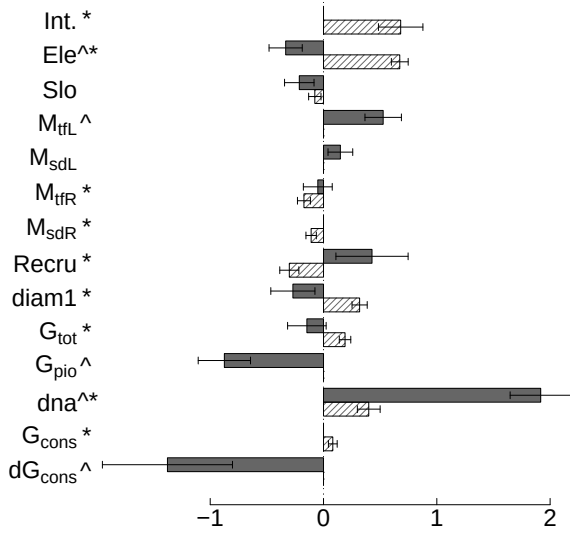
S.rubra



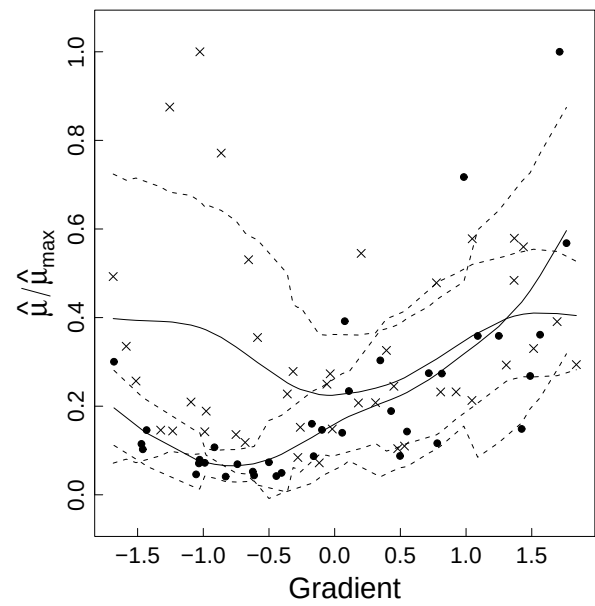
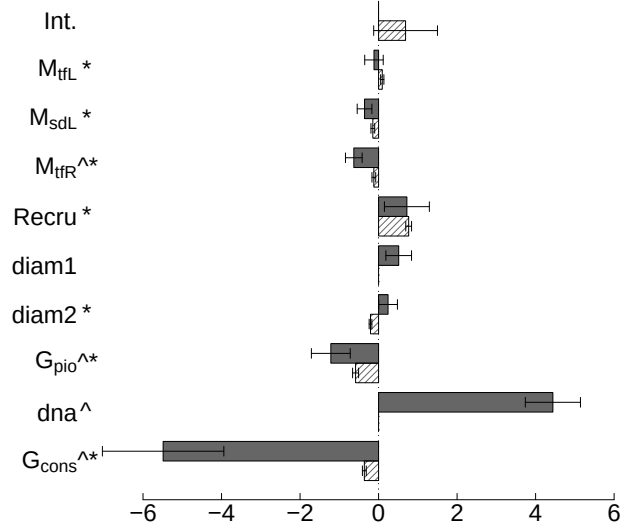


Annexe A. Compléments

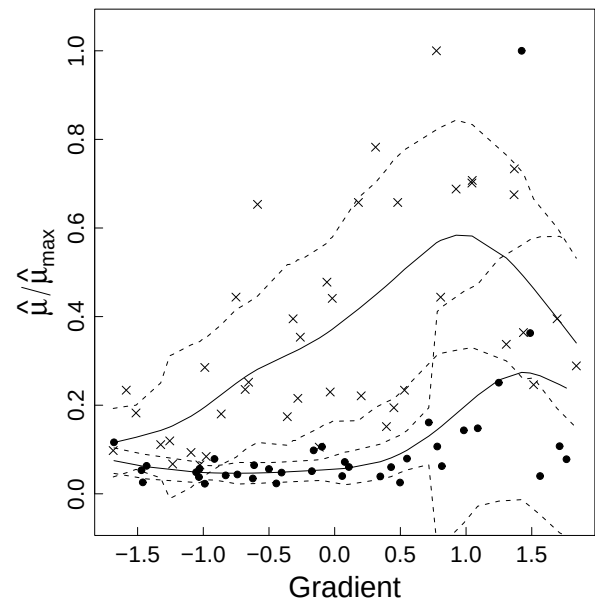
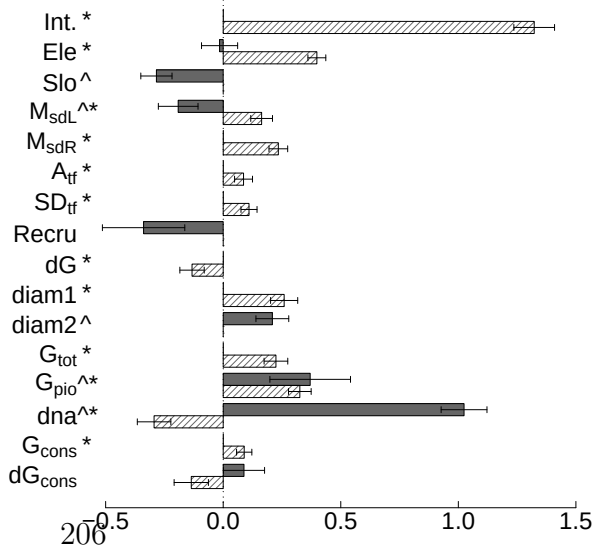
E. grandiflora

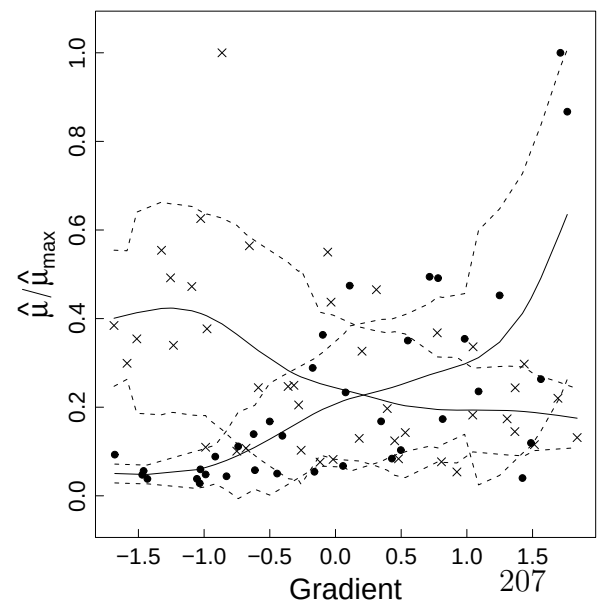
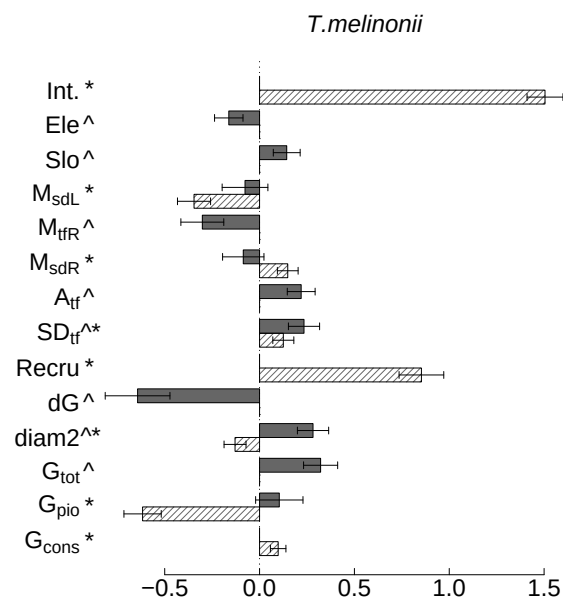
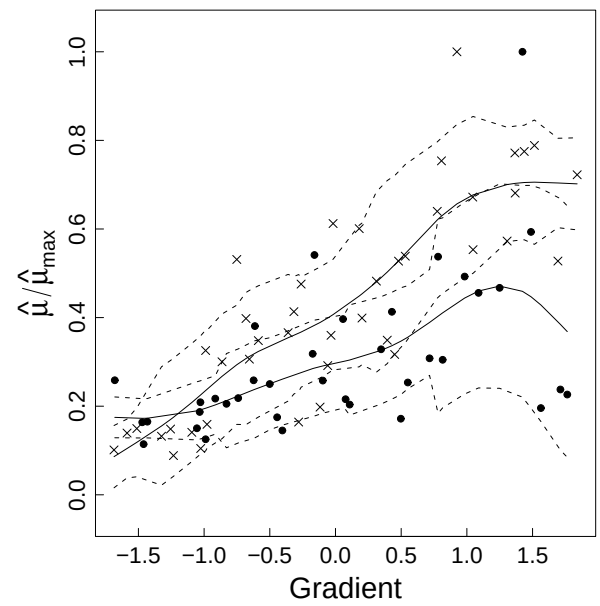
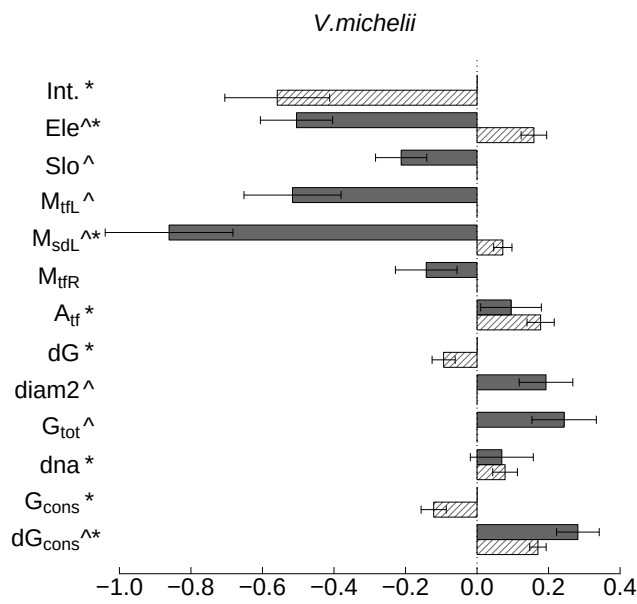
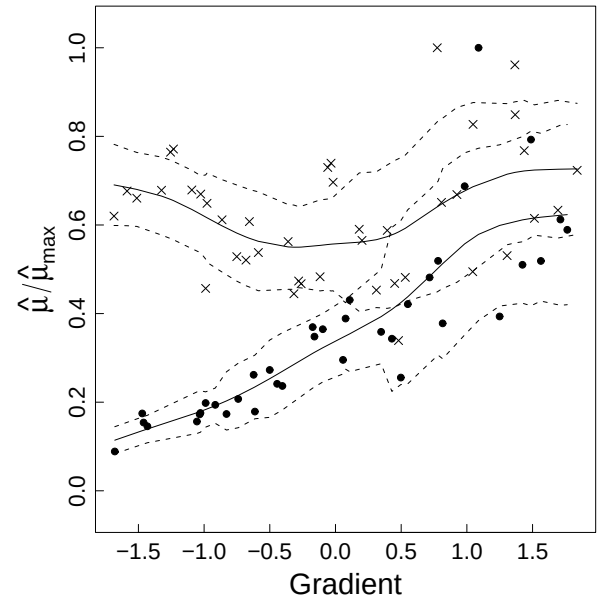
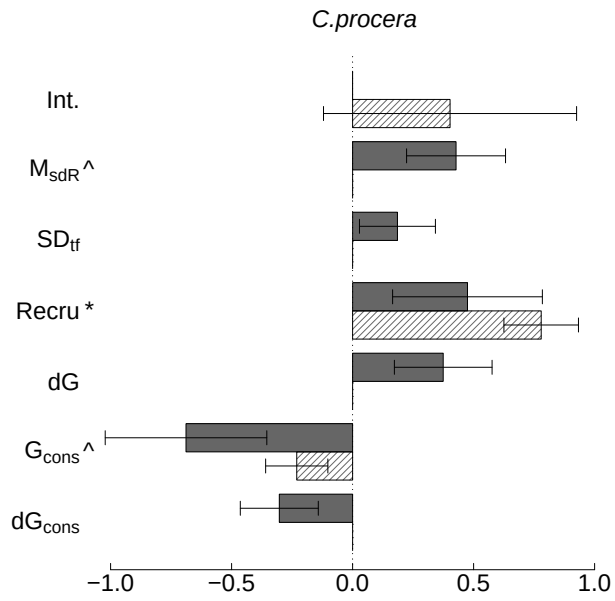


E. falcata



Q. rosea





B

Publications

B.1 Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise

Publié dans la *Revue Forestière Française*, Numéro spécial. Connaissance et gestion de la forêt guyanaise. 2003, p.141-146.

Diversité spécifique et regroupement d'espèces arborescentes en forêt guyanaise

Blanc L.^a, Flores O.^{b,c}, Molino J-F.^{b,d}, Gourlet-Fleury S.^{b,c},
Sabatier D.^{b,e}

^aUMR « *Ecologie des Forêts de Guyane* », Cirad-forêt, BP 701, 97387 Kourou
cedex, Guyane

^bUMR Cirad-Cnrs (5120)-Ephe-Inra(931)-Ird(123)-Univ. Montpellier 2,
« *botAnique et bioinforMatique de l'Architecture des Plantes (AMAP)* »

^cTA 10 / D, Campus International de Baillarguet, 34398 Montpellier cedex 5

^dTA40/PS2, Boulevard de la Lironde, 34398 Montpellier cedex 5

^eRoute de Montabo, BP 165, 97323 Cayenne cedex.

Résumé

La forte diversité d'espèces arborescentes observées en forêts tropicales représente à la fois une source permanente de questionnements scientifiques et une contrainte forte pour améliorer les connaissances du fonctionnement de l'écosystème forestier. Les hypothèses avancées pour expliquer le maintien de cette diversité sont légion. Elles s'opposent sur la nature déterministe ou stochastique des mécanismes maintenant cette forte diversité. En pratique et pour mieux aborder les problèmes posés, cette diversité peut être simplifiée en regroupant les espèces présentant des similitudes dans leur comportement écologique.

L'article présent quelques-unes des théories du maintien de la diversité et une synthèse des approches utilisée pour regrouper les espèces en illustrant chacun de ses thèmes par des travaux réalisés en Guyane.

Abstract

The high degree of diversity among arborescent species in tropical forests is both an ongoing source of scientific query and a major challenge in terms of gaining further knowledge on the working of the forest ecosystem. There are all sorts of hypotheses concerning maintenance of this diversity that are in disagreement as the deterministic or stochastic nature of the mechanisms involved. In practise and to better grasp the problems raised, the diversity can be simplified by grouping species whose ecological behavior is similar.

The article presents a number of the theories on the maintenance of diversity and a summay of the approaches adopted for grouping species along with examples thereof taken from work done in French Guiana.

Introduction

Une des caractéristiques remarquables des forêts tropicales humides (FTH) est leur très grande diversité biologique. Sur la base des données disponibles, qui sont encore trop peu nombreuses et fragmentaires, les FTH les plus riches en espèces d'arbres se trouvent dans l'archipel indonésien (Bornéo) et au sein du bassin amazonien. A l'échelle de ces régions (richesse floristique) comme à l'échelle locale (diversité alpha de parcelles de 0,1 à quelques hectares), la richesse spécifique du peuplement arborescent atteint des niveaux remarquables. Ainsi en forêt amazonienne d'Equateur, 307 espèces d'arbres ont été identifiées pour les 693 individus d'une parcelle de 1 hectare (Valencia et al., 1994). En Guyane, des relevés similaires ont donné des valeurs oscillant entre 140 et plus de 200 espèces par ha. Les forêts tempérées sont considérablement moins riches : seulement 73 espèces indigènes d'arbres sont présentes dans l'ensemble des forêts tempérées de la France.

Cette richesse spécifique élevée des arbres est bien entendu fortement liée à la grande complexité des FTH : elle en est à la fois cause et conséquence, par l'intermédiaire des très nombreuses interactions entre le peuplement arborescent et toutes les autres composantes de l'écosystème (flore, faune, micro-organismes, champignons, sol et atmosphère). Au-delà de ce constat remarquable, les questionnements sont multiples.

L'un d'eux a trait à l'identification des mécanismes à l'origine de la co-existence au sein d'une même communauté d'un si grand nombre d'espèces, ou inversement de la plus grande pauvreté des communautés biologiques extra-tropicales. En réalité, un grand nombre de processus et de facteurs semblent être mis en jeu à des échelles de temps et d'espace très diverses. On trouvera dans l'étude de Ter Steege et al. (2000) un exemple d'approche à l'échelle de l'Amazonie et des Guyanes faisant référence à de nombreux processus biogéographiques et écologiques.

D'un point de vue théorique, la dynamique des communautés très riches telles que les FTH (ou les récifs coralliens) reste peu comprise. Le maintien de tels systèmes contredit le principe d'exclusion par la compétition souvent invoqué en écologie des communautés. Ce principe stipule que, dans certaines conditions (aucun avantage démographique pour les espèces rares, environnement constant dans le temps et dans l'espace, temps suffisamment long pour permettre la compétition, etc) une espèce devient dominante en excluant toutes les autres.

C'est le non-respect de ces conditions, dû à des mécanismes particuliers, qui permettrait à un grand nombre d'espèces de coexister. Les très nom-

breuses théories avancées pour expliquer l'absence d'exclusion par la compétition peuvent être classées en trois grandes catégories selon l'origine de ces mécanismes et l'hypothèse d'équilibre des communautés.

Dans les deux premières catégories, les théories invoquent, de manière exclusive pour celles de la première, des mécanismes explicatifs de nature déterministe, liés à l'écologie des espèces, et se réfèrent, au moins partiellement, à la notion de niche écologique. L'écosystème étant défini comme un ensemble complexe formé d'unités de base, les êtres vivants, et des relations que ces unités ont entre-elles et avec le milieu qui les entoure, la niche écologique d'une espèce peut être interprétée comme l'ensemble de ses besoins, de ses performances et de ses interactions avec les autres espèces. Les deux catégories sont distinguées selon qu'elles acceptent ou non l'hypothèse d'équilibre des FTH (théorie de « Janzen-Connell » (Janzen, 1970; Connell, 1971) et théorie de la « diversification des niches » (Connell, 1978), théorie de la « perturbation intermédiaire » (Grime, 1973; Connell, 1978)).

Pour la troisième catégorie, constituée par l'hypothèse de « limitation par le recrutement » (Hubbell, 2001), les communautés d'espèces et leur dynamique sont principalement sous contrôle de processus stochastiques liés à la dispersion, la mortalité et l'immigration. Aucune espèce ne serait favorisée car son apparition et sa disparition au sein d'une communauté dépendrait principalement d'une dispersion et d'une mortalité aléatoires. La composition floristique ne serait donc pas stable au cours du temps. Cette théorie se place dans une optique différente, non déterministe (neutraliste) : Hubbell utilise le terme de *dispersal assembly perspective* - par opposition à la *niche assembly perspective*, appellation sous laquelle il regroupe toutes les autres théories.

L'importance relative des mécanismes sous-jacents à ces deux « perspectives » est très discutée (Brokaw et Busing, 2000; Hubbell, 2001). S'il paraît évident que certaines espèces occupent des niches différentes, peut-on néanmoins postuler qu'il existe autant de niches que d'espèces ? La définition précise des niches écologiques se heurte à de grandes difficultés pratiques. De fait, les caractéristiques écologiques des espèces ne sont connues que pour certaines d'entre-elles, à certains stades de leur développement (plantule ou arbre), et seulement pour quelques ressources clefs (lumière principalement).

De nombreux travaux se sont concentrés sur la variabilité des besoins et des performances des espèces avec comme objectif d'identifier des groupes d'espèces, jouant le même rôle dans l'écosystème. Quelles que soient les approches utilisées et les variables prises en compte pour le regroupement, ces travaux montrent, d'une part que la variabilité interspécifique est grande, mais d'autre part qu'il existe une *redondance écologique* (similitude du comportement éco-

logique) entre certaines espèces. En se focalisant sur leur rôle écologique, les travaux relatifs au regroupement permettent donc de mieux appréhender l'importance de la théorie de la niche.

Cet article présente dans une première partie quelques théories parmi les plus couramment invoquées pour expliquer le maintien à l'échelle locale d'une diversité élevée en forêt tropicale humide. Une deuxième partie est consacrée à une synthèse des travaux sur le regroupement d'espèces arborescentes de FTH. Chacune de ces deux parties sera illustrée par des exemples d'études sur les écosystèmes forestiers guyanais.

1 Les théories de la diversité

Hypothèses reposant sur l'état d'équilibre des forêts. La première catégorie de théories regroupe toutes celles qui partent de l'a priori que les écosystèmes hyperdiversifiés comme la FTH sont à l'équilibre, c'est-à-dire qu'ils ont atteint au cours des âges ce qu'en phytoécologie on appelle un « climax », autrement dit un état de maturité et de stabilité maximales.

■ *L'hypothèse d'échappement (Escape Hypothesis)* [ou hypothèse de mortalité compensatoire (Connell et al., 1984)]

Selon cette théorie, la probabilité d'apparition de nouveaux individus à proximité d'un arbre parent de la même espèce est plus faible qu'à une distance plus élevée. Les prédateurs spécifiques à une espèce seraient attirés par les fortes densités de graines et de plantules à faible distance de l'arbre parent. Cette « mise à distance » des individus (*spacing mechanism*) empêche la dominance locale d'une espèce, favorisant ainsi la diversité.

La mortalité densité-dépendante a été clairement démontrée dans le cas d'attaques contagieuses de pathogènes sur les plantules, de prédation de graines par les insectes et les herbivores. Le plus souvent la mise à distance est mise en évidence par comparaison des distributions spatiales entre plusieurs stades de développement, sans que les causes soient identifiées (en Guyane Traissac, 2003 pour *Vouacapoua americana* Aubl.). Les synthèses par Clark et Clark (1984) et Hammond et Brown (1998) montrent cependant que la mise à distance des individus n'est pas systématique.

Ces études ont pour la plupart été menées sur un nombre limité d'espèces et la généralisation de ces mécanismes à l'ensemble d'une communauté d'arbres reste donc à démontrer. Les quelques résultats disponibles s'opposent dans leurs conclusions (Condit et al., 1992; Connell et al., 1984). En outre,

il n'est pas non plus évident que cette mise à distance favorise la diversité spécifique (Hubbell, 1980; Becker et al., 1985).

■ *L'hypothèse de diversification des niches* (Connell, 1978; Keddy, 1992; Wilson, 1994).

Elle repose sur le postulat que chaque espèce occupe une niche écologique différente, au sein de laquelle elle est la meilleure compétitrice pour une ressource donnée. Les communautés seraient donc des assemblages d'espèces déterminés par des règles de coexistence basées sur les niches des espèces et leurs rôles fonctionnels, au sein desquels la compétition, et par voie de conséquence les risques d'extinction locale seraient limités.

La validation formelle de cette hypothèse passe par l'identification précise de chaque niche, et par la démonstration que, pour une espèce donnée, les performances dynamiques des individus sont très dépendantes de l'occupation d'une niche particulière. Ceci semble hors de portée, compte tenu du peu de connaissance actuelle de l'écologie de la plupart des espèces. Cependant, des validations partielles sont possibles si l'on étudie les différences de comportement le long d'un gradient unique, correspondant à un facteur environnemental bien identifié.

Les cas les plus étudiés en FTH, qui sont par ailleurs les deux principales causes d'hétérogénéité spatiale et temporelle des ressources abiotiques à l'échelle locale, sont :

- la variabilité édaphique liée à la topographie et au substrat géologique,
- la distribution, la taille et la fréquence d'apparition des chablis (les ouvertures créées par la chute d'un ou plusieurs arbres).

La répartition spatiale des espèces montre pour certaines d'entre elles une association nette avec des facteurs édaphiques. Ainsi sur la Piste de St Elie en Guyane française, Sabatier et al. (1997) et Péliissier et al. (2002) mettent en évidence un lien, certes relativement ténu, mais statistiquement valide, entre la composition floristique du peuplement arborescent et les propriétés physico-chimiques du sol (drainage notamment). De plus, ils montrent que certaines espèces occupent des niches édaphiques distinctes : par exemple, *Eperua falcata* Aubl. est abondante, d'une part sur les sols hydromorphes des bas-fonds, et d'autre part sur ceux à drainage vertical bloqué des reliefs, alors qu'*Eschweilera parviflora* (Aubl.) Miers est préférentiellement sur les sols profonds et bien drainés des hauts de pentes et des crêtes. Collinet (1997) met également en évidence l'occupation de niches édaphiques particulières pour certaines espèces du dispositif de Paracou.

Mais les rares études sur le sujet ne permettent pas de conclure avec

certitude pour la plupart des espèces, soit faute d'un échantillonnage suffisant (faible abondance locale), soit parce que de telles relations plante-sol sont rares, et que la plupart des espèces n'ont pas de préférence pour un type de sol particulier, on dit alors qu'elles sont ubiquistes.¹

Le chablis, ce *moteur de la sylvigénèse* selon Oldeman (1990), modifie fortement les conditions lumineuses et édaphiques locales. L'ouverture créée dans la voûte forestière génère un gradient d'intensité de lumière entre le chablis et le sous-bois fermé qui l'entoure, de même qu'à l'intérieur du chablis, entre le centre et sa périphérie. Le long de ce gradient, la gamme des micro-environnements est suffisamment large pour permettre à des espèces aux exigences en lumière très diverses de s'installer avec succès et de se maintenir.

Hypothèses reposant sur l'état d'équilibre des forêts : La seule théorie de la seconde catégorie repose sur l'hypothèse que les écosystèmes hyperdiversifiés comme la FTH ne sont pas à l'équilibre. L'exclusion par la compétition s'exprime bel et bien en FTH mais elle n'atteint son terme (la monodominance d'une espèce) que dans de rares cas où l'écosystème n'est pas perturbé pendant de très longues périodes. Les forêts étant soumises à des perturbations récurrentes (chutes d'arbres, glissements de terrain, cyclones, incendies, etc.), le climax ne serait jamais atteint. Les cas de monodominance représenteraient donc en réalité le climax de la forêt tropicale humide.

Bien que reposant sur un postulat à l'opposé des théories de l'équilibre, l'hypothèse de « perturbation intermédiaire » fait cependant elle aussi largement référence à la théorie de la niche écologique. Généralement attribuée à Connell (1978), mais en réalité formulée explicitement par Grime (1973), l'hypothèse de perturbation intermédiaire (*Intermediate disturbance hypothesis* - IDH) prédit que le plus haut degré de diversité spécifique est atteint sous les régimes de perturbations d'intensité et/ou de fréquence moyennes.

La première validation de cette hypothèse a été obtenue en Guyane sur le dispositif de Paracou (Molino et Sabatier, 2001), où les différents types d'exploitation et de traitements sylvicoles effectués en 1986-1988 (article sur les dispositifs Silvolab, même volume) ont généré une large gamme de perturbation. Sur des placeaux de 20 m × 20 m, la diversité spécifique des arbres de D₁₃₀ compris entre 2 et 10 cm a été mesurée en 1995 – 1997 (8 à 9 ans après la perturbation initiale). La présence d'arbres d'espèces héliophiles² étant cor-

¹ cf. article relations sols-végétation, Freycon, V., RFF-spécial 2003/Guyane.

² On parle aussi d'espèces de lumière. Les espèces héliophiles désignent les espèces réalisant l'ensemble de leur cycle de développement, de la graine à l'arbre adulte reproducteur, à la lumière alors que les sciaphiles le réalisent à l'ombre.

réelée à l'intensité de perturbation, le pourcentage de tiges héliophiles dans le plateau a été utilisé comme indicateur de perturbation (figure 1).

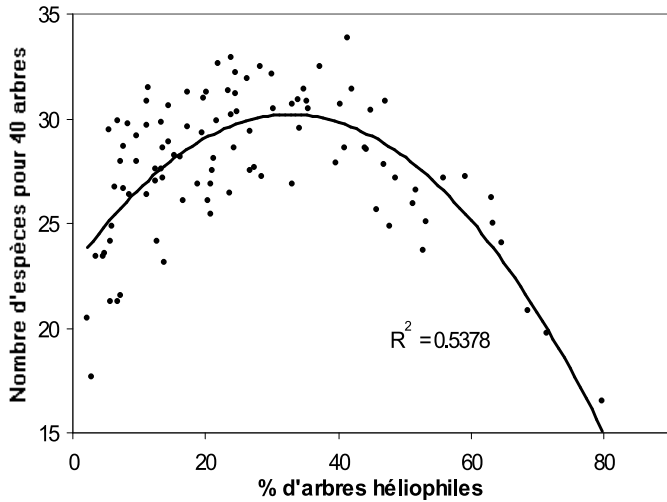


FIG. 1. Richesse spécifique des arbres de 2 à 10 cm de D_{130} dans 99 quadrats de 400 m² du dispositif de Paracou, en fonction du niveau de perturbation estimé par le pourcentage d'individus héliophiles. La richesse spécifique est calculée par la méthode de raréfaction de Hurlbert (1971) pour un effectif standard de 40 arbres. Paramètres de la régression : $y = 22,860 + 0,448x - 0,007x^2$; $F_{2,96} = 55,86$; $p < 0.0001$. (adapté de Molino & Sabatier 2001)

La relation obtenue entre richesse spécifique (standardisée pour un effectif de 40 individus) et niveau de perturbation présente une forme en cloche parfaitement conforme à l'IDH. Aux faibles perturbations (forêt non exploitée et sans chablis naturels récents), la diversité spécifique est relativement faible et les héliophiles peu nombreuses, voire absentes. A l'autre extrémité du gradient de perturbation (traitements sylvicoles les plus intenses), les héliophiles dominent largement et la diversité est également faible. Entre ces deux extrêmes, le peuplement est mélangé, et la diversité atteint un maximum.

En outre, des analyses plus fines (Arim et Barbosa, 2002) ont montré que, au sein même de chacun des deux groupes d'héliophiles et de non-héliophiles, la composition évolue fortement le long du gradient, et présente une richesse maximum pour des perturbations intermédiaires. L'effet des perturbations

sur la richesse spécifique ne se résume donc pas à une modification des proportions des deux groupes dans le mélange local. Il se traduit aussi par une évolution, le long du gradient, des distributions d'abondance des espèces au sein de chacun des groupes. Autrement dit, les héliophiles présentes (en petit nombre) aux faibles perturbations ne sont pas les mêmes que celles qui dominent le peuplement aux fortes perturbations, et inversement chez les non-héliophiles.

Hypothèses de distribution aléatoire Pour les théories de la 3ème catégorie, regroupées sous le terme de « dispersal assembly perspective », la dynamique des communautés est sous contrôle principal de processus stochastiques liés à la mortalité, au recrutement et à l'immigration (Hubbell, 2001). Le mécanisme principal permettant la coexistence des espèces est la limitation

par le recrutement (d'où le nom de *recruitment limitation hypothesis*), définie par « l'échec du recrutement d'une espèce dans des conditions favorables à sa croissance et à sa survie » (Hubbell et al., 1999).

La communauté est dans ce cas un assemblage d'espèces déterminé par la dispersion, non par la niche. Cette conception s'inscrit dans le cadre plus large des théories neutralistes en écologie des communautés, dont l'exemple le plus connu est la théorie de la géographie insulaire (Mac Arthur et Wilson, 1967), dans laquelle les espèces sont considérées comme équivalentes et traitées de façon similaire.

Dans sa théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie, Hubbell suppose la neutralité au niveau individuel (Hubbell, 2001). La communauté considérée est un ensemble d'individus occupant un même niveau trophique. Les individus sont équivalents du point de vue écologique, au sens où les interactions au sein du niveau trophique considéré sont régies indépendamment de l'espèce. Dans ce schéma, la dissémination est fondamentale et constitue la principale limitation spatiale à la colonisation de sites favorables. Elle détermine la quantité de diaspores présentes localement et dont dépend la probabilité de recrutement.

Vers une « réconciliation » ? Les mécanismes décrits ci-dessus ne sont pas mutuellement exclusifs, mais leur importance respective reste à établir (Brokaw et Busing, 2000; Molino et Sabatier, 2001), de même que les facteurs susceptibles de la faire varier.

Un moyen de prendre en compte toutes ces hypothèses simultanément dans un même schéma d'analyse est de décomposer la variance de la diversité spécifique en une série de parts distinctes et que l'on peut donc additionner. Une telle « décomposition additive de la diversité » pourrait permettre de séparer les uns des autres tous les facteurs susceptibles d'influencer la diversité locale d'un peuplement : les différents facteurs environnementaux (climat, topographie, sol, lumière, etc.), l'histoire récente (perturbations) ou plus ancienne (évolution), le hasard (limitation du recrutement), mais aussi le mode d'échantillonnage (taille et dispersion des parcelles, Pélissier et al. (2002)).

Couteron et al. (2003) en donnent une illustration partielle en analysant les résultats de l'inventaire forestier de Counami (22 000 arbres de $D_{130} \geq 10$ cm dans 411 parcelles de 0,3 ha réparties systématiquement sur les 12 000 ha du massif). Ils décomposent les variations de la composition floristique (limitée à une soixantaine d'espèces bien identifiées) du peuplement arborescent en plusieurs parts non redondantes, chacune expliquée par un facteur différent. Les deux principaux facteurs sont la topographie et la structure du peuple-

ment (distribution des diamètres). Une fois éliminés ces deux effets, ainsi que celui des autres variables mesurées, il reste une part « inexplicée » mais parfaitement quantifiée.

Dès lors que les données de base seraient disponibles pour d'autres variables environnementales, cette part pourrait à son tour être décomposée. En dernier lieu, l'effet de l'échantillonnage pourrait être lui aussi isolé par comparaison avec un autre inventaire du même dispositif reposant sur des tailles et une distribution différente des parcelles. Finalement, le résidu se limiterait aux effets du hasard (limitation du recrutement).

Un lien est sans doute envisageable entre la *niche assembly perspective* et *og dispersal assembly perspective*, grâce à la notion de redondance écologique (Walker, 1992). La redondance peut être envisagée au niveau spécifique : des espèces présentant des réponses similaires à un ensemble de conditions environnementales font partie d'un même groupe de plantes. Dans un modèle général de communauté, on peut faire l'hypothèse que la différenciation de niche est essentielle à un niveau supra-spécifique et permet la coexistence de groupes d'espèces.

Au sein de ces groupes, la neutralité s'exercerait. La pérennité d'un groupe serait assurée par la survie des individus de ce groupe quelle que soit l'espèce à laquelle ils appartiennent. Si l'identification de groupes d'espèces distincts relève de la théorie la niche, l'appartenance de plusieurs espèces à un groupe repose sur la redondance des espèces. A travers l'utilisation de groupes d'espèces, niche et redondance écologiques apparaissent comme des concepts très liés, chacun s'exerçant à un niveau différent.

Comme déjà mentionné, le concept de niche comme celui de la redondance ne peuvent être vérifiés que pour quelques facteurs environnementaux. Ce sont des concepts très complexes à définir en pratique. En conséquence, leur validation et l'identification de leur niveau d'intervention est difficile à mettre en œuvre.

Les résultats de Molino et Sabatier (2001) montrent cependant que les abondances relatives d'espèces, classés à partir du seul facteur lumière (la niche est donc ici très simplifiée) différent selon le degré d'ouverture du couvert. Un résultat contradictoire est présenté par Hubbell et al. (1999) sur l'île de Barro Colorado (Panama). Aucune variation dans l'abondance relative des groupes d'espèces n'est décelée entre le sous-bois et les trouées. Ce résultat, par ailleurs contesté au plan méthodologique (Sheil et Burslem, 2003) pourrait être expliqué par une structure de communauté différente. La forêt de l'île de Barro Colorado serait une (vieille) forêt secondaire dont la composition floristique serait encore dominée par des espèces à tendance héliophile.

2 Le regroupement des espèces

L'identification de différents groupes d'espèces peut être vue comme une approche simplifiée des niches écologiques. Au niveau de la communauté, l'identification de groupes est une étape indispensable pour démontrer que les espèces s'organisent le long d'un gradient de ressources en fonction de leur utilisation préférentielle des ressources et de leurs performances. Ces variations le long de ces gradients étant certainement continues, la difficulté majeure de tout exercice de regroupement consiste à définir les limites des groupes.

Outre l'intérêt pour les théories de la diversité spécifique, le regroupement d'espèces répond à des objectifs plus généraux visant à mieux décrire les structures forestières et mieux comprendre et généraliser leur fonctionnement. Il trouve des applications concrètes dans la modélisation.

Il n'existe pas de classification universelle. Le regroupement obtenu va dépendre de l'objectif initial, de l'échelle d'étude et de la variable environnementale prise en compte, voire de la fonction de l'écosystème (on parle alors de *groupes fonctionnels*, voir plus bas).

Deux grandes approches pour le regroupement d'espèces peuvent être distinguées. La première, la plus ancienne, repose surtout sur une connaissance empirique des espèces d'arbres, ce qui a permis de distinguer des groupes d'espèces aux comportements extrêmes dans la dynamique forestière. C'est une tentative de formalisation des connaissances empiriques acquises par les forestiers et écologues. L'autre approche, visant à identifier un plus grand nombre de groupes, repose sur une analyse quantifiée de données avec un choix *a priori* de variables à mesurer pour regrouper les espèces.

Ces deux approches vont être présentées ci-dessous et illustrées par des exemples d'études qui se sont déroulées en Guyane française.

2.1 Reconnaissance de quelques groupes d'espèces aux comportements extrêmes

En FTH, deux groupes (parfois trois) sont classiquement reconnus depuis Aubreville (1938) et Van Steenis (1956). Les écologues et forestiers regroupent les espèces selon leurs places et leurs rôles dans les différentes phases de la dynamique forestière (phases d'ouverture, de maturation et de fermeture définies par Swaine et Whitmore (1988)).

Les espèces pionnières sont présentes dans des phases d'ouverture (de tailles suffisantes) du couvert forestier d'origine naturelle ou anthropique. Ce sont les premières espèces à coloniser les zones perturbées. Elles peuvent être

facilement reconnues dans les forêts tropicales d'Amérique (genre *Cecropia* Loebl.) comme dans les forêts d'Asie (genre *Macaranga* Thouars), notamment celles dont les semences se conservent dans la banque de graines du sol (Prevost, 1983).

Un ensemble de traits biologiques relatifs à la biologie de la reproduction, à l'installation et à la croissance de juvéniles et d'arbres, à la physiologie et à la morphologie de différents stades de développement sont associés aux espèces pionnières (Bazzaz et Pickett, 1980; Turner, 2001). Les espèces pionnières ont une durée de vie limitée (quelques décennies), une fructification précoce, continue et abondante. Les graines peuvent garder leur pouvoir germinatif pendant plusieurs mois, voire plusieurs années et constituent une réserve abondante dans le sol. Tout le cycle de développement d'un individu (de la graine à l'arbre mature) se déroule en pleine lumière. Les arbres sont caractérisés par une croissance très rapide. A Paracou, la plus forte croissance diamétrique (80,0 mm/an) est enregistrée pour *Cecropia obtusa* Trécul (Gourlet-Fleury et Houllier, 2000). Une valeur similaire (73,4 mm/an) est atteinte par *Ochroma pyramidale* (Cav.) Urb. (balsa) sur le dispositif permanent de l'île de Barro Colorado (Panama, Condit et al. (1993)).

Les espèces non-pionnières (appelées aussi « climaciques ») se définissent par opposition aux espèces précédentes. Elles se retrouvent dans toutes les strates de hauteur (des espèces de sous-bois aux espèces émergentes). Une caractéristique générale est la tolérance à l'absence de lumière par les plantules et les jeunes arbres.

Un troisième groupe d'espèces est parfois distingué. Ce groupe intermédiaire est défini pour désigner les espèces nomades à vie longue (Van Steenis, 1956), les secondaires tardives (Budowski, 1965) ou encore les géantes anémochores. Ces espèces présentent avec les pionnières des caractéristiques communes mais ont une durée de vie plus longue, une croissance moins rapide et atteignent de plus grandes tailles.

L'utilisation de ces groupes a facilité l'échange entre scientifiques et forestiers comme souligné par Swaine et Whitmore (1988). La classification peut également reposer sur le tempérament de l'espèce, défini par Oldeman et Van Dijk (1991) comme « *l'ensemble des réactions de croissance et de développement présentées par un arbre dans son environnement durant son cycle de vie* ».

Pour la plupart des auteurs, le tempérament est utilisé dans un sens restrictif et se limite aux besoins de lumière de l'espèce. Les auteurs précédemment cités définissent 6 groupes d'espèces selon le besoin de lumière et le stade de développement de l'individu (jeune, immature et mature). On recon-

naît sans trop de difficultés les tempéraments extrêmes, les héliophiles et les sciaphiles. On peut également parler de différents « niveaux de tolérance » à l'ombrage (intolérantes, tolérantes). Un groupe intermédiaire entre les deux extrêmes apparaît également (hémi-tolérantes), caractérisant les espèces capables de débiter leur cycle de vie en sous-bois mais dont la survie va être très dépendante d'une ouverture.

C'est surtout pendant les stades jeunes, et au cours des phases les plus précoces de « cicatrisation » du chablis que le tempérament peut être étudié et mis en évidence *in situ*.

Le nombre de tempéraments réellement identifiés se limite à trois types. En outre, on ne peut pas attribuer avec certitude un tempérament particulier à la plupart des espèces. Là encore, sans qu'il soit possible d'affirmer que c'est par manque d'informations ou bien parce qu'elles sont généralistes, c'est-à-dire capables de se développer dans une large gamme d'environnements lumineux. Cependant, le caractère héliophile est plus facile à identifier et surtout à quantifier que la caractéristique sciaphile. Molino et Sabatier (2001) ont ainsi pu, en compilant les études antérieures, identifier un groupe d'espèces héliophiles suffisamment représentatif pour que la proportion de tiges appartenant à ces espèces reflète le degré d'héliophilie des peuplements qu'ils ont étudiés. La même démarche n'aurait pu être menée, en l'état actuel des connaissances, pour la sciaphilie.

En pratique, l'identification et la reconnaissance des tempéraments n'a été faite qu'après de nombreuses observations des environnements lumineux occupés par les espèces. Or la lumière étant associée aux phases de la dynamique forestière, le parallèle est souvent fait entre espèces de lumière et espèces pionnières de même qu'entre espèces de sous-bois et sciaphiles.

En Guyane, la plupart des espèces sont classées selon leur caractère pionnier/non-pionnier et/ou selon leur degré d'héliophilie. Ainsi, Riera et al. (1990) distinguent les espèces pionnières, les cicatricielles (pionnières à vie longue et héliophiles) et les dryades (sciaphiles à vie longue).

3 Reconnaissance de groupes d'espèces à partir d'analyses de données

On sait reconnaître « intuitivement » des espèces jouant des rôles différents dans la dynamique. Peut-on baser cette reconnaissance sur des caractères propres aux espèces, mesurables afin de valider l'existence de groupes ? Comment le rôle dans la dynamique forestière peut-il être traduit et mesuré par une ou plusieurs caractéristiques de l'espèce (traits démographiques, mor-

phologiques, physiologiques, etc.) ? Et notamment quels traits traduisent des exigences lumineuses ? Et enfin, est-il possible de mettre en évidence un plus grand nombre de groupes que ceux définis précédemment et qui ne représentent qu'une partie de la diversité des comportements des espèces ? Cette approche repose sur l'analyse quantitative de variables.

3.1 Les variables dynamiques

Ces variables, appelées également traits démographiques, sont relatives au recrutement, à la croissance et à la mortalité des arbres. Elles ont été utilisées afin de regrouper les espèces jouant le même rôle dans la dynamique, c'est-à-dire présentant les mêmes comportements lors des processus de mortalité, de croissance et de recrutement.

Ces groupes sont établis pour être utilisés dans des modèles de dynamique forestière. Deux stratégies sont communément utilisées. Certains auteurs regroupent les espèces pour chacun des processus dynamiques (par exemple pour la croissance (Gourlet-Fleury et Houllier, 2000; Vanclay, 1991)). Deux espèces peuvent appartenir au même groupe de croissance mais à des groupes distincts pour la mortalité. L'intérêt pour la modélisation est de constituer des groupes présentant le maximum d'homogénéité (en réduisant la variance intra-groupes) mais les groupes obtenus n'ont pas toujours de signification écologique. L'autre approche consiste à rechercher un seul groupement d'espèces élaboré à partir des données de tous les processus dynamiques. Plus hétérogènes, ces groupes peuvent cependant être interprétés d'un point de vue écologique (Favrichon, 1994).

Quelle que soit la stratégie, le regroupement des espèces repose sur l'analyse de données issues de dispositifs de recherche couvrant de larges surfaces et suivis sur plusieurs années, permettant ainsi le calcul des paramètres dynamiques. Lorsque les groupes sont établis, les auteurs recherchent des relations entre ces groupes et des variables plus faciles à mesurer.

Les structures diamétriques, par exemple, résultent du comportement dynamique de l'espèce et peuvent être interprétées comme une expression de leur tempérament (Rollet, 1974) et de l'équilibre d'une population. La forme de la distribution renseigne sur la sensibilité de l'espèce à la lumière. Selon Rollet (1974), une structure de type exponentielle décroissante caractérise les espèces tolérantes alors qu'une structure en cloche caractérise les essences héliophiles (non-tolérantes). Ces structures doivent être cependant interprétées avec précaution car elles peuvent être le reflet d'un fonctionnement local de l'espèce sous l'influence de caractéristiques édaphiques particulières.

3.2 Les variables morphologiques

Les variables morphologiques, par exemple la densité du bois sont également utilisées comme indicatrices du comportement de croissance (Favrichon, 1994; Köhler et al., 2000) alors que la hauteur maximum est considérée comme un indicateur de la durée de vie (Budowski, 1965; Swaine et Whitmore, 1988).

Trois travaux guyanais illustrent les points mentionnés plus haut. Ils ont regroupé les espèces en fonction de paramètres de structure et de dynamique (Collinet, 1997; Favrichon, 1994; Gourlet-Fleury, 1997; Gourlet-Fleury et Houllier, 2000). L'objectif de ces regroupements était de décrire un peuplement forestier par sa structure (Collinet, 1997) ou de prédire l'évolution de la ressource ligneuse par la modélisation (Favrichon, 1994; Gourlet-Fleury, 1997; Gourlet-Fleury et Houllier, 2000).

Ces trois travaux ont pour objectif commun de grouper les espèces à partir d'une « mesure » de leur tempérament couplée à d'autres variables (tableau 1). Ces études ont été réalisées pour les espèces les plus abondantes sur le site de Paracou. Ces études diffèrent cependant par le choix des données utilisées pour mesurer ce tempérament.

Collinet (1997) a groupé les espèces en fonction de la place qu'elles occupent dans la structure verticale de la forêt. La relation hauteur-diamètre définit le point de libération qui représente une hauteur moyenne au-delà de laquelle les arbres se libèrent de la concurrence pour la lumière et entrent dans une phase de libre développement. La croissance en diamètre est alors favorisée par rapport à la croissance en hauteur. Pour des espèces présentant des tailles potentielles proches, celles qui se libèrent à une faible hauteur seront considérées comme peu exigeantes en lumière. Ce paramètre est indicateur du tempérament de l'espèce.

Pour Gourlet-Fleury (1997), le tempérament est caractérisé par la dépendance entre l'accroissement en diamètre et différents indices de compétition, symétriques (traduisant une sensibilité à la compétition pour l'espace, la lumière, l'eau et les éléments minéraux) et asymétriques (traduisant une sensibilité à la compétition pour la lumière). Ces indices, combinés à une variable de taille, sont utilisés pour définir des groupes dans lesquels le comportement en croissance est homogène, c'est-à-dire qu'il est possible, au sein de ces groupes, de calibrer des modèles de croissance sur les résidus desquels ne subsiste plus aucun effet espèce (Gourlet-Fleury et Houllier, 2000).

Favrichon (1994) utilise 17 variables décrivant la structure diamétrique et la dynamique des espèces. L'analyse par des méthodes de classification (Analyse en Composantes Principales puis classification non hiérarchique) aboutit à

TAB. 1

Caractéristiques écologiques des groupes d'espèces d'arbres obtenus lors des travaux réalisés en Guyane française (dispositif de Paracou).

Auteurs	Variables utilisées pour le regroupement		Groupes obtenus	
	Structure	Dynamique		
Collinet (1997)	Point de libération		A	espèces de sous-bois (≤ 25 m), peu exigeantes en lumière
			B	espèces de taille moyenne (≤ 35 m), peu exigeantes en lumière
	Hauteur moyenne		C	espèces de grande taille (≤ 40 m), aux exigences en lumière nuancées
			D	espèces de grande taille (≥ 45 m), aux exigences en lumière nuancées
	Diamètre moyen		E	espèces émergentes (≥ 45 m)
Gourlet- Fleury (1997)	Indices de compétition	Croissance (résidu du modèle de croissance)		
Gourlet- Fleury & Houiller (2000)	Taille (<i>diamètre</i>)			Taille diamétrique potentielle
				Sensibilité à la compétition
			1	petite
			2	moyenne à grande
			3	grande
Favrichon (1994)	Effectifs par classes de diamètre	Croissance	4	moyenne à grande
			5	petite
			1	taxons tolérants de strate inférieure et moyenne
			2	taxons tolérants de la voûte
			3	taxons semi-tolérants émergents
	Dimension potentielle (<i>hauteur et diamètre</i>)	Taux de mortalité et de recrutement	4	taxons héliophiles de la voûte
			5	taxons héliophiles de strate inférieure

cinq groupes d'espèces qui se distinguent principalement par leur hauteur potentielle et le caractère héliophile des espèces (dédit des taux de recrutement et de croissance des petites tiges).

Parmi l'ensemble des variables retenues, certaines ont une importance plus grande dans la constitution des groupes. Pour les trois classifications, la taille (en diamètre ou en hauteur) et le tempérament sont les deux critères déterminants. Cependant, la comparaison des trois classifications met en évidence la faible correspondance entre elles, exceptés pour les groupes des extrêmes :

- le groupe 5 de Favrichon correspond au groupe 5.3 de Gourlet-Fleury.

Ce sont les espèces pionnières à croissance rapide.

- le groupe A de Collinet correspond au groupe 1 de Gourlet-Fleury et au groupe 1 de Favrichon. On trouve dans ces groupes les espèces sciaphiles de sous-bois.

Cet exemple montre, comme le soulignent les auteurs, que les classifications restent très dépendantes de l'objectif de regroupement et donc du choix des variables sélectionnées. La comparaison illustre des approches différentes et complémentaires pour appréhender le tempérament des espèces.

3.3 Les variables écophysiological

D'autres variables comme les variables écophysiological, et notamment toutes celles centrées sur les capacités photosynthétiques des espèces ont été beaucoup utilisées pour démontrer les différences de tempérament vis-à-vis de la lumière et justifier le regroupement d'espèces.

En Guyane, Roggy (1998) propose un regroupement d'espèces qui se distinguent selon le mode d'acquisition de l'azote (Roggy, 1998). Un groupe d'espèces utilise l'azote atmosphérique alors que les deux autres utilisent l'azote du sol sous la forme nitrate ou ammonium. Ces trois contributions au cycle de l'azote sont clairement démontrées et les groupes peuvent donc être considérés comme des groupes fonctionnels au sens de Lavorel et al. (1997), c'est-à-dire que chaque groupe remplit une fonction au sein de l'écosystème.

Ces traits fonctionnels mis en évidence par l'approche isotopique ($\delta^{15}\text{N}$)³ présentent également des correspondances avec ceux mis en évidence sur la base des caractéristiques de dynamique de croissance et d'héliophilie des espèces. Le nitrate est utilisé préférentiellement par les espèces pionnières alors que l'ammonium est utilisé par les non-pionnières.

Les travaux de Bonal et al. (2000) se sont concentrés sur la variabilité interspécifique de la discrimination isotopique du carbone (noté $\delta^{13}\text{C}$) des feuilles de lumière de 102 espèces d'arbres dans un peuplement de 1 hectare. Ce trait fonctionnel est un indicateur de l'efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque⁴. Des différences ont été mises en évidence entre les valeurs moyennes de groupes d'espèces établis en fonction de leur tolérance à l'ombre, selon un classement établi à partir de diverses sources bibliographiques (notamment Favrichon (1994)). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus élevées sont enregistrées pour les espèces tolérantes à l'ombre confirmant les premiers résultats de (Guehl

³ Le delta mesure la ségrégation de l'isotope lourd.

⁴ WUE_{int} (Intrinsic Water Use efficiency) est le rapport entre l'assimilation nette de CO_2 et la conductance stomatique pour la vapeur d'eau.

et al., 1998) et les plus faibles pour les héliophiles. Les espèces héliophiles présentent des valeurs intermédiaires, proches des espèces tolérantes. Les séquences établies à partir des deux gradients (valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et tolérance à l'ombre) ne sont donc pas identiques. Les différences de valeur de $\delta^{13}\text{C}$ entre espèces et groupes d'espèces semblent liées au fonctionnement stomatique de la feuille (Bonal et Guehl, 2001) mais l'interprétation écologique de ces différences n'est pas encore établie.

Conclusion

De nombreux mécanismes ont été proposés pour expliquer le maintien de la diversité spécifique. Palmer (1994) en recense plus de 120. Ces mécanismes ne sont pour la plupart pas exclusifs et peuvent avoir des fondements communs comme pour les hypothèses de la niche et de la perturbation intermédiaire. L'enjeu actuel est de déterminer l'importance relative de quelques-uns de ces mécanismes. Souvent séduisantes, ces hypothèses restent en pratique très difficiles à valider à partir de données de terrain. Ces données ne concernent souvent que quelques espèces, quelques stades de développement, et sont collectées sur une courte période de temps. Il est ainsi délicat de généraliser à l'échelle de la communauté les mécanismes mis en évidence.

Les hypothèses s'appuyant sur l'écologie de l'espèce à travers l'occupation d'une niche et ceux insistant sur les processus stochastiques ont reçu ces dernières années beaucoup d'attention (Brokaw et Busing, 2000). Les nombreux exemples de regroupements d'espèces effectués sur la base de l'étude de leur comportement écologique montrent qu'il existe à la fois une forte variabilité de comportements et en même temps une certaine redondance écologique, vis-à-vis de certains facteurs environnementaux. A partir de ce constat, il est vraisemblable que la distribution des espèces au sein d'une communauté dépend à la fois de facteurs liés à la niche et de facteurs aléatoires.

Les travaux en cours en Guyane portent sur quelques populations d'espèces cibles choisies en fonction de leurs différences de comportements écologiques. Ces travaux visent (i) à identifier les traits propres aux espèces et les mécanismes expliquant la répartition spatiale des individus et l'évolution d'une population et (ii) à évaluer l'importance de phénomènes stochastiques dans la structuration de ces populations.

Connaître le rôle respectif des mécanismes à l'origine de la diversité spécifique est une étape importante pour la gestion et la conservation des communautés d'arbres au sein de ces écosystèmes. Pour le cas des espèces rares par exemple, il est essentiel de savoir si leur maintien est lié à des phénomènes

stochastiques ou au contraire à des mécanismes compensatoires favorisant les performances de ces espèces au détriment d'espèces dominantes (Connell et al., 1984). De même la mise en évidence d'un impact des perturbations sur la diversité spécifique peut conduire à l'élaboration de nouvelles règles d'exploitation se concentrant sur la maîtrise des tailles des trouées d'exploitation ou sur la fréquence des rotations par exemple.

Références

- ARIM, M. et BARBOSA, O., 2002, Humped pattern of diversity : fact or artifact ?, *Science*, **297** : 1763a.
- AUBREVILLE, A., 1938, La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française, *Annales des Sciences Coloniales*, p. 1–9.
- BAZZAZ, F. et PICKETT, S., 1980, Physiological ecology of tropical succession : a comparative review, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11** : 287–310.
- BECKER, P., LEE, L., ROTHMAN, E. et HAMILTON, W., 1985, Seed predation and the coexistence of tree species : Hubbell's models revisited, *Oikos*, **44** : 382–390.
- BONAL, D. et GUEHL, J., 2001, Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange responses to drought in seedlings of tropical rainforest species, *Functional Ecology*, **15** : 490–496.
- BONAL, D., SABATIER, D., MONTPIED, P., TREMEAUX, D. et GUEHL, J., 2000, Interspecific variability of $\delta^{13}C$ among trees in rainforests of French Guiana : functional groups and canopy integration, *Oecologia*, **124**(3) : 454–468.
- BROKAW, N. et BUSING, R., 2000, Niche versus chance and tree diversity in forest gaps, *Trends in Ecology and Evolution*, **15**(5) : 183–188.
- BUDOWSKI, G., 1965, Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes, *Turrialba*, **15**(1) : 40–42.
- CLARK, D. et CLARK, D., 1984, Spacing dynamics of a tropical rain forest tree : evaluation of the Janzen-Connell model, *American Naturalist*, **124**(6) : 769–788.
- COLLINET, F., 1997, *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou - Guyane)*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 1992, Short-term dynamics of a neotropical forest, *Bioscience*, **42**(11) : 822–828.
- CONDIT, R., HUBBELL, S. et FOSTER, R., 1993, Identifying fast-growing native trees from the Neotropics using data from a Large permanent census plot, *Forest Ecology and Management*, **62**(1-4) : 123–143.

- CONNELL, J., 1971, On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forests, *dans* d. B. P. . G. G.R. (Réd.), *Dynamics of populations*, p. 298–312, Centre for Agricultural Publishing and Documentation.
- CONNELL, J., 1978, Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, **199** : 1302–1310.
- CONNELL, J., TRACEY, J. et WEBB, L., 1984, Compensatory recruitment, growth, and mortality as factors maintaining rain forest tree diversity, *Ecological Monographs*, **54(2)** : 141–164.
- COUTERON, P., PÉLISSIER, R., MAPAGA, D., MOLINO, J.-F. et TEILLIER, F., 2003, Drawing ecological insights from a mangement-oriented forest inventory in French-Guiana, *Forest Ecology and Management*, **172** : 89–108.
- FAVRICHON, V., 1994, Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise, *Revue Ecologie-La Terre et La Vie*, **49** : 379–403.
- GOURLET-FLEURY, S., 1997, *Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - Guyane française)*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- GOURLET-FLEURY, S. et HOULLIER, F., 2000, Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana, *Forest Ecology and Management*, **131** : 269–289.
- GRIME, J., 1973, Competitive exclusion in herbaceous vegetation, *Nature*, **242** : 344–347.
- GUEHL, J., DOMENACH, A., BEREAU, M., BARIGAH, T., CASABIANCA, H., FERHI, A. et GARBAYE, J., 1998, Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana : a dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$), *Oecologia*, **116(3)** : 316–330.
- HAMMOND, D. et BROWN, V., 1998, Disturbance, phenology and life-history characteristics : factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings, *dans* N. Brown (Réd.), *Dynamics of tropical communities*, p. 51–78, Blackwell, Oxford.
- HUBBELL, S., 1980, Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests, *Oikos*, **35** : 214–229.
- HUBBELL, S., 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Oxford.
- HUBBELL, S., FOSTER, R., HARMS, K., CONDIT, R., WECHSLER, B., WRIGHT, S. et LOO DE LAO, S., 1999, Light-gap disturbances, recruitment limitation and tree diversity in a neotropical forest, *Science*, **283** : 554–557.
- JANZEN, D., 1970, Herbivores and the number of tree species in tropical forests, *American Naturalist*, **104** : 501–528.
- KEDDY, P., 1992, Assembly and response rules : two goals for predictive community ecology, *Journal of Vegetation Science*, **3** : 157–164.

- KÖHLER, P., DITZER, T. et HUTH, A., 2000, Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests, *Journal of Tropical Ecology*, **16** : 591–602.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J. et FORBES, T., 1997, Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance, *Trends in Ecology and Evolution*, **12(12)** : 474–478.
- MAC ARTHUR, R. et WILSON, O., 1967, An equilibrium theory of insular zoogeography, *Evolution*, **17** : 373–387.
- MOLINO, J. F. et SABATIER, D., 2001, Tree diversity in tropical rain forests : A validation of the intermediate disturbance hypothesis, *Science*, **294(5547)** : 1702–1704.
- OLDEMAN, R., 1990, *Forests : elements of silvology*, Springer-Verlag, Berlin.
- OLDEMAN, R. et VAN DIJK, J., 1991, Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees, dans A. Gomez-Pompa, T. Whitmore et M. Hadley (Réd.), *Rain forest regeneration and management, Man and the biosphere series*, t. 6, p. 21–65, UNESCO and The Parthenon publishing group, Paris.
- PALMER, M., 1994, Variation in Species Richness - Towards a Unification of Hypotheses, *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **29(4)** : 511–530.
- PÉLISSIER, R., DRAY, S. et SABATIER, D., 2002, Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints : an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis, *Plant Ecology*, **162** : 143–156.
- PREVOST, M.-F., 1983, Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française, *Revue d'écologie - La Terre et La Vie*, **38(2)** : 82–92.
- RIERA, B., PUIG, H. et LESCURE, J., 1990, La dynamique de la forêt naturelle, *Bois et Forêts des Tropiques*, **219** : 69–78.
- ROGGY, J.-C., 1998, *Contribution des symbioses fixatrices d'azote à la stabilité de l'écosystème forestier tropical humide*, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon 1.
- ROLLET, B., 1974, L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine, *Rap. tech.*, CTFT.
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PRÉVOST, M.-F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. et CURMI, P., 1997, The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest, *Plant Ecology*, **131(1)** : 81–108.
- SHEIL, D. et BURSLEM, D., 2003, Disturbing hypotheses in tropical forests, *Trends in Ecology and Evolution*, **18(1)** : 18–26.
- SWAINE, M. et WHITMORE, T., 1988, On the definition of ecological species groups in tropical rain forests, *Vegetatio*, **75** : 81–86.
- TER STEEGE, H., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN ANDEL, T., DUIVENVOORDEN, J., DE OLIVEIRA, A., EK, R., LILWAH, R., MAAS, P. et MORI, S., 2000, An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield, *Journal of Tropical Ecology*, **16** : 801–828.

- TURNER, I., 2001, *The ecology of trees in the Tropical Rain Forest*, Cambridge Tropical Biology Series, Cambridge.
- VALENCIA, R., BALSLEV, H. et MINO, G., 1994, High tree alpha-diversity in amazonian Ecuador, *Biodiversity and Conservation*, **3(1)** : 21–28.
- VAN STEENIS, C., 1956, Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types - the biological nomad theory, *dans* UNESCO (Réd.), *Symposium on humid tropics vegetation*,, p. 212–125, Paris.
- VANCLAY, J. K., 1991, Aggregating Tree Species to Develop Diameter Increment Equations for Tropical Rain-Forests, *Forest Ecology and Management*, **42(3-4)** : 143–168.
- WALKER, B., 1992, Biodiversity and ecological redundancy, *Conservation Biology*, **6(1)** : 18–23.
- WILSON, J., 1994, Who makes the assembly rules?, *Journal of Vegetation Science*, **5** : 275–278.

ZIP Hemiphots

**B.2 Local disturbance, forest structure and dispersal effects on
saplings distributions of light-demanding and shade-tolerant
species in a French Guianian forest**

Accepté pour publication dans *Acta Oecologica*

Local disturbance, forest structure and dispersal effects on sapling distribution of light-demanding and shade-tolerant species in a French Guianian forest

Flores O.^a, Gourlet-Fleury S.^a, Picard, N.^a

^aCIRAD - UPR Dynamique forestière, TA 10/D, Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France

Abstract

The influence of environmental conditions and distance to nearest conspecific adult was determined to explain the distribution of saplings of six tree species in a lowland rain forest of French Guiana. The six focal species were three anemochorous light-demanding non-pioneer species: *Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea*, *Tachigali melinonii*, and three zoochorous shade-tolerant species: *Bocoa prouacensis*, *Oxandra asbeckii*, *Pogonophora schomburgkiana*. The study was conducted at the research station of Paracou on forest plots differing in past logging treatments. The description of local environment included a characterization of past disturbance intensity ($n = 5$ variables), current stand ($n = 4$) and canopy structure ($n = 3$). Zero Inflated Poisson models were calibrated for each species to explain sapling numbers according to environmental conditions and distance to the nearest conspecific adult. These models extend generalized multiple regression to the case of discrete data with many zero counts. Model predictions were consistent with species temperaments: as expected, saplings of the light-demanding species were found more in disturbed and open local conditions while more saplings of the shade-tolerant species survived in stable and dense places. Predicted establishment curves of saplings around adults showed contrasting behaviour among the species and did not systematically match with *a priori* expectations. These results are discussed in relation with dispersal syndromes and known establishment patterns in forest regeneration. Both differences in species shade-tolerance in early regeneration stages and dispersal limitation proved to account for sapling distribution in the understorey.

Key words: canopy openness, dispersal limitation, disturbance, French Guiana, stand structure, sapling distribution, Zero Inflated Poisson models

1 Introduction

In tropical forests, species diversity reaches global maxima at multiple trophic levels despite intense competition for resources including space. Such diversity relates somehow to the level of environmental heterogeneity, suspected to be maximal among terrestrial ecosystems (Ricklefs, 1977). For fixed organisms such as trees, the local occurrence of any species relies on both the suitability of the local environment for survival and the dispersal success of adults. This view refers to the dual scheme of the "niche assembly" perspective and the "dispersal assembly" perspective of community ecology (Hubbell, 2001). In the niche perspective, interspecific competition leading to niche partitioning is the main explanatory mechanism of species coexistence (Grubb, 1977). Alternatively, in the dispersal assembly perspective, coexistence primarily stems from recruitment limitation (Clark et al., 1999).

A major axis along which niche partitioning exists in tropical forests is species sensitivity to disturbance (Whitmore, 1991). Stand disturbance influences the spatial distribution of species according to their respective temperaments. For a given species, the series of development and growth responses to environmental conditions over the life-cycle defines its temperament (Oldeman and Van Dijk, 1991). Species temperaments can be assessed as the average trajectory of trees in the two-dimensional plan of the radiative level of the environment versus the life-stages. For instance, pioneer species whose temperament is well-known, occur in highly radiative environment at all life-stages (Swaine and Whitmore, 1988; Dalling et al., 1998; Kobe, 1999). At a given stage, the realized niche of a species depends on its temperament.

Recruitment limitation at a local scale results mainly from dispersal limitation and chance (Brokaw and Busing, 2000; Dalling et al., 2002). Species dispersal attributes control their ability to colonize new sites. Pioneer species show adaptive traits such as small-sized, well-dispersed and dormant seeds which is common for species where survival depends on unpredictable environmental conditions. The relation is less straightforward for non-pioneer species which account for most of tree species. A trade-off between dispersal ability and early life-stage survival is commonly reported, although sometimes not obvious for tree species (Foster and Janson, 1985; Kelly, 1995; Leishman et al., 1995; Westoby et al., 1996). Dispersal and survival as functions of distance determines the recruitment pattern around seed sources which is critical in population dynamics (Schupp and Fuentes, 1995; Nathan and Casagrandi, 2004).

In tropical forests where catastrophic events are rare as in South America, the natural regime of disturbance is mainly driven by treefalls gaps (Shugart,

1984; Brokaw and Busing, 2000; Shnitzer and Carson, 2001). Gap creation temporarily releases between-trees competition and mobilizes resources. Newly recruited trees in early life-stages may take advantage of this change in local conditions to grow and survive according to their temperament and competitiveness. Among all resources, the increase of light availability mostly impacts upon growth and development of trees in the understorey (Whitmore, 1996). Light availability directly interacts with the structure of the canopy which, disturbance apart, relates to the vertical profile of vegetation and to foliage attributes of local species (Montgomery and Chazdon, 2001; Wirth et al., 2001). Light quality and quantity are highly heterogeneous in time and space at various scales (Sterck et al., 1999; Wirth et al., 2001; Poorter and Arets, 2003).

This paper deals with the influence of local environment and dispersal distances on the abundance of saplings of three shade-tolerant and three light-demanding non-pioneer species either anemochorous or zoochorous. We conducted a continuous characterization of local conditions regarding disturbance, stand structure and canopy structure at the experimental research station of Paracou (French Guiana). The study was conducted in a control and a logged area to ensure variation in local conditions was captured. Zero Inflated Poisson (ZIP) models of sapling numbers were calibrated using a regular sampling design. ZIP models extend generalized multiple regression to the special case of count data with many zeros (Ridout et al., 1998).

Light-demanding species were expected to be more frequent in highly radiative environments, i.e. with open/disturbed canopy, and/or low densities of trees, whereas shade-tolerant species were expected to be more present in closed, stable and/or densely populated sites. Differences were expected in the establishment patterns of saplings in relation with dispersal syndromes, especially among anemochorous and zoochorous species. We first describe the level of heterogeneity in local environmental conditions, and then address the following questions: (i) Are sapling distribution explained by local environmental conditions and/or by distance to conspecific adults? (ii) Are the highlighted relations consistent with species temperaments *a priori* known from adult traits and dispersal syndromes?

2 Material and Methods

2.1 Study Site and census data

The study was conducted at the Paracou Experimental Station (5 °18' N, 52 °23' W) in the coastal part of French Guiana (figure ??a). The climate of the region is equatorial with two main seasons: a dry season from August to Mid-November and a rainy season often interrupted by a short drier period from March to April. Annual rainfall in the vicinity of the station is 3041 mm (Gourlet-Fleury et al., 2004). The site is a *em terra firma* rainforest with tree community dominated by the *Caesalpinaceae*, *Lecythidaceae*, *Chrysobalanaceae* and *Sapotaceae* families (Sabatier, 1983).

The station experimental design includes twelve 9-ha (300×300 m) permanent sample plots (PSP) established in 1984 in undisturbed forest and assigned to three homogeneous blocks (figure ??b). Within each plot all trees ≥ 10 cm DBH (diameter at breast height) are identified and located using geographic coordinates. Since 1984, all trees have been annually censused and DBH measured in a central 250 × 250 m subplot. Between October 1986 and January 1988, 3 silvicultural treatments of increasing intensity were applied in 9 out of the 12 PSP, according to a random plot design. Treatments consisted of selective logging and additional poison girdling for 6 plots (figure ??). A plot was left undisturbed in each block to serve as a control.

In this study, all data referring to advanced life stages (trees ≥ 10 cm DBH) derived from Paracou annual plot measurements. Data on the sapling stage derived from a census conducted in 2002 – 2003 on a continuous study area of about 30 ha involving 4 contiguous Paracou PSP (the Southern Block, figure ??). All saplings between 1 and 10 cm DBH of the 6 focal species were extensively surveyed and located using geographic coordinates over this area. Individual DBH were recorded in 1 cm classes.

2.2 Focal Species and life stages

We focused on tree species whose regeneration was abundant in the study area and easy to identify at the sapling stage. We selected 6 species exhibiting contrasting shade tolerance, three endozoochorous shade-tolerant species (*Bocoa prouacensis* (Aubl., *Caesalpinaceae*), *Oxandra asbeckii* (Pulle, R.E.Fr., *Annonaceae*), *Pogonophora schomburgkiana* (Miers ex Benth., *Euphorbiaceae*)), and three anemochorous light-demanding non-pioneer species (*Dicorynia guianensis* (Amshoff, *Caesalpinaceae*), *Qualea rosea* (Aubl., *Vochysiaceae*), *Tachigali melinonii* (Harms, Zarucchi & Herend., *Caesalpinaceae*)). Ecological groups,

growth, size and dispersal traits are summarized in table I. Species membership to ecological groups is based on (i) previous studies on tree population dynamics conducted at Paracou (Favrichon, 1995; Collinet, 1997; Gourlet-Fleury, 1998; Molino and Sabatier, 2001) (ii) field observations of sapling occurrence. Those studies are essentially based on trees ≥ 10 cm DBH and little information is available for the sapling stage (but see Rankin-de Mérona and Montpied, 2004). Species are further named by their generic name.

Two life stages were defined by DBH thresholds (table I). DBH thresholds accounted for the contrasting temperaments of the focal species. We considered the sapling stage to recruit trees in the DBH class $[1, D_{\text{sap}}]$ where D_{sap} was the maximum DBH reached by an average individual of 1cm DBH installed one year after treatment at Paracou (1989). We used the mean growth rate of trees of the DBH class 10-15 cm, at Paracou, as a proxy for sapling growth rate. We then computed D_{sap} separately for each focal species (table I). The reproductive adult stage was defined by a seeding or maturity threshold (D_{mat} , table I), an estimate of the species DBH at first diaspore dispersal. This parameter was set according to available literature on species reproduction (Doligez, 1996). The adult tree population involved all trees above D_{mat} , including logged or naturally dead trees who were potential parents of saplings of the DBH class $[1, D_{\text{sap}}]$.

2.3 Response, distance and environmental variables

The initial sampling design included 261 sampling points distributed in 3 selected PSP of the Paracou Southern Block differing in past logging history (figure ??c). Two points were removed from the initial set because of missing data. Within each PSP, we used a regular 12.5×12.5 m grid system at a minimal distance of 12.5 m from plot edges to prevent border effects. The numbers of saplings on 5 m-radius subplots centered on sampling points served as the response variables in the modelling for each focal species. Larger 10 m-radius circular subplots centered on sampling points were used to calculate the variables characterizing stands and dynamics. This design allowed to take into account lateral effects on focal places where saplings were counted.

At each sampling point, distance to the nearest conspecific adult (dna) was computed separately for each species. When dna was superior to the distance to the edge of the plot for a given species, the sampling point was removed from the analysis to avoid border effects. For each species, dna served as an estimation of dispersal distances of saplings around the conspecific adults.

On the 10 m-radius subplots, we described the diameter distribution of all trees considering 5 DBH classes (10 – 15, 15 – 20, 20 – 30, 30 – 40 and ≥ 40 cm)

and computed the total basal area of trees above 10 cm DBH (G_{tot}). In addition, we calculated the specific basal area of some pioneer taxa (G_{pioneer}) as an indicator of the intensity of past local disturbance (see Molino and Sabatier, 2001). Five pioneer taxa were selected among those of the seed bank to limit biases in their local occurrence due to dispersal limitation: *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae), *Cecropia sciadophylla* (Cecropiaceae), *Miconia* spp. (Melastomataceae), *Palicourea guianensis* (Rubiaceae), *Schefflera morototoni* (Araliaceae).

Two periods of interest were distinguished to characterize the temporal dynamics of stands: (i) the period of implementation of the silvicultural treatments extended by one year to account for residual mortality occurring after logging and thinning (1986 – 1989), (ii) the period of recovery from logging and thinning disturbances (1989 – 2003). Dynamics variables were calculated as follows:

- *Damage*: cumulative loss of basal area due to felling, skidding or thinning over 1986-1989 (dG_{damage}),
- *Mortality*: cumulative loss of basal area due to natural tree death over 1989-2003. We distinguished treefalls (dG_{treefall}) from standing deaths (dG_{standing}) as they imply different types of disturbance.
- *Recruitment*: cumulative basal area of trees recruited above 10 cm DBH between 1989 and 2003 (dG_{recruit}),
- *Stand recovery*: change in total basal area between 1989 and 2003 (dG_{recover}).

At each sampling point, hemispherical photographs (hemiphots) were taken to characterize the canopy structure from below. Hemiphots are commonly used in studies relating forest regeneration to light conditions in the understorey (Bebber et al., 2002; Nicotra et al., 1999; Poorter and Arets, 2003). In the present case, we took hemiphots at 1.5 m above the ground with a digital camera (Nikon Coolpix 995) and analyzed the images obtained with the imaging software GLA 2.0 (Frazer et al., 1999). The following variables were computed:

- PAI: Plant Area Index (see Gower et al., 1999),
- CO_{20} and CO_{50} : canopy openness restricted to solid angles, measured from zenith positions, of 20° and 50° respectively.

CO_{20} accounted for gap fraction in a narrow angle above sampling points while CO_{50} integrated openness in a wider angle. PAI was used as an indicator of overall space occupied by vegetation.

2.4 Data analysis

Relations among environmental variables. A Correspondence Analysis (CA, [Jongman et al., 1995](#)) was conducted on diameter distributions in order to synthesize information. We retained the two first axes (named **diam1**, **diam2**) as descriptors of local forest structures. A Principal Component Analysis (PCA) was used with the complete set of variables to inspect relations among environmental variables. Correlations between environmental variables were computed using Spearman's rho statistic and tested with Spearman's rank correlation tests. We pooled the two logged areas (figure ??c) for a comparison of environmental conditions with the control, since they showed weak differences. Differences in mean values were tested with Mann-Whitney tests and differences in variances with Fligner-Killeen tests.

Zero Inflated Poisson Models. Modelling of sapling numbers was done using Zero Inflated Poisson (ZIP) models which extend generalized multiple regression to the special case of count data with an over-represented zero-class ([Ridout et al., 1998](#); [Dalrymple et al., 2003](#)). ZIP have been used in ecology to model rare species occurrence ([Welsh et al., 1996](#)) for instance. In the ZIP formulation, observations are assumed to proceed from a dual regime process ([Zorn, 1996](#)). Zeros proceed either from the *transition* distribution of the event "occurrence of a sapling" with a probability ω (*structural zeros* or *supplementary zeros*), or from a discrete distribution (classically a Poisson) at a given rate λ (*sampling zeros*) ([Zorn, 1996](#); [Ridout et al., 1998](#)). If $\mathbf{Y}$ is the observed number of saplings, the underlying model is $\mathbf{Y} = \mathbf{B}\mathbf{Y}^*$ where $\mathbf{Y}^*$ is a discrete random variable standing for the observations and $\mathbf{B}$ a dichotomous random variable, with $\mathbf{B} = 0$ if $\mathbf{Y}$ is non-null and 1 otherwise. Here we used a binomial distribution and a Poisson distribution for $\mathbf{B}$ and $\mathbf{Y}^*$ respectively, so that $\mathbf{Y}$ followed the probability mass function ([Johnson et al., 1992](#)):

$$p(\mathbf{Y} = y_i) = \begin{cases} \omega_i + (1 - \omega_i)e^{-\lambda_i}, & y_i = 0 \\ (1 - \omega_i)\frac{\lambda_i^{y_i}}{y_i!}e^{-\lambda_i}, & y_i > 0 \end{cases}$$

with y_i : the number of saplings of the species observed at sampling point i , ω_i : the binomial parameter at sampling point i , λ_i : the mean of the Poisson distribution. The expected value of $\mathbf{Y}$ is then: $E(\mathbf{Y}) = \mu = (1 - \omega)\lambda$.

The two distribution parameters ω and λ were linked to environmental variables using the log and logit functions: $\log(\lambda) = \mathbf{X}\beta$ and $\log(\frac{\omega}{1-\omega}) = \mathbf{Z}\gamma$, where $\mathbf{X}$ and $\mathbf{Z}$ were matrices of environmental variables and (β, γ) two vectors of parameters ([Hall, 2000](#)).

Parameters were estimated by Maximum Likelihood Estimation. Environmental variables were centered and scaled before analysis. We restricted $\mathbf{Z}$ to a unique variable, namely the distance to the nearest conspecific adult ($\mathbf{dna}$) to account for structural zeros. So, we investigated the possibility that zero-inflation was due to dispersal limitation. The effect of $\mathbf{dna}$ on $\hat{\mu}$ depends on the ratio $\tau = \frac{\hat{\beta}_{dna}}{\hat{\beta}_{dna} - \hat{\gamma}_{dna}}$, where $\hat{\beta}_{dna}$ and $\hat{\gamma}_{dna}$ are the estimated coefficients of $\mathbf{dna}$ in $\mathbf{X}$ and $\mathbf{Z}$. If τ is negative, $\hat{\mu}$ is a strictly decreasing function of $\mathbf{dna}$. If τ is positive, $\hat{\mu}$ shows a maximum at some intermediate distance; the higher τ , the higher the distance.

For $\mathbf{X}$, we initially retained the whole set of variables. A stepwise method of model selection was then used on $\mathbf{X}$ to identify the most parsimonious model based on the Akaike Information Criterion (AIC) (McCullagh and Nelder, 1989). Major outliers were identified by checking standardized residuals and inconsistent points, and removed from the data after a first fit. A pseudo- R^2 (pR^2) evaluated the goodness of fit: $pR^2 = \frac{SSR}{SSM}$, where SSR is the normalized sum of squared residuals and SSM the normalized sum of squares about the mean. In the case of ZIP models with a logistic link, the null model reduced to a constant term is not nested within the overall model (Jansakul and Hinde, 2002). Hence, the pR^2 statistics is not used to compare models but indicates how the variability of the data around $\hat{\mu}$ is reduced compared to the overall variance.

Models fits were interpreted by simulating sapling establishment curves, defined here as the distribution of sapling numbers as a function of the distance from the potential source, in three contrasting types of local environment. This method was used to summarize information contained in the environmental variables. The three types of environment were defined by selecting subplots with high contributions to either of the first two axes of the PCA on all variables, and low contributions to the other axes. We characterized each type of environment by the mean values of environmental variables in the corresponding subplots. For each species, the expected number of saplings $\hat{\mu}$ was then plotted in the three conditions as a function of the distance to the nearest adult.

3 Results

3.1 Sapling occurrence

Saplings of the focal species occurred on 12 to 41 % of the sampled 5 m-radius subplots (table II). The most common species were *Oxandra* and

Pogonophora, two shade-tolerant species, whereas *Tachigali*, a light-demanding species, was the less common one. In contrast, *Qualea*, another light-demanding species, was locally the most abundant species with a maximum of 19 saplings on one subplot. Three species showed a significant difference in mean numbers of saplings between the control area and the logged area: *Qualea* and *Tachigali* were more frequent in logged-over forest whereas *Oxandra*, a shade-tolerant species, was more abundant in undisturbed forest.

3.2 Environmental Conditions

Stand Structure. Total basal area was significantly higher and more variable on subplots in the control area compared to subplots in the logged area (table III). The CA of diameter distributions emphasized the weight of large trees in local forest structures. The first and second axes of the analysis accounted for 33 % and 25 % of total inertia respectively, the first axis being positively driven by the number of trees in the classes 30 – 40 cm, and ≥ 40 cm DBH, and the second axis being positively influenced by the number of trees in the middle classes (15 – 20 and 20 – 30 cm). The control area showed significant higher scores on the first axis and lower scores on the second axis when compared to the logged area (table III). Pioneer basal area was significantly higher in the logged area. Out of 137 subplots occupied by pioneer trees, three occurred in the control area.

Canopy Structure. Thirteen years after logging, canopy structure showed significant differences between the control and the logged area (table III). Measures of canopy openness (CO_{20} and CO_{50}) were higher in the logged area, while PAI was higher in the control area. Variability was similar for the three variables in both conditions.

Stand history. Mean basal area removal due to logging amounted to 12.7 $m^2 \cdot ha^{-1}$, while during the same period the loss of basal area was 1.5 $m^2 \cdot ha^{-1}$ from natural mortality in the control area (table III). Disturbance due to logging implied different pathways during the following 13-year period. The loss of basal area due to natural mortality was higher in the logged area after logging, both for treefalls and standing trees deaths. Recruitment over 10 cm DBH was four times higher in the logged area. During the recovery period, the control and the logged area showed a gain in basal area indicated by positive mean values of $dG_{recover}$. The gain was significantly higher in the logged area. The variability of dynamical variables was also higher in the logged area (table III) indicating high heterogeneity in this area.

3.3 Definitions of three contrasting environments

In the PCA on all environmental variables the first and second axis explained 25 % of the total variance (16 % for the second axis) (figure ??). The first axis was positively driven by dG_{damage} , dG_{recruit} , G_{pioneer} and negatively by diam1 and G_{tot} , thus indicating a gradient of logging disturbance. The second axis was positively driven by dG_{standing} , PAI and negatively by dG_{recover} and CO_{50} .

Pair correlations confirmed the relations shown by the PCA (table IV). Correlations between dynamics variables were significant at 10^{-3} level (Spearman's rank tests), except for dG_{standing} which was negatively correlated to dG_{recover} only (table IV). The highest correlations among variables of structure and dynamics arose between dG_{recruit} and G_{pioneer} (0.72) and dG_{recruit} and G_{tot} (-0.63). Variables of canopy structure showed low correlations with the other environmental variables, the higher values being achieved by PAI . The Plant Area Index was negatively correlated with dG_{recruit} , dG_{recover} , and G_{pioneer} .

Three sets of subplots were isolated to define contrasting environmental conditions (figure ??). The *disturbed* type ($n = 13$) gathered subplots in heavily disturbed conditions, with low basal areas and pioneer trees (figure ??). Above those subplots, canopy showed high openness in both solid angles (with variability for the 20° angle) and low PAI . In the *stable* environment ($n = 11$), subplots exhibited low values of dynamics variables, in particular dG_{treefall} , dG_{standing} , dG_{recruit} (low turnover), high total basal area, high diam1 scores and no occurring pioneer tree. Canopy structure was weakly variable and showed closer mean conditions compared to the disturbed environment.

Subplots in the *intermediate* environment ($n = 9$) were characterized by high values of dG_{standing} and dG_{treefall} , i.e. by important natural mortality during the recovery period. Yet, the mean size of the trees involved in tree falls was lower than in the disturbed environment (not shown). PAI were the highest in the intermediate environment, whereas dG_{recover} , diam2 , CO_{20} and CO_{50} were the lowest. Overall, those characteristics indicate unstable places with frequent mortality events involving small trees, leading to small canopy openings favoring the growth of remaining neighbors. Regarding canopy structure, this type of environment showed the most closed and variable conditions.

3.4 ZIP models of sapling numbers

Model selection identified a set of most explanatory variables of sapling numbers and different significant relations according to the focal species (table

V). Values of pR^2 ranged from 0.12 for *Pogonophora* to 0.51 for *Tachigali*.

Sapling numbers in three contrasting environments. The most informative variables differed between species as well as the sign and level of the relations (table V). Variables of stand structure were retained in five cases out of six: sapling numbers of *Bocoa* were insensitive to those variables. The most sensitive species to canopy structure was *Tachigali*: the three hemiphots variables were retained in the model with significant effects for CO_{50} and PAI . Oppositely, those variables did not explain sapling numbers of *Dicorynia*. In each of the six models, at least two variables of stand dynamics were retained as informative (two for *Oxandra*).

Predicted sapling numbers contrasted from one type of environment to another. For the three light-demanding species, the highest numbers of saplings were predicted in the disturbed environmental conditions (figure ??). Among those species, predictions reached intermediate values for *Dicorynia* and *Qualea* in the intermediate environment type. Differences between disturbed and other conditions were higher for *Dicorynia* than for *Qualea*. Predicted patterns were flat and low for *Dicorynia* in the stable conditions and for *Tachigali* in the intermediate conditions. Among shade-tolerant species, predicted sapling numbers were maximal in the stable or intermediate conditions and minimal in the disturbed conditions. *Pogonophora* and *Bocoa* achieved similar predicted numbers in the stable and intermediate conditions while *Oxandra* showed slightly higher values in the intermediate compared to the stable conditions.

Sapling numbers and dispersal distances. Our formulation of ZIP models allowed for a twofold influence of distance to the nearest potential adult (**dna**) on sapling numbers. **dna** affected the presence/absence of saplings in the binomial part of the models. Such a binomial effect could mimic either strong clumping of saplings around adults or, on the contrary, spacing between occupied cells and adults. In the Poisson part of the model, **dna** accounted for the decrease of abundances with distance as generally observed in dispersal patterns.

The binomial effect of **dna** on sapling numbers was significant at the 5 % level for *Qualea* and *Pogonophora* (table V). Among variables selected in the Poisson part, **dna** was retained as a significant explanatory variable in the six final models. The overall influence of **dna** on sapling numbers was strictly negative for two species out of six: *Dicorynia* and *Oxandra* (figure ??). Establishment patterns showed maxima for the four other species (figure ??), at about 30 m for *Tachigali*, *Pogonophora* and *Bocoa*, and 45 m for *Qualea*. At further distances, sapling numbers decreased sharply with increasing distance

for *Qualea* and *Bocoa*, due to a strong binomial effect (table V). Regarding horizontal scales, the highest dispersal distances were achieved for *Tachigali* and *Pogonophora* respectively.

As a comparison, actual maximal dispersal distances, approximated by the maximal observed value of *dna*, were achieved by the three anemochorous light-demanding species (*Qualea*: 72 m, *Tachigali*: 65 m, and *Dicorynia*: 56 m). *Pogonophora* showed the lowest maximal distance to nearest conspecific adult actually achieved among focal species (26 m).

4 Discussion

Our results bring some support to the hypothesis that in most cases, both *niche partitioning* and *recruitment limitation* through dispersal play a part in determining the distribution of particular species. The effect of the environment appeared to be significant in all cases. Dispersal limitation at the studied stage appeared in the influence of the distance to nearest potential adult on sapling numbers. Patterns revealed by the ZIP models were coherent with expectations based on a priori temperaments.

4.1 Species - environment relations

Differing predicted abundances with local conditions can be interpreted as variations in survival to the sapling stage. In particular, the influence of the most extreme conditions allows to refine temperaments at the studied stage. According to an increasing degree of shade-bearing, species ranked as such: *Tachigali* < *Dicorynia* < *Qualea* << *Pogonophora* < *Bocoa* < *Oxandra*. This ranking is coherent with general knowledge available for the focal species, although it raises questions when examined in detail.

For *Tachigali*, a light-demanding species, conditions of the intermediate environment proved to be less favorable than in the stable one, whereas it was more favorable for *Oxandra*, a shade-tolerant species. In this type of environment, mortality of small trees generated small canopy gaps which promote rapid closure of the vegetation and are characterized by high PAI values. Although not a pioneer, *Tachigali* is known to be very light-demanding (Favrichon, 1995; Gourlet-Fleury, 1997). In intermediate conditions, canopy gaps seldom provided favorable conditions to the saplings of *Tachigali*, while larger canopy gaps could occur in stable environments. In contrast, *Oxandra* probably benefits from intermediate conditions to settle, being mainly sensitive to the occurrence of small gaps. In a study of the influence of small canopy

gaps, [Svenning \(2000\)](#) showed that most of the studied shade-tolerant species occurred in the lighter parts of the understorey.

Species temperaments at sapling stage differed from those known through the dynamics of advanced life-stages at Paracou for *Dicorynia* and *Qualea*. *Qualea* is generally thought to be more light-demanding than *Dicorynia* and to react more strongly to stands opening ([Gourlet-Fleury, 1997](#); [Gourlet-Fleury and Houllier, 2000](#)). Despite similar ranking for both species among the three studied environments, sapling numbers of *Qualea* appeared less affected by local conditions in the intermediate type. In a study of changes in saplings stocks over the period 1992 – 1995, *Qualea* positively reacted to increasing intensity of disturbance, while *Dicorynia* showed more complicated response patterns ([Rankin-de Mérona and Montpied, 2004](#)). [Baraloto \(2001\)](#) showed a lack of influence of continuous light levels or soil conditions on survival of seedlings of *Dicorynia*, while saplings preferred open conditions when characterized by coarse light indices.

Responses of four species out of six differed in contrasting local environments, while *Pogonophora* and *Bocoa* showed similar responses in the stable and intermediate environments. Such decoupling of responses and local conditions suggest plasticity in survival requirements at the studied stage. The relation of CO_{20} with sapling numbers of *Pogonophora* indicates that the species may benefit from vertical light in small gaps for its persistence at the sapling stage. [Kammesheidt \(2000\)](#) studied some late-successional and generalist species and showed that establishment of trees of those species could occur in small gaps and under the light canopy of early successional species. Shade-tolerant species may also benefit from lighter conditions due to border effects in logged places. Such effect was evidenced for *Bocoa* for which the most significant relation with an environmental variable was achieved with dG_{damage} . Consistent with this finding, [Rankin-de Mérona and Montpied \(2004\)](#) showed that saplings growth of *Bocoa* benefited from logging in two types of silvicultural treatments out of three.

4.2 Establishment curves of saplings around adults

Dispersal distances measured to the nearest potential adult significantly explained sapling numbers for the six studied species. From model calibration, we could simulate curves of sapling numbers around potential adults. As we considered already settled life-stages, the predicted curves resulted from seed dispersal and subsequent survival to the studied stage. These curves thus reflect sapling establishment as a function of distance from potential adults ([Nathan and Casagrandi, 2004](#)). Two types of patterns were detected, either

strictly decreasing or leptokurtic with a peak at intermediary distance.

Sapling establishment curves peaked at intermediate distances for four species, two anemochorous and two endozoochorous. Such features are expected in a Janzen-Connell recruitment scheme under local dispersal strictly decreasing with distance and survival increasing with distance through some density-dependence mechanism (Nathan and Casagrandi, 2004). These requirements are not always fulfilled, and such peaks could appear in various conditions here. Sapling numbers of *Bocoa* were low so that either density-dependence is unlikely for this species, or it occurred in earlier life-stages. Meanwhile, seeds of *Bocoa* are mostly dispersed by bats dropping seeds on a wide range of distances, from a few meters up to several kilometers from seeds sources (Galindo-Gonzalez, 1998). A strictly decreasing seed dispersal curve might not well describe features of the seed dispersal pattern (Travis and French, 2000). Regarding *Tachigali*, occupied subplots were on average located further from adults than vacant subplots. Wind dispersal and sapling survival in suitable conditions rarely close to adults presumably produced this pattern.

Strictly decreasing establishment curves occurred for two of the studied species, *Dicorynia* and *Oxandra*. Such curves may arise under local dispersal and various survival distribution, slowly increasing (*Hubbell pattern* in Nathan and Casagrandi, 2004) or decreasing with distance (*McCanny pattern*). Although, such cases cannot be discriminated here because we lack data about survival, our results are consistent with local dispersal for these two species. Dispersal of seeds and fruit is limited in *Dicorynia* despite anemochorous traits (Sabatier, 1983; Loubry, 1993). Maximal dispersal distances vary from 25 to 60 m (Sabatier, 1983; Forget, 1988), a range consistent with observed and predicted dispersal distances of saplings in this study. Such pattern also exists in trees ≥ 10 cm DBH who occur in clusters of radius about 50 m at Paracou (Collinet, 1997; Dessard et al., 2004). Among the three studied shade-tolerant species, *Oxandra* showed the lowest dispersal with maximal predicted distance of about 50 m. The species is endozoochorous and seeds are mainly birds-dispersed (Sabatier, 1983). Median seed dispersal distances were estimated below 10 m in disturbed and undisturbed plots of Guyana (Ulft, 2004).

Inference of seed dispersal pattern and recruitment patterns from dispersal syndromes is a challenging question in ecology (Wang and Smith, 2002; Howe and Miriti, 2004). Seed shadows of zoochorous species depend on many factors such as foraging and feeding habits of dispersers (Howe, 1989). Further mortality filters modify the patterns across life-stages (Schupp and Fuentes, 1995; Clark et al., 1999). However, while a variable amount of seeds disperse at long distances, regarding the study scale, part of the seed rain is dispersed locally (Howe and Miriti, 2004; Ulft, 2004) and primarily determines estab-

lishment chances near parents, as for *Oxandra* for instance.

Anemophilous species are commonly thought to disperse effectively. In this work, anemophilous species achieved the highest observed as well as predicted dispersal distances. High variability occurred among those species, with low distances for *Dicorynia*, intermediate for *Qualea*, and maximal for *Tachigali*. Such variability occurred despite similar volumes and dispersal attributes of diaspores for *Tachigali* and *Qualea* (seed and fruit respectively) (Roosmalen, 1985; Sabatier, 1983). Theoretically, the efficiency of wind dispersal greatly depends on the forest structure and on the release height of seeds (Nathan et al., 2001), so that this strategy may not be advantageous in dense closed forests, however mostly harboring zoochorous species. Further work could question the impact on wind dispersal of disturbance increasing canopy roughness.

Establishment curves appeared spatially limited for all species, predicted sapling numbers being null at about 50-90 meters. These findings depend on some methodological issues, since nearest neighbors methods tend to underestimate actual dispersal distances (Nathan and Muller-Landau, 2000). More realistic stating of dispersal distances could be achieved by taking into account overlapping seed shadows through inverse modeling (Ribbens et al., 1994). Uncertainty in the reproductive sizes of trees also influences the estimation of dispersal distances. Uft (2004) found that minimal and median DBH of 60 fruiting or flowering trees of *Oxandra* were respectively 5 and 14 cm. The value D_{mat} of 10 cm used here probably over-estimates the minimal size at maturity for the two sub-canopy species *Oxandra* and *Pogonophora*. Considering already settled individuals over 1 cm DBH compensates for such effect since the actual parents should be found in non-firstly fruiting trees.

4.3 Post-logging environment and regeneration

Silvicultural treatments induced an enforced disturbance regime in logged-over stands which resulted in higher recruitment, natural mortality and recovery rates (also due to increased growth rates) in logged-over stands compared to unlogged ones. Diameter distributions were shifted towards low DBH classes and basal areas towards low values 18 years after disturbance. Differences in the structure of the canopy also persisted, the forest cover being more open in the logged area than in the control area. In another logged forest of French Guiana, canopy was more open near stumps of cut trees, up to 30% immediately after disturbance, and to a lesser extent twelve years after logging at Paracou (Baraloto and Forget, 2004).

Canopy structure evaluated through hemiphots appeared independent of stand structure and dynamics (see also Ferment et al., 2001). Differences of

spatial and temporal scales in the evolution of stand and canopy structures may explain independence. Also, variables of stand structure could not account for plants present in the understorey (trees <10 cm DBH, palms) which contributes to closure in hemiphots. However, measures using different solid angles capture variation in canopy structure more finely than coarse canopy openness alone, and also limit the influence of slope on computation.

Environmental conditions varied among PSP in relation with silvicultural treatments and inside the PSP. Similar site conditions and history occurred in differing levels of disturbance at the PSP scale. Shade-bearing species partly benefited from this local heterogeneity and could persist in areas disturbed on a coarser scale. Among the six species studied, *Bocoa*, *Dicorynia*, *Tachigali*, and *Qualea* are commercial species logged in French Guiana for their timber. Aggregated species as *Dicorynia* could suffer heavy damage when larger trees are logged. The light-demanding character of the species could compensate this drawback as saplings would benefit from logging for their survival. RIL techniques should be highly recommended to lower the impact of logging and maintain high heterogeneity in logged stands.

5 Conclusion

This study focused on relations between saplings, adults and the local environment for species of different temperaments. Using ZIP models, we addressed the possibility of simultaneously acting dispersal limitation and niche separation on sapling numbers at our study scale. We conducted a continuous characterization of the local environment regarding past disturbance, stand structure, and canopy structure. The focal species showed coherent relations with environmental conditions according to a priori assessments of their temperaments and showed different sensitivity to local environmental conditions. The conservative estimation of dispersal by distance to nearest adult showed that dispersal limitation influenced relations between saplings and adults. Patterns were different from one species to another presumably in relation with their dispersal mode. Further improvement of ZIP models of sapling numbers could involve refinement in the characterization of the local environment, including timing from disturbance for instance, and the inclusion of environmental variables in the binomial part of the models. Threshold effects of environmental conditions on the occurrence of saplings of a given species may be detected. This type of model could provide insights into the temperament of poorly known species, and also improve recruitment modelling in spatially explicit models of tropical forest dynamics.

6 Acknowledgements

We thank Sébastien Jéssel and Hélène Dessard - CIRAD, Montpellier, France - for providing corrections and useful comments on the manuscript. We also thank Valéry Gond - CIRAD, Cayenne, French Guiana - and Kathelijne Hellemans - Universiteit Antwerpen, Belgium - who collaborated in hemiphot acquisition, and Lilian Blanc, Jean-Gaël Jourget, Pascal Pétronelli - CIRAD, Kourou, French Guiana - and the field workers at the Paracou station who participated in data collection. We would like to thank the two referees and the associate editor whose comments provided substantial refinement of the manuscript.

References

- Baraloto, C., 2001. Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in contrasting environments. Ph.D. thesis, University of Michigan.
- Baraloto, C., Forget, P.-M., 2004. Effects of post-logging microhabitats on regeneration from seed: implications for sustainable forest-management. In: Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Paris, pp. 181–193.
- Bebber, D., Brown, N., Speight, M., Moura-Costa, P., Y., S., 2002. Spatial structure of light and dipterocarp seedling growth in a tropical secondary forest. *Forest Ecology and Management* 157 (1/3), 65–75.
- Brokaw, N., Busing, R., 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15 (5), 183–188.
- Clark, J., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P., 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86 (1), 1–16.
- Collinet, F., 1997. Essai de regroupement des principales espèces structurantes d’une forêt dense humide d’après l’analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou - Guyane). Ph.D. thesis, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Dalling, J., Hubbell, S., Silveira, K., 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among pioneer tropical trees. *Journal of Ecology* 86, 674–689.
- Dalling, J., Muller-Landau, H., Wright, S., Hubbell, S., 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* 90, 714–727.
- Dalrymple, M., Hudson, I., Ford, R., 2003. Finite mixture, zero-inflated poisson and hurdle models with application to sids. recent developments in mixture models. *Computational statistics and data analysis* 41, 491–504.
- Dessard, H., Picard, N., Pélissier, R., Collinet, F., 2004. Spatial patterns of the

- most abundant tree species. In: *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, pp. 167–180.
- Doligez, A., 1996. Evolution de la diversité génétique intra-population et de sa structure : Etude d'un modèle de simulation spatialisé en vue de la gestion des ressources génétiques forestières tropicales. Ph.D. thesis, Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- Favrichon, V., 1995. Modèle marticiel déterministe en temps discret. application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française). Ph.D. thesis, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Ferment, A., Picard, N., Gourlet-Fleury, S., Baraloto, C., 2001. A comparison of indirect methods for characterizing the light environment in a tropical forest. *Annals of Forestry Science* 58, 877–891.
- Forget, P.-M., 1988. Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise. Ph.D. thesis, Paris VI.
- Foster, S., Janson, C., 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66 (3), 773–780.
- Frazer, G., Canham, C., Lertzman, K., 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Galindo-Gonzalez, J., 1998. Dispersion de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoologica Mexicana* 73, 57–74.
- Gourlet-Fleury, S., 1997. Modélisation individuelle spatialement explicite de la dynamique d'un peuplement de forêt dense tropicale humide (dispositif de Paracou - guyane française). Ph.D. thesis, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Gourlet-Fleury, S., 1998. Indices de compétition en forêt dense tropicale humide: étude de cas sur le dispositif silvicole expérimental de Paracou (guyane française). *Annales des Sciences Forestières* 55, 623–654.
- Gourlet-Fleury, S., Guehl, J., Laroussinie, O., 2004. *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris.
- Gourlet-Fleury, S., Houllier, F., 2000. Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 131, 269–289.
- Gower, S., Kucharik, C., Norman, J., 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, faparc and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote sensing of environment* 70 (1), 29–51.
- Grubb, P., 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, 107–145.
- Hall, D., 2000. Zero-inflated poisson and binomial regression with random effects: a case study. *Biometrics* 56 (4), 1030–1039.

- Howe, H., 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79, 417–426.
- Howe, H., Miriti, M., 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience* 54 (7), 651–660.
- Hubbell, S., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Oxford.
- Jansakul, N., Hinde, J., 2002. Score tests for zero-inflated poisson models. *Computational statistics and data analysis* 40, 75 – 96.
- Johnson, N. L., Kotz, S., Kemp, A., 1992. Univariate Discrete Distributions, 2nd edition, Wiley-Interscience Edition. New York.
- Jongman, R., ter Braak, C., Van Tongeren, O., 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kammesheidt, L., 2000. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in venezuela. *Acta Oecologica* 21 (1), 37–48.
- Kelly, C., 1995. Seed size in tropical trees: a comparative study of factors affecting seed size in peruvian angiosperms. *Oecologia* 102, 377–388.
- Kobe, R., 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80 (1), 187–201.
- Leishman, M., Westoby, M., Jurado, E., 1995. Correlates of seed size variation: a comparison among five temperate floras. *Journal of Ecology* 83, 517–530.
- Loubry, D., 1993. Les paradoxes de l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amshoff) : dissémination et parasitisme des graines avant dispersion chez un arbre anémochore de forêt guyanaise. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)* 48, 353–363.
- McCullagh, P., Nelder, J., 1989. Generalized Linear Models, Chapman & Hall Edition. Monographs on Statistics and Applied Probability 37.
- Molino, J.-F., Sabatier, D., 2001. Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294, 1702–1704.
- Montgomery, R., Chazdon, R., 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests. *Ecology* 82 (10), 2707–2718.
- Nathan, R., Casagrandi, R., 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-connell and beyond. *Journal of Ecology* 92 (5), 733–746.
- Nathan, R., Horn, H., Chave, J., Levin, S., 2001. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes.
- Nathan, R., Muller-Landau, H., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15 (7), 278–285.
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L., Iriarte, S. V. B., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical forests. *Ecology* 80 (6), 1908–1926.
- Oldeman, R., Van Dijk, J., 1991. Diagnosis of the temperament of tropical rain forest trees. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T., Hadley, M. (Eds.), Rain forest regeneration and management. Vol. 6 of Man and the biosphere series. UNESCO and The Parthenon publishing group, Paris, pp. 21–65.

- Poorter, L., Arets, E., 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166, 295–306.
- Rankin-de Mérona, J., Montpied, P., 2004. Natural regeneration of selected tropical rain forest tree species of French Guiana: established seedlings and saplings during the period 1986-1995. In: *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, pp. 194–218.
- Ribbens, E., Silander, J., Pacala, S., 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of seedling dispersion. *Ecology* 75 (6), 1794–1806.
- Ricklefs, R., 1977. Environmental heterogeneity and plant species: a hypothesis. *American Naturalist* 111, 377–381.
- Ridout, M., Demetrio, C., Hinde, J., 1998. Models for count data with many zeros. In: *International Biometric Conference*. Cape Town.
- Roosmalen, M. v., 1985. *Fruits of the guianan flora*. Institute of systematic Botany University, Utrecht.
- Sabatier, D., 1983. *Fructification et dissémination en forêt guyanaise - l'exemple de quelques espèces ligneuses*. Ph.D. thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Schupp, E., Fuentes, M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2 (3), 267–275.
- Shnitzer, S., Carson, W., 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82 (4), 913–919.
- Shugart, H., 1984. *A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models*. Springer Verlag, New York.
- Sterck, F., Clark, D., Clark, D., Bongers, F., 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15 (1), 83–95.
- Svenning, J., 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica* 32 (2), 252–261.
- Swaine, M., Whitmore, T., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75, 81–86.
- Travis, J., French, D., 2000. Dispersal functions and spatial models: expanding our dispersal toolbox. *Ecology Letters* 3, 163–165.
- Uft, L. v., 2004. *Regeneration in Natural and Logged Tropical Rain Forest. Modelling seed dispersal and regeneration of tropical trees in Guyana*. Vol. 12 of *Tropenbos Guyana Series*. Tropenbos International.
- Wang, B., Smith, T., 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (8), 379–385.
- Welsh, A., Cunningham, R., Donnelly, C., Lindenmayer, D., 1996. Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling* 88 (1-3), 297–308.
- Westoby, M., Leishman, M., Lord, J., 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*

- 351, 1309–1318.
- Whitmore, T., 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T., Hadley, M. (Eds.), Rain forest regeneration and management. Man and Biosphere, pp. 67–89.
- Whitmore, T., 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M. (Ed.), The Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings. Vol. 17 of Man and the Biosphere. UNESCO Paris & The Parthenon Publishing Group, Paris, pp. 3–39.
- Wirth, R., Weber, B., Ryel, R., 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22, 235–244.
- Zorn, C., 1996. Evaluating zero-inflated and hurdle models specifications. Midwest Political Science Association, April 18–20.

Tables

Table I

Ecological groups, growth, size and dispersal traits of the six focal species. **T**: shade-tolerant species, **L**: light-demanding non-pioneer species. **A** anemochorous, **SZ**: synzoochorous, **EZ**: endozoochorous. Mean growth: mean growth rate of the [10-15] cm DBH class in Paracou (Gourlet-Fleury, unpublished data). $H_{\max}$: maximum height. $D_{\max}$: maximum DBH reached at Paracou. D_{mat} : DBH at first reproduction (see Life Stages). D_{sap} : selected maximum DBH for sapling stage. References: ^a Sabatier (1983), ^b Collinet (1997), ^c Favrichon (1995), ^d Gourlet-Fleury (1997)

Species	Family	Group	Dispersal mode ^a	Mean growth (cm.yr ⁻¹)	$H_{\max}^{b,c}$ (m)	$D_{\max}^d$ (cm)	D_{mat} (cm)	D_{sap} (cm)
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	L	A	0.31	40	75	25	5
<i>Qualea rosea</i>	Vochysiaceae			0.26	45	88	35	4
<i>Tachigali melinonii</i>	Caesalpiniaceae			0.69	35	65	35	9
<i>Bocoa prouacensis</i>	Caesalpiniaceae	T	SZ	0.12	34	51	25	2
<i>Oxandra asbeckii</i>	Annonaceae		EZ	0.08	15	19	10	2
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	Euphorobiaceae		SZ	0.13	20	29	10	2

Table II

Summary of species distributions. Max.: maximal observed number of saplings on a 5 m-radius sampling subplot. Occurrence: % of sampling subplots with at least one sapling. Cont., Log.: mean number of saplings on subplots in the control area (Cont., $n = 81$) and the logged area (Log., $n = 178$), and number of adult trees per ha in the two areas.

Species	Saplings				Adults	
	Max.	Occurrence	Cont.	Log.	Cont.	Log.
<i>Dicorynia</i>	5	14.7	0.17	0.29	10.9	6.9
<i>Qualea</i>	19	15.8	0.84	0.16	3.8	0.3
<i>Tachigali</i>	9	12.7	0.02	0.53	0.7	2.8
<i>Bocoa</i>	4	15	0.18	0.17	12.8	5.8
<i>Oxandra</i>	14	41.3	1.89	0.65	34.6	22
<i>Pogonophora</i>	12	38.6	0.53	0.87	37.1	18.1

Table III

Heterogeneity of local environment. Mean, standard deviation (σ) and coefficient of variation (C.V) of variables in the control (Con., $n = 81$) and logged areas (Log., $n = 178$), and tests of differences between the two areas. p-values from Mann-Whitney (M.W) tests for means and from Fringel-Killeen tests (F.K) for variances (** : $< 10^{-3}$, * : $< 10^{-2}$, * : $< 5.10^{-2}$, *n.s* : $> 5.10^{-2}$. Units are $\text{m}^2.\text{ha}^{-1}$, except for diam1 and diam2 (scores), CO₂₀, CO₅₀ (%), and PAI (ratio).

Type	Variable	Mean		M.W	σ		F.K	C.V	
		Con.	Log.		Con.	Log.		Con.	Log.
Stand	diam1	0.094	-0.0385	***	0.255	0.248	<i>n.s</i>	2.71	-6.44
	diam2	-0.020	0.0123	<i>n.s</i>	0.211	0.239	<i>n.s</i>	-10.55	19.43
	G _{tot}	33.4	24.2	***	15.2	8.1	***	0.46	0.33
	G _{pioneer}	0.02	1.19	***	0.14	1.52	***	7.00	1.28
Canopy	CO ₂₀	11.2	13.2	*	6.5	6.9	<i>n.s</i>	0.58	0.52
	CO ₅₀	9.7	10.4	*	2.4	2.2	*	0.24	0.21
	PAI	3.4	3.3	**	0.3	0.2	<i>n.s</i>	0.08	0.07
Dynamics	dG _{damage}	1.5	12.7	***	3.6	10.4	***	2.36	0.82
	dG _{treefall}	1.5	2.3	*	2.3	3.2	**	1.48	1.44
	dG _{standing}	1.3	2.2	<i>n.s</i>	2.1	4.9	**	1.67	2.24
	dG _{recruit}	0.7	2.7	***	0.6	1.5	***	0.85	0.56
	dG _{recover}	1.8	4.1	***	3.1	5.8	**	1.77	1.42

Table IV

Correlations among environmental variables. Spearman correlation matrix of environmental variables (p-values from Spearman rank correlation tests: ***: $< 10^{-3}$, **: $< 10^{-2}$, * $< 5 \cdot 10^{-2}$)

	diam2	G _{tot}	G _{pioneer}	CO ₂₀	CO ₅₀	PAI	dG _{damage}	dG _{treefall}	dG _{standing}	dG _{recruit}	dG _{recover}
diam1	0.06	0.70***	-0.42***	-0.05	0.07	-0.02	-0.35***	-0.16**	-0.12	-0.63***	-0.05
diam2		-0.24***	-0.06	0.06	0.12	-0.06	-0.006	-0.03	-0.05	-0.12	-0.03
G _{tot}			-0.34***	-0.11	0.03	-0.05	-0.36***	-0.17**	-0.03	-0.48***	0.06
G _{pioneer}				0.15*	0.15*	-0.21***	0.51***	0.08	0.07	0.72***	0.37***
CO ₂₀					0.34***	-0.01	0.12	0.06	0.03	0.06	-0.01
CO ₅₀						-0.56***	0.09	0.02	0.02	0.12	0.13*
PAI							-0.11	0.13*	0.03	-0.20***	-0.26***
dG _{damage}								0.22***	0.01	0.62***	0.26***
dG _{treefall}									0.09	0.21***	-0.40***
dG _{standing}										0.09	-0.42***
dG _{recruit}											0.38***

Table V

Summary of calibrated Zero Inflated Poisson Models for the six focal species. For species-variable pair, the first line indicates the value of the estimated coefficient and significance level (***: $< 10^{-3}$, **: $< 10^{-2}$, *: $< 5.10^{-2}$), and the second line the associated standard error in italics. For intercepts (Int.), and distance to nearest adult (dna), subscripts refer to the binomial (**Z**) or the Poisson (**X**) distribution in the models. No value (-) indicates that the corresponding variable was not retained in the stepwise selection procedure. pR^2 : value of the pseudo- R^2 statistics. *Dg*: *Dicorynia*, *Qr*: *Qualea*, *Tm*: *Tachigali*, *Bp*: *Bocoa*, *Oa*: *Oxandra*, *Ps*: *Pogonophora*.

Variable	Species					
	<i>Dg</i>	<i>Qr</i>	<i>Tm</i>	<i>Bp</i>	<i>Oa</i>	<i>Ps</i>
(Int.) _Z	0.81 <i>0.35</i>	-4 <i>2</i>	-1.1 <i>1.2</i>	-7.9 <i>5.6</i>	-0.73 <i>0.27</i>	-1 <i>0.48</i>
dnaz _Z	0.48 <i>0.55</i>	3.6 * <i>1.5</i>	-2.6 <i>1.4</i>	4.7 <i>3.1</i>	0.26 <i>0.27</i>	0.75 * <i>0.34</i>
(Int.) _X	-0.73 <i>0.33</i>	0.063 <i>0.2</i>	-1.6 <i>0.39</i>	-2 <i>0.23</i>	0.056 <i>0.13</i>	-0.14 <i>0.14</i>
dnax _X	-1 * <i>0.41</i>	0.65 * <i>0.31</i>	-0.51 * <i>0.21</i>	0.53 * <i>0.22</i>	-0.5 *** <i>0.11</i>	0.52 *** <i>0.11</i>
diam1	-	-	0.9 ** <i>0.27</i>	-	-0.24 ** <i>0.092</i>	-
diam2	0.42 ** <i>0.16</i>	-0.84 *** <i>0.21</i>	-0.72 *** <i>0.19</i>	-	-	0.23 ** <i>0.088</i>
G _{tot}	-1 * <i>0.43</i>	-	-	-	0.19 ** <i>0.068</i>	-
G _{pioneer}	-	0.86 <i>0.46</i>	-	-	-0.66 *** <i>0.17</i>	-
CO ₂₀	-	0.49 * <i>0.2</i>	-0.26 <i>0.17</i>	-	-	0.3 *** <i>0.08</i>
CO ₅₀	-	-	0.82 *** <i>0.23</i>	-0.58 * <i>0.24</i>	-	-
PAI	-	0.68 ** <i>0.21</i>	1.1 *** <i>0.19</i>	-	0.16 <i>0.092</i>	0.21 * <i>0.11</i>
dG _{damage}	-	0.46 <i>0.32</i>	-	0.8 *** <i>0.19</i>	-	-
dG _{treefall}	2.1 *** <i>0.55</i>	1.6 ** <i>0.51</i>	-2.3 *** <i>0.56</i>	-0.34 <i>0.22</i>	-0.19 <i>0.1</i>	-
dG _{standing}	2.3 ** <i>0.91</i>	3 *** <i>0.73</i>	-3.1 *** <i>0.62</i>	-	-	0.57 *** <i>0.17</i>
dG _{recruit}	-0.86 * <i>0.39</i>	-2.1 *** <i>0.54</i>	2.4 *** <i>0.46</i>	-0.59 * <i>0.27</i>	-	-0.28 * <i>0.14</i>
dG _{recover}	3.2 *** <i>0.86</i>	3.5 *** <i>0.92</i>	-1.6 ** <i>0.58</i>	-	-0.24 * <i>0.11</i>	0.46 * <i>0.2</i>
pR^2	0.26	0.24	0.51	0.15	0.21	0.12

Legends of figures

Figure ??: a) Location of Paracou station in French Guiana, b) Map of the twelve original permanent sample plots PSP of the experimental station. Treatments were applied between 1986 and 1988 with 3 repetitions per treatment in a random block design. T1: selective harvesting of timber from 58 commercial species (diameter cutting limit: 50 or 60 cm DBH according to species). T2: selective harvesting of timber followed by stand thinning involving the poisoning of all non-commercial species ≥ 40 cm DBH. T3: selective harvesting of timber and non-commercial species for fuelwood (diameter cutting limit 40-50 cm DBH) followed by stand thinning of all non-commercial species ≥ 50 cm DBH. T0: undisturbed control plots (Gourlet-Fleury et al., 2004). The present study was conducted in three of the four PSP of the Southern Block. c) Map of the Southern Block and sampling design. Sampling points were located in the control and in two of the logged plots of the block. In the text, we refer to the *control* area ($n = 81$ sapling points) and the *logged* area ($n = 178$).

Figure ??: Relations among environmental variables. Factorial map of the first two axis of the PCA of environmental variables on subplots in the control (black) and logged (gray) areas. Enclosed graph shows the distribution of the eigenvalues. Three sets of points are displayed with special symbols corresponding to the three defined contrasting local environments: *disturbed* (∇), *stable* ($\square$) and *intermediate* ($\triangle$)

Figure ??: Environmental conditions in three types of local environment Boxplots of the environmental variables for the three sets of subplots defining the contrasting environments (*disturbed*: $n = 13$, *intermediate*: $n = 9$, *stable*: $n = 11$). Solid lines in the boxes and stars respectively identify medians and means. Whiskers extend to the lowest and greatest quartile, circles represent extreme data.

Figure ??: Predicted dispersal patterns in three contrasting environments. Predicted numbers of saplings calibrated from ZIP models as a function of distance to the nearest conspecific adult in the three defined types of environmental conditions. Horizontal spatial scale is constant on all graphs. Vertical axis scale varies among species, depending on their commonness in the study area.

Figure ??: Distances from sampling subplots to nearest conspecific adult for the six focal species. **Vacant:** sampling subplots with no sapling of the species, **Occupied:** sampling subplots with at least one sapling of the species. The width of the boxes depends on the number of observations in each group. Solid lines in the boxes and stars respectively identify medians and means. Whiskers extend to the lowest and greatest quartile, circles represent extreme data.

Fig. 1.

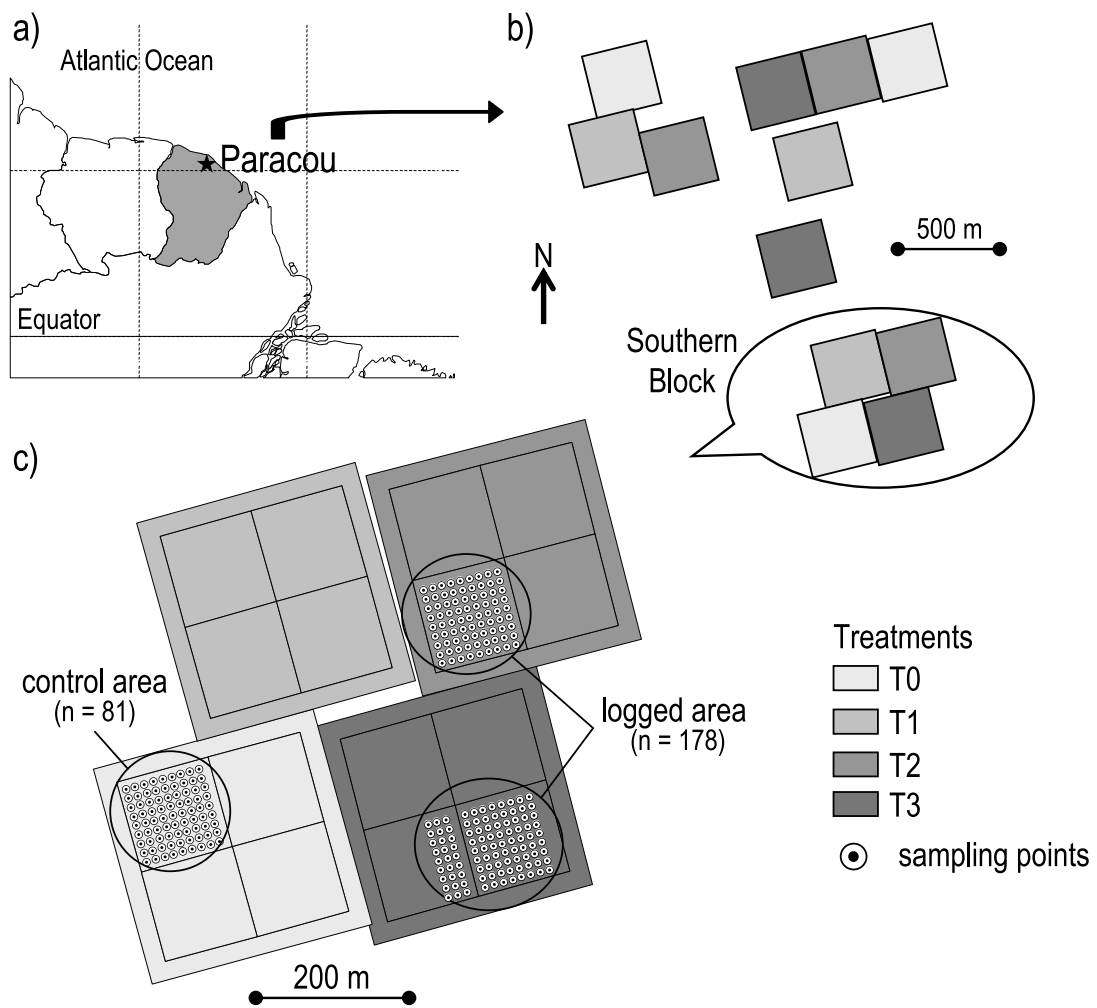


Fig. 2.

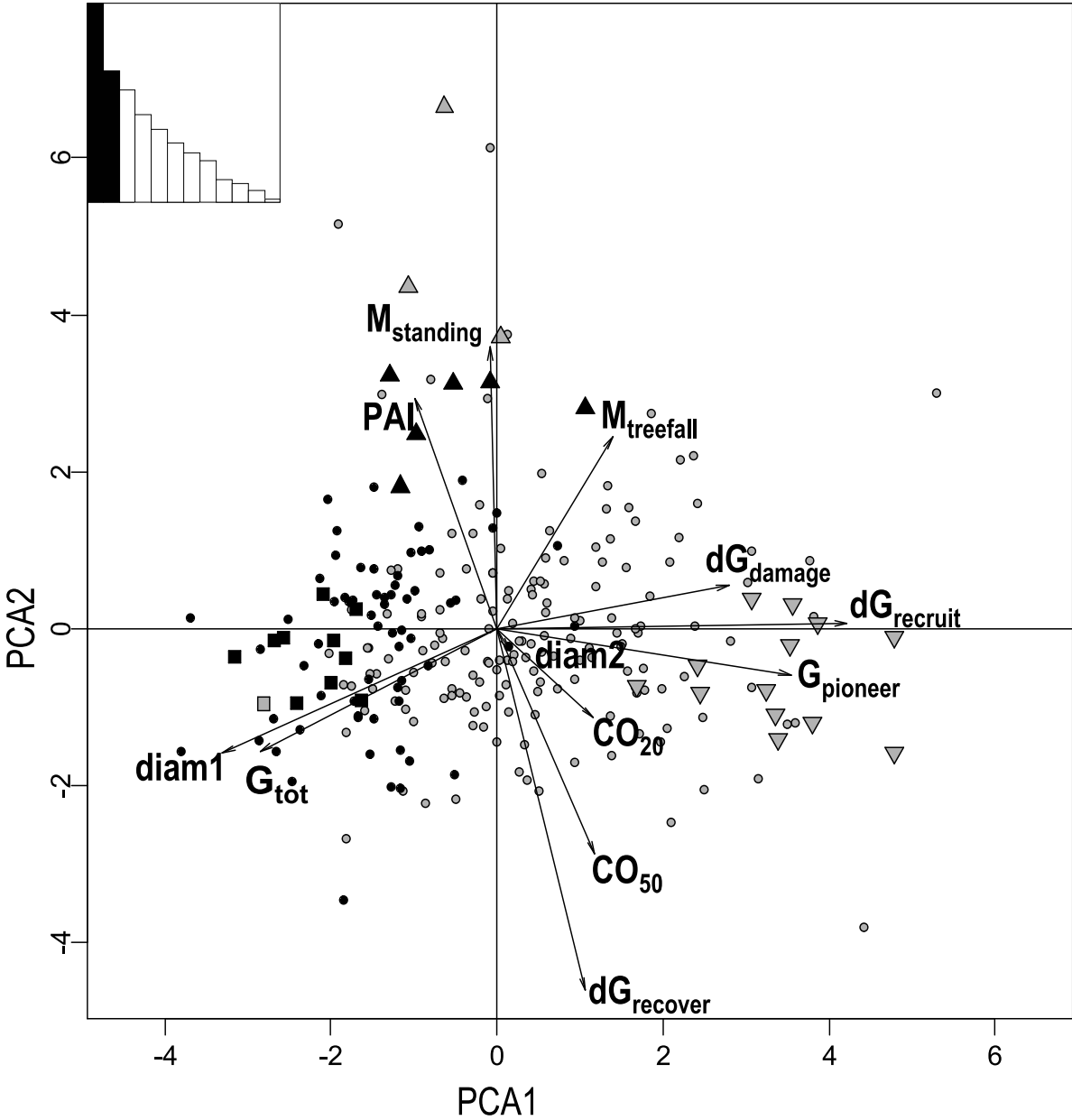


Fig. 3.

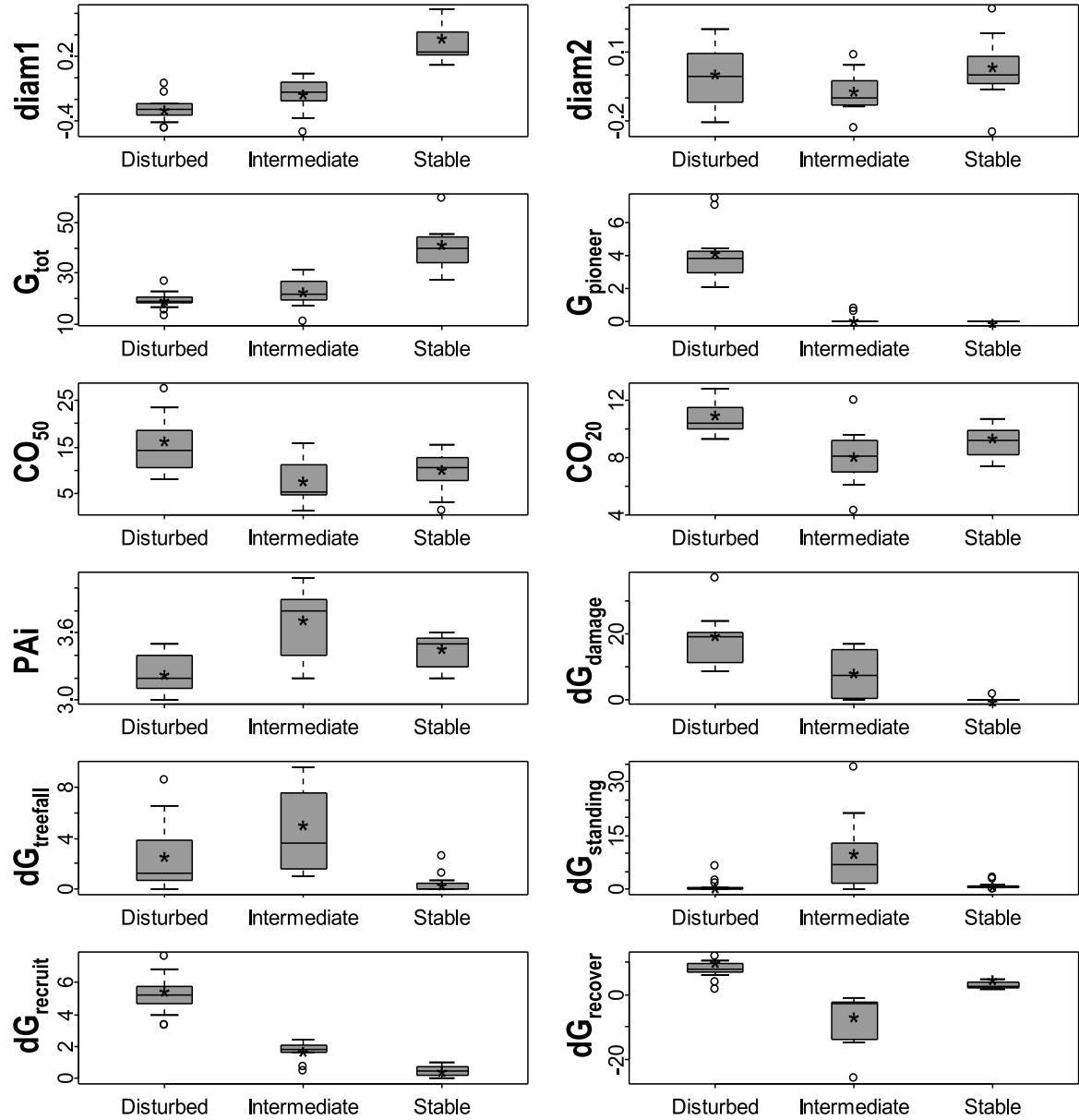


Fig. 4.

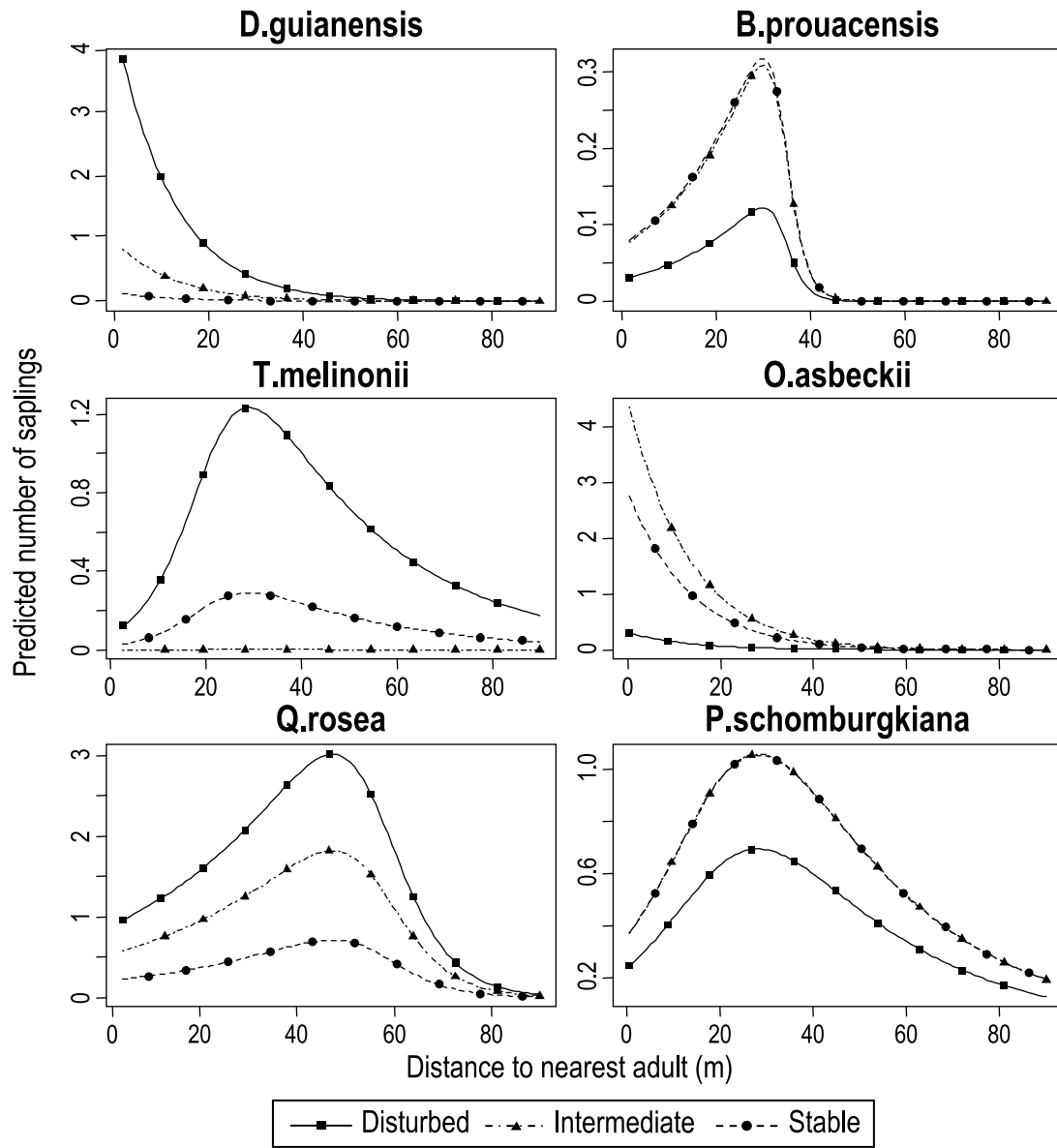
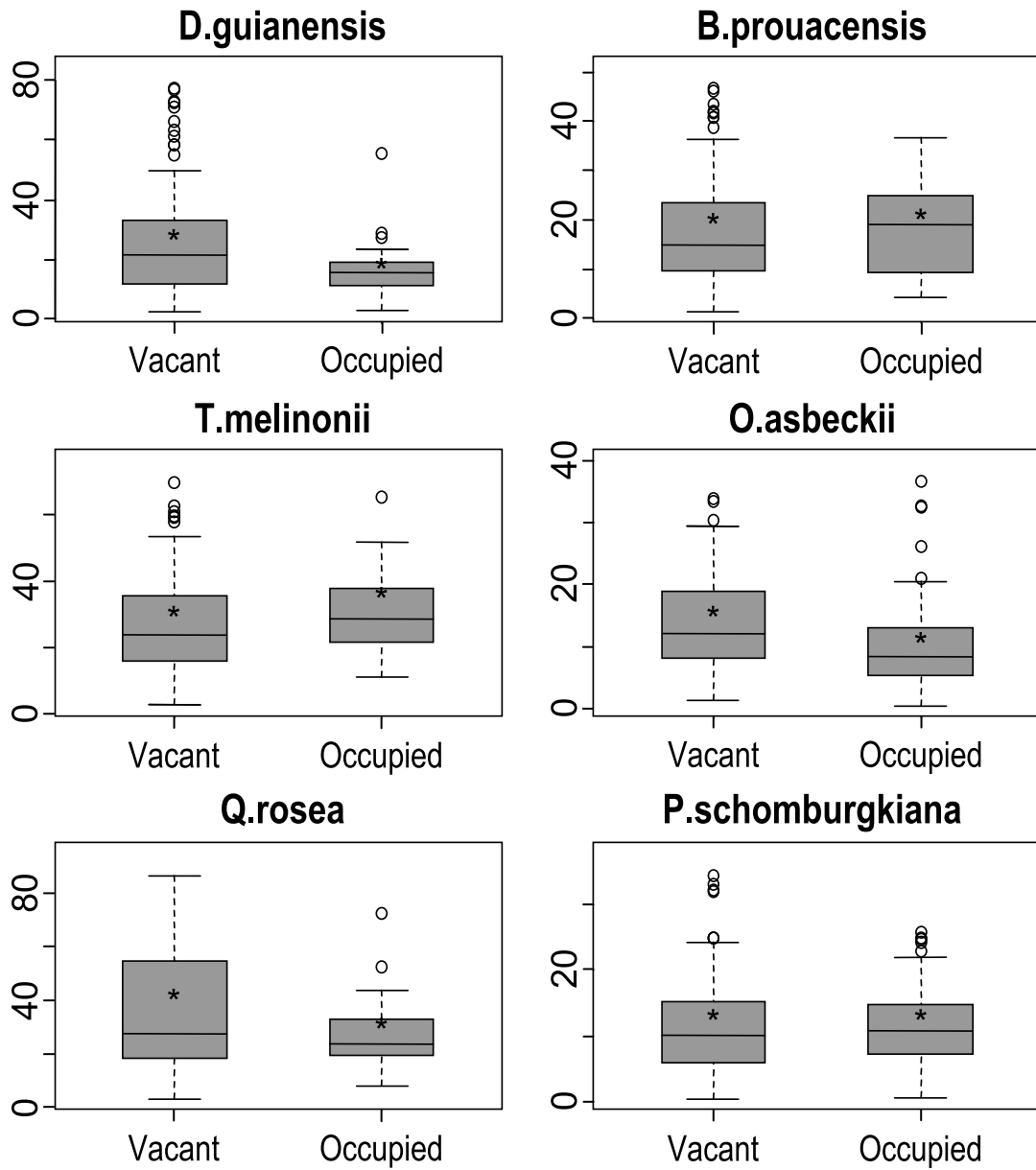


Fig. 5.



B.3 Hierarchical Bayesian models accounting for spatial dependence and zero-inflation of saplings patterns in French Guianian forest

En préparation

Hierarchical Bayesian models accounting for spatial dependence and zero-inflation in sapling patterns: examples from a French Guianan rain forest

Flores O.^{a,*}, Mortier F.,^b Dessard H.,^a Gourlet-Fleury S.^a

^a*CIRAD - UPR Dynamique forestière, TA 10/D, Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France*

^b*CIRAD - UPR Génétique forestière, TA 10/C, Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier Cedex 5, France*

Abstract

1. Modelling the spatial pattern of trees in early life-stages provides insights into species realized niche and ecological processes driving species distribution. Still few studies address challenging features of spatial data such as spatial correlation and zero inflation, which may mislead ecological inference. This paper presents Hierarchical Bayesian (HB) models of density handling these two features in sapling patterns sapling in a tropical forest.

2. We questioned how distributions of saplings related with physical conditions, disturbance, stand structure and dispersal distance around adults for 6 tropical tree species with different biological attributes: *Oxandra asbeckii*, *Eperua falcata*, *Eperua grandiflora*, *Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea*, *Tachigali melinonii*. The study was conducted in the Paracou experimental site, French Guiana, where stands experienced silvicultural treatments in permanent sample plots from 1986 to 1988. Qualitative and quantitative variables obtained from census data and GIS layers described local ecological conditions.

3. Three types of models were built through a Hierarchical Bayesian approach: spatial generalized linear mixed models (SGLM), zero inflated Poisson models (ZIP), spatial zero inflated mixed Poisson models (SZIMP). Spatial dependence in sapling patterns was modeled through a Conditional Auto Regressive process (CAR).

4. Comparison of the models showed that sapling density was better explained when autocorrelation was taken into account. In SGLM, the spatial process alone could correct zero-inflation influence on fits, while in SZIMP models, the links between ecological descriptors and the response could take various forms. This work

emphasized the relevance of HB models handling autocorrelation to improve modelling of species-environment relationships.

5. Species response along two gradients of disturbance and topography, as well as dispersal patterns of saplings around adults differed among species. Findings were not systematically consistent with an *a priori* knowledge of species shade-tolerance and seed dispersal modes, and thus arose new hypotheses. Effects of ecological variables differed between spatial and non-spatial models, and therefore depended on statistical hypotheses.

Key words: conditional autoregressive model, hierarchical bayesian models, sapling pattern, spatial dependence, zero inflated Poisson, Paracou, tropical rainforest, disturbance, French Guiana.

1 Introduction

At local scales, a large variety of processes, biotic and abiotic (*e.g.* dispersal, competition, disturbance (Molino and Sabatier, 2001)) and physical conditions (*e.g.* topography, (He *et al.*, 1997; Plotkin *et al.*, 2002; Valencia *et al.*, 2004), waterlogging, Péliissier and Goreaud (2001); Harms *et al.* (2001)) interact to control species distributions. Studying those patterns can theoretically provide insights into species realized niches and ecological processes driving species distribution (Austin, 2002). In particular, it can help discuss the respective influence of dispersal (drift theory, *e.g.* ?) and environmental conditions (niche theory, *sensu* Hutchinson, 1957). Today, a growing quantity of detailed ecological data available on experimental sites allows investigation of such questions. Methods based on information-theoretic approaches, such as model selection, allow to systematically explore and compare relations between species patterns and ecological conditions (Rushton *et al.*, 2004).

Practically, statistical modelling studies rely on three components (Austin, 2002): an *ecological* model, which addresses hypotheses or concepts in a given context, a *data* model, which describes the studied system at a given scale through ecological variables, and finally a *statistical* model linking the response and explicative variables of the data model. Assumptions made for one model may have implications on the other models, and therefore change ecological conclusions (Austin, 2002; Keitt *et al.*, 2002). Following this three-components frame, we present a comparative approach to model sapling density of six tropical tree species with different biological attributes at intermediate scale (*ca*

* Corresponding author.

Email address: flores@cirad.fr (Flores O.).

30 ha).

The individualistic perspective of communities defines a relevant ecological model for spatial modelling (Guisan and Zimmermann, 2000) in which species interact with their environment through intrinsic rules. We considered here an individualistic ecological model in which trees occur at a given stage depending on topography and soil conditions (waterlogging), biotic interactions (through dispersal and competition) and disturbance. Among ecological processes affecting species patterns, disturbance was given a special attention as it controls local population dynamics through the release of competition in treefall gaps (Shugart, 1984; Sheil, 1999). Early-life stages patterns may then reflect past patterns of disturbance within the stands (Nicotra *et al.*, 1999).

Tropical tree species exhibit large differences in growth potential and spend varying periods of time in early life-stages (Clark and Clark, 1999). Effects of past disturbance events are therefore likely to be perceptible in size-classes differing between focal species (Molino and Sabatier, 2001). To allow comparison among the studied species, our *data* model defined specific DBH classes for the sapling stage. Density was evaluated into sampling cells on an exhaustive and regular basis in permanent sample plots (PSP) of French Guiana. Moreover, describing the living environment of trees in tropical forests remains a difficult task, partly because of high spatial heterogeneity (Ricklefs, 1977). Here, indirect ecological variables described the processes of the *ecological* model in sampling cells locations. Such indirect variables constitute proxies of direct (physiological) or resource gradients (Guisan and Zimmermann, 2000).

Spatial patterns of tropical tree species are often clumped (Condit *et al.*, 2000), so that the local density of a given life-stage is likely to show spatial autocorrelation (Legendre, 1993). Autocorrelation challenges the common statistical hypothesis of observations being independent. Quadrat-sampling may also induce dispersion in the data due to many zero counts (*zero inflation*, McCullagh and Nelder, 1989; Ridout *et al.*, 1998). In this paper, we specified *statistical* models to handle autocorrelation and zero-inflation through a Hierarchical Bayesian approach (HB, Clark, 2005). This method allows to model complex biological data into a series of simpler conditional models (Wikle, 2003; Clark, 2005).

Within this framework, we addressed a double question: which variables, among physical conditions, disturbance, stand structure and intraspecific relations, are the main determinants of sapling patterns for six focal species ? Do models taking autocorrelation and zero-inflation into account better explain sapling patterns than simpler models and in which way ?

2 Material and Methods

2.1 Study site

The study was conducted at the Paracou experimental site (5°18' N, 52°23'W) in a *terra firme* rain forest. The site lies in the coastal part of French Guiana in an equatorial climate with two main seasons. A dry season occurs from August to Mid-November. From March to April, a short drier period interrupts the rainy season. Annual rainfall in the vicinity of the site is 3041 mm (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004). At Paracou, streams incise a smooth geomorphological system mainly on shallow ferralitic soils. Part of the site is covered by permanently waterlogged areas with particular floristic composition.

The design of the site consists in twelve 300 × 300 m permanent sample plots with a 25 m inner buffer zone. In each central 250 × 250 m square, all trees ≥ 10 cm DBH (diameter at breast height) were identified and georeferenced. Since 1984, girth at breast height, standing deaths, treefalls and newly recruited trees over 10 cm DBH have been monitored annually. Three treatments were applied during the 1986-1988 period combining selective logging of increasing intensity and additional poison-girdling. Major interests of the Paracou experimental site are the wide range of disturbance experienced by the stands, and the 20-years long monitoring of trees ≥ 10 cm DBH.

The present work focuses on four adjacent permanent sample plots gathering an undisturbed control plot and three treated plots. The study site lies between 10 and 42 m above sea-level mostly on ferralitic soils (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004).

2.2 Focal species, life-stages and response variable

Commonness, light requirement and dispersal modes served as criterion to choose the studied species (Sabatier, 1983; Favrichon, 1995; Gourlet-Fleury and Houllier, 2000). We retained six focal species which were, by growing order of light-requirement: one sciaphilous species *Oxandra asbeckii* Pulle, R.E.Fr. (Annonaceae), three tolerant to mid-tolerant species (*Eperua falcata* Aublet, Caesalpiniaceae, *Eperua grandiflora* Aublet, Benth., Caesalpiniaceae, *Dicorynia guianensis* Amshoff, Caesalpiniaceae), two light-demanding species (*Qualea rosea* Aublet, Vochysiaceae, *Tachigali melinonii*, Harms, Caesalpiniaceae). *O.asbeckii* is an endozoochorous species of the understorey, the highest trees staying below 15 m high. *E.falcata* is an autochorous species and *E.grandiflora* a barochorous species that both occur in the canopy at maximal

heights of 30-35 m (Sabatier, 1983). *D.guianensis*, *Q.rosea* and *T.melinonii* are anemochorous species of the canopy with emergent trees reaching 40 m (Favrichon, 1995). *T.melinonii* is the fastest-growing and *a priori* most light-demanding species of the study.

In 2002-2003, all plants with $1 \text{ cm} \leq dbh \leq 10 \text{ cm}$ were sampled and georeferenced within the four plots. DBH were recorded in 1 cm classes. For the present study, we restricted the sapling stage to plants whose installation occurred most likely during the post-logging period. For each species, the sapling stage was thus limited by a specific upper DBH limit (D_{sap}) accounting for differences in average growth among species (Gourlet-Fleury, unpublished data). Thus, DBH classes for saplings were $[1 - 2]$ cm for *O.asbeckii*, $[1 - 3]$ cm for *E.grandiflora*, $[1 - 4]$ cm for *E.falcata*, $[1 - 5]$ cm for *D.guianensis*, $[1 - 6]$ cm for *Q.rosea* and $[1 - 9]$ cm for *T.melinonii*. Saplings were counted within 10×10 m cells (625 cells per PSP). These counts measured sapling density which served as the response variable in statistical models.

The adult stage gathered potential mother-trees over a given DBH at maturity derived from literature (Doligez, 1996) or defined regarding the status of the species (Collinet, 1997). DBH at maturity was 10 cm for *O.asbeckii*, 25 cm for *D.guianensis*, 35 cm for *E.falcata*, *E.grandiflora*, *Q.rosea* and *T.melinonii*. Potential mother-trees included trees either logged during the *logging* period (from 1986 to 1988) or naturally dead during the *recovery* period (from 1989 to 2002).

2.3 Ecological descriptors and gradients

Ecological variables derived either from available GIS maps of the study site or from census data of trees ≥ 10 cm DBH. Topography (elevation and slope) derived from a Digital Elevation Model (DEM) of the site. Three qualitative variables characterized the position of sampling cells regarding seasonal streams and bottomlands, skid trails and logging damage (Table 1). Static and differential quantitative stand variables were calculated using basal area on 20 m-radius circular subplots centered on the sampling cells. Differential variables concerned either the logging period or the recovery period.

Static variables described the local forest structure in 2002: total basal area, basal area of pioneer taxa and first two axes of a CA (Correspondence Analysis) on diameter distributions (see Table 1). Among differential variables, disturbance variables separately quantified the loss in basal area either due to treefalls or standing deaths (Table 1). Two variables quantified tree recruitment over 10 cm DBH and the gross change in basal area during the

recovery period. Mean and standard deviation of treefalls ages characterized the temporal pattern of local disturbance during the recovery period.

Finally, three population variables characterized intraspecific interactions between saplings and surrounding conspecific trees (Table 1): the distance from cells center to the nearest adult accounted for dispersal, the basal area of conspecific trees (≥ 10 cm DBH) in 2002 accounted for intraspecific competition, the loss of basal area from conspecific trees (≥ 10 cm DBH) during the recovery period accounted for a possible release of competition through conspecific deaths. For the last two variables, a 20 m-radius was used as for the other stand variables.

For the sake of clarity in model interpretation :

- (1) we considered the population variables separately from the other variables,
- (2) we summarized environmental heterogeneity along two gradients formed by combinations of the environmental variables.

These gradients served to predict species response according to best models predictions. They were build from the first two axes of a PCA on environmental variables. The first axis was positively supported by variables LD , M_{tfL} , $Recru$, $diam1$ and G_{pio} (24% of inertia explained, Table 1). Hence, it indicated a gradient of logging disturbance during the logging period. The second axis was positively supported by Ele , M_{tfR} and A_{tfR} , and negatively by WL and dG_R (inertia explained: 11%). The second gradient reflected topographic position, and possible disturbance during the recovery period. Local conditions along the second axis varied from undisturbed subplots near bottomlands ($WL = 2$) to subplots on plateaux possibly disturbed by treefalls during the recovery period. We characterized one gradient along each of the two axes by sampling cells according to their scores and high inertia on the considered axis ($n_{logging} = 37$, $n_{topo} = 42$).

2.4 Statistical models

A Hierarchical Bayesian approach. Hierarchical Bayesian modelling aims at decomposing a complex problem into a series of simpler conditional levels (Banerjee *et al.*, 2003; Wikle, 2003): at a given hypothesis level, inference conditionally relies on hypotheses made at higher levels. In the following section, we present spatial Poisson models in the HB context. We then present Zero Inflated Poisson models (ZIP) and extend the ZIP formulation to include autocorrelation. Finally, we focus on model calibration and evaluation to address the quality of fits and variables effects.

Spatial Poisson models. Count data are classically modeled using Poisson distributions and the *log* function to link the Poisson intensity λ to ecological variables (McCullagh and Nelder, 1989). A major issue of spatial modelling is to correctly describe the covariance structure of the data, *i.e.* possible autocorrelation in observations. The idea here is to include a spatial effect $\alpha(s)$ that accounts for spatial dependence in local Poisson intensities. $\alpha(s)$ is modeled as a random field over discretized space, and $Z(s)$ is the count of saplings in the cell at location s .

In the HB context, three basic levels constitute a model: a *data* level, specifying the conditional distribution of the data Z given parameters and underlying processes, a *process* level specifying the conditional distributions of the processes given their own parameters, and a *parameter* level specifying prior distributions for all parameters (Wikle, 2003):

$$\begin{aligned} \text{data level: } Z(s)|\lambda(s) &\sim \text{Poisson}(\lambda(s)) \\ \text{process level: } \log(\lambda(s)) &|\mu, \delta, \alpha(s) = \mu + \mathbf{P}\delta + \alpha(s) \\ \text{parameter level: } &\text{prior distributions of } \mu, \delta \text{ and parameters for } \alpha, \end{aligned} \quad (1)$$

where μ is an intercept, $\mathbf{P}$ a matrix of ecological variables, δ a vector of regression parameters, s a vector of spatial locations and $\alpha(s)$ a spatial random effect. Given parameter $\lambda(s)$, conditional independence between observations replaces the usual hypothesis of complete independence at the data level. The purpose of the Bayesian analysis is then to estimate the conditional posterior distribution of the parameters given the data and processes.

Conditional Autoregressive model (CAR). We retained a Conditional Auto-Regressive model for $\alpha(s)$ to take correlation between neighboring observations into account (CAR, Besag, 1974). For each cell, we used a Moore neighborhood (the chess king's move). The spatial process intensity, $\alpha(s)$, followed a conditional gaussian distribution given intensities in the neighborhood:

$$\alpha(s_i)|\alpha(s_j), j \in v_i \sim \mathcal{N}\left(\rho \sum_{j \in v_i} w_{ij} \alpha(s_j), 1/\tau\right), \quad (2)$$

where ρ and τ are two unknown parameters, (w_{ij}) a set of known spatial weights and v_i the neighborhood of s_i (Banerjee *et al.*, 2003). ρ measures the strength of the relation between $\alpha(s_i)$ and v_i . τ is the conditional precision of the process ($1/\tau$ is the conditional variance).

Zero Inflated models. Because count data are often over-dispersed due to over-represented zero counts (Ridout *et al.*, 1998), fits with Poisson distributions may be poor. We modeled zero-inflation of sapling density with a special case of finite mixture models, *i.e.* Zero Inflated Poisson (ZIP) models (Lambert, 1992). In the ZIP scheme, data proceed from a two-stages regime (Zorn, 1996). In a first – *transition* – stage, the outcome of a Bernoulli process determines the intensity of the second stage, which is then either strictly nul or not. In the second – *events* – stage, a Poisson process of the given intensity determines the final observation. Hence, the response variable Z can be modeled as: $Z = B(\omega)P(\lambda)$, where B is a Bernoulli random variable indicating sapling absence with probability ω ($B = 1$ implies $Z = 0$), and P a Poisson random variable describing sapling density with intensity λ . The data distribution $\mathcal{Z}$ is then a mixture of two Poisson distributions: $\mathcal{Z} = \omega\mathcal{P}(0) + (1 - \omega)\mathcal{P}(\lambda)$, where $\mathcal{P}(0)$ is the zero-point probability mass function and ω the unknown proportion of mixture between the two distributions. Thus, observations in Z proceed either from a null distribution or from a classical Poisson distribution. A major interest of ZIP models is that parameters ω and λ can rely on different set of variables. Truncated ZIP models separately model presence-absence with a Bernoulli distribution and non-zero counts with a truncated Poisson distribution (Welsh *et al.*, 1996; Bar-Hen, 2002). We preferred the mixture specification because zero counts could arise either from the Bernoulli or from the Poisson distribution.

Spatial Zero Inflated Mixed models. Following the HB approach, we extended the ZIP formulation to include autocorrelation. At the *data level*, we supposed that the response variable Z was spatialized, $Z = Z(s)$ and ZIP distributed: $Z(s)|\omega(s), \lambda(s) \sim \mathcal{Z}(\omega(s), \lambda(s))$. Given the two main parameters $\lambda(s)$ and $\omega(s)$, observations in Z were assumed to be conditionally independent.

At the *process level*, $\omega(s)$ and $\lambda(s)$ were linked with ecological variables through canonical link functions and we defined: $u(s) = \text{logit}(\omega(s))$ and $v(s) = \log(\lambda(s))$ (McCullagh and Nelder, 1989). For simplicity, we included explicit spatial dependence among observations only in the Poisson part of the ZIP model (see also Wikle and Anderson, 2003). Thus, the Poisson process intensity $\lambda(s)$ depended on both a set of specific variables and an underlying spatial process $\alpha(s)$. As in the Spatial Poisson case, $\alpha(s)$ followed a CAR model:

$$u(s)|\mu_1, \gamma = \mu_1 + \mathbf{B}\gamma \tag{3}$$

$$v(s)|\mu_2, \beta, \alpha(s) = \mu_2 + \mathbf{M}\beta + \alpha(s) \tag{4}$$

with (μ_1, μ_2) two intercepts and $(\mathbf{B}, \mathbf{M})$ two sets of selected variables.

Finally, at the *parameter level*, we used weak or non informative prior distributions of parameters. For regression parameters γ and β , gaussian distributions were used. Prior for ρ was uniform on a constrained interval (see Banerjee *et al.* (2003) for details). Prior for τ was an inverse gamma distribution.

Model calibration and evaluation. For each species, we first built two models without spatial effect, a simple generalized linear Poisson model (GLM) and a ZIP model. In the ZIP case, we first selected variables $\mathbf{B}$ using a logistic GLM of sapling presence/absence, as usually proposed for Hurdle models (Bar-Hen, 2002). Given $\mathbf{B}$, we then selected variables $\mathbf{M}$ in a complete ZIP model. Variables were selected among candidates variables (Table 1) with a classical stepwise selection using Maximum Likelihood Estimation and Akaike Information Criterion (AIC) (McCullagh and Nelder, 1989).

Models were then recalibrated through the HB approach. Three models were retained per species: a Spatial Generalized Linear Mixed model (SGLM), a non-spatial Zero Inflated Poisson model (ZIP), and a Spatial Zero Inflated Mixed model (SZIMP). We discarded the non spatial Poisson GLM because of poor results. Model calibration was performed using WinBUGS software (Spiegelhalter, 2004) with 100000 iterations on one Monte Carlo Markov chain (MCMC) including an initial burning step of 20000 iterations. Other analyses were performed with R (R Development Core Team, 2004).

Model comparison in HB context is not a simple task. The *effective* number of parameters or degrees of freedom is not always clearly defined and can be very different from the actual number of parameters (Spiegelhalter *et al.*, 2002). Hence, common criteria, such as Akaike Information Criterion (AIC) or Bayesian Information Criterion (BIC), are suspicious. Spiegelhalter *et al.* (2002) proposed a Deviance Information Criterion (DIC) based on deviance moments to compare hierarchical models. DIC is defined as: $DIC = \overline{D(\theta)} + p_D$, where θ is the parameter set of the model, $\overline{D(\theta)}$ the mean of the Bayesian deviance $D(\theta)$ for all MCMC samples. p_D is the effective number of parameters and is defined as $p_D = \overline{D(\theta)} - D(\bar{\theta})$, where $\bar{\theta}$ is the mean of all MCMC samples of θ . p_D is proportional to the deviance variance and is regarded as a measure of the model complexity (Spiegelhalter *et al.*, 2002).

For a given variable, the mean of the posterior distribution characterized the effect of the variable in the models. In ZIP and SZIMP models, a variable was said to be *dual*, following Zorn (1996) terminology, if it occurred in both $\mathbf{B}$ and $\mathbf{M}$ matrices (Eq. 3 & 4). The response curve – the relation between the

response and variable – to a dual variable, say x , depends on the ratio $\sigma_x = \frac{\beta_x}{\beta_x - \gamma_x}$ where β_x and γ_x are the regression coefficients associated with x in **B** and **M** respectively. Depending on the sign and value of σ , the response curve can exhibit various shapes, either monotonous or unimodal with symmetry or not about this maximum (Fig. 5.a).

3 Results

3.1 Observed densities and patterns

Zero-inflation of sapling density varied according to the species, zero-frequencies being between 58% for *O.asbeckii* and 87% for *T.melinonii*. *O.asbeckii* was the most common species regarding cell occupation (42%) and total sapling number (2271). On the opposite, *D.guianensis* and *T.melinonii* had the lowest total numbers (615 and 616) and the lowest maximal densities (8 and 11). *Q.rosea* was the most locally abundant species (34, *total*: 1197) and also the most variable in density. *E.falcata* and *E.grandiflora* occurred in 17% and 20% of the cells respectively with 17 and 11 saplings at maximal densities (*total*: 807 and 861).

Moran's I (I_M) were calculated to estimate the sign and strength of local dependence between observations. We used here the neighborhood definition of the CAR model. All observed sapling patterns had positive I_M values (Fig. 3.a) with low variance ($<10^{-3}$, not shown) and thus showed positive autocorrelation.

We calculated empirical variograms on the complete study area to characterize spatial patterns. Major changes in variograms slopes indicated spatial features (clumps) at various scales (Fig. 2, solid lines). A steep increase was observed up to about 50 m for *D.guianensis* and *E.grandiflora*, and up to about 100 m for *O.asbeckii*. For *E.grandiflora*, the variogram slowly decreased up to 500 m, which indicated that paired observations were mostly zeros at that distance. Variograms for *Q.rosea* and *E.falcata* showed a slow increase up to 200 m, with a larger range of variation for *Q.rosea*. For both species, variograms increased after 400 m, which indicated a separation of large clumps at this distance. For *T.melinonii*, the variogram showed a steep increased in the first 30 m, but the species was the less structured in space.

3.2 Model evaluation

DIC values indicated SZIMP models to be the best ones for *D.guianensis*, *E.falcata*, *Q.rosea* *T.melinonii*, while SGLM were retained for *O.asbeckii* and *E.grandiflora* (Table 2). For *O.asbeckii*, despite a weak difference in DIC between SGLM and SZIMP models, the SGLM was the best model because both the number of fixed regression parameters (33 *vs* 20) and the effective number of parameters (p_D) were lower for this model. Correlation coefficients showed good agreement between observations and fitted values. SGLM and SZIMP models showed similar Pearson and Spearman correlation coefficients (Table 2). Pearson coefficients were between 0.88 and 0.98 and Spearman coefficients were between 0.59 and 0.76.

For ZIP models, Pearson correlations coefficients were between 0.22 and 0.57 and Spearman correlation coefficients between 0.23 and 0.53. Large values of p_D indicated that model deviances varied widely along the Monte-Carlo Markov Chains run for calibration. For *Q.rosea*, the poorer fit was essentially due to outliers, *i.e.* cells for which the ZIP model predicted high density whereas saplings were absent. Such behavior of the model will be discussed further.

Comparison of ZIP and SZIMP models showed that posterior means, thus variables effects, generally decreased when autocorrelation was taken into account, while standard deviations increased (Fig. 1).

3.3 Comparison of observed vs modeled patterns

We calculated variograms and Moran's I on modeled patterns to investigate how the spatial structure was reproduced. Variograms of mixed models (SGLM, SZIMP) closely paralleled observed sapling pattern, whereas ZIP models produced smooth or flat variograms (*e.g.* *D.guianensis*, Fig. 2). All modeled patterns showed a lower overall variance compared to observed distributions. This finding was confirmed with I_M since observed values were lower than values for calibrated patterns. I_M of mixed models were closer to observed values than ZIP values (Fig. 3.a). This ranking did not hold for *Q.rosea* which also showed the highest observed I_M .

I_M and the CAR precision parameter of mixed models (τ in Eq. 2) were positively related (Fig. 3.b). τ is inversely proportional to the variance of the spatial process α . Hence, the precision parameter τ strongly influenced the overall variability of modeled patterns (Fig. 3). Meanwhile, the ρ parameter showed little variability among models and had posterior means between 0.974 for *E.falcata* (SZIMP model, posterior standard deviation: $\sigma_\rho = 0.018$) and

Fig. 1. Variables effects: posterior means and standard deviations intervals for fixed regression parameters, per species and per model type (see table 1 for labels, Int.: intercepts). For qualitative variables (LD, ST, WL), the effect in level 3 is: $\text{eff}_3 = -(\text{eff}_1 + \text{eff}_2)$. For best models (*italics*), symbols indicates intervals without 0 in. Shaded bars and * relate to coefficients of variables in matrix **P** or **M**, filled bars and ^ relate to coefficients of variables in matrix **B**.

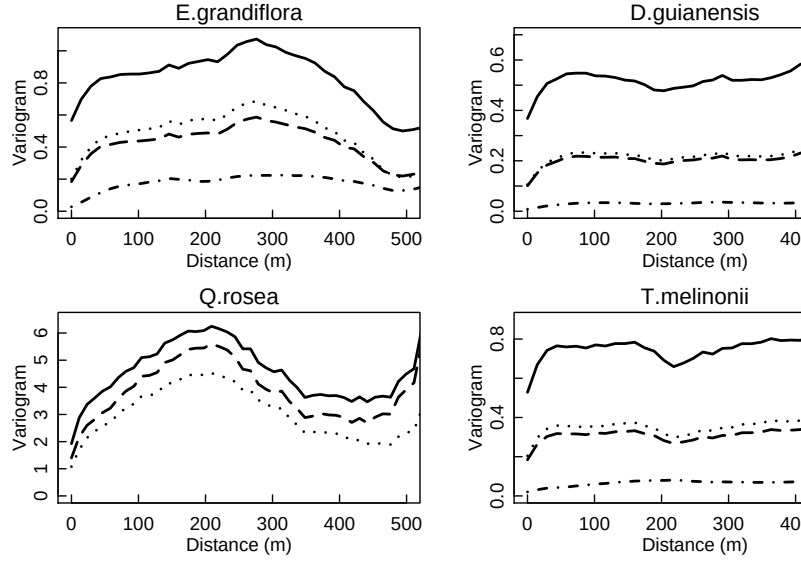


Fig. 2. Variograms of observed sapling density and modeled patterns calculated on the complete study area (the ZIP case is not shown for *Q.rosea* for graph clarity).

0.999 for *O.asbeckii* (SGLM and SZIMP models, $\sigma_\rho = 0.001$). Such high values of ρ reveal strong positive autocorrelation and are consistent with I_M values about 0.5 (Banerjee *et al.*, 2003).

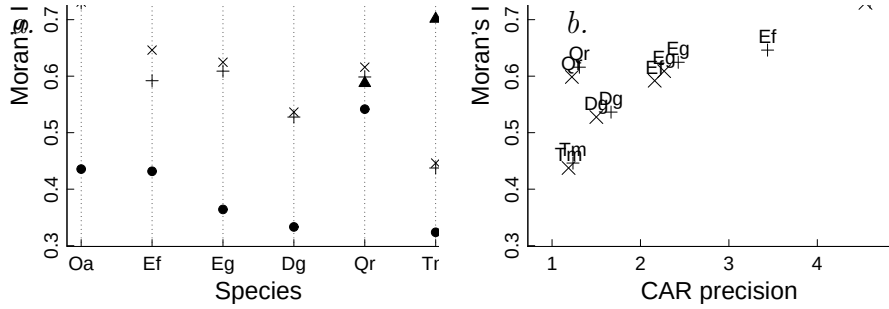


Fig. 3. *a.*: Comparison of Moran's I between observed and modeled sapling pattern for the six focal species. *b.*: Relations between Moran's I and the posterior CAR precision parameter (τ in Eq. 2) in the Spatial Mixed models (SGLM, SZIMP).

3.4 Adjusted sapling density along ecological gradients

Responses are presented here for the best selected models (Table 2). Along the gradient of logging disturbance, the adjusted sapling density for *O.asbeckii* decreased with increasing disturbance levels with constant variability. In contrast, the response of *D.guianensis* was humped and maximal near the gradient middle (Fig. 4). The adjusted density for *E.falcata* and *Q.rosea* showed low mean and variance at low levels of logging disturbance (left end) and both increased with logging disturbance. *E.grandiflora* showed no particular trend

in the mean, but the variance increased at high levels of logging disturbance. *T.melinonii* showed the most marked positive trend along the disturbance gradient.

Along the gradient of topography (Fig. 4), sapling density increased with increasing scores for *D.guianensis*, *O.asbeckii*, *E.grandiflora*. Among variables most correlated with the second gradient (see section 2.3), changes in sapling density mostly related to elevation effects for *O.asbeckii* and *E.grandiflora* (Ele on Fig. 1). Both Ele and dG had negative effects in the SZIMP model for *D.guianensis*. However, interpretation was not clear in this case because of opposed correlations signs of Ele and dG with the second gradient (Topo). For *Q.rosea*, sapling density weakly increased along the second gradient, while no trend was observed for *E.falcata* and *T.melinonii*. The variability increased along the gradient for *O.asbeckii* and *D.guianensis*, while no trend was visible for the other species.

3.5 Sapling dispersal pattern and relation with conspecific trees

Regarding intraspecific effects, the distance to nearest adult (**dna**) was the most informative population variable in 5 cases out of 6, while effects of those variables were low for *T.melinonii* (Fig. 1). For *E.falcata*, **dna** had a strong positive effect in **B** (Fig. 1), so that the response curve approached a logistic form with threshold at *ca* 50 m (Fig. 5.b). For that species, **G_{con}** was a dual variable (Fig. 1): sapling density increased with conspecific basal area up to and decreased over this threshold (Fig. 5.c). Sapling density of *O.asbeckii* decreased with increasing **dna** and increased with **G_{con}** (Figs. 1 and 5.b), but effects were relatively low. *O.asbeckii* had the lowest sampled distance range between cells and an adult (*ca* 0-50 m). On this range, the SGLM and SZIMP models produced similar response curves to **dna** (Fig. 5.b). For *D.guianensis*, **dna** was a dual variable: adjusted sapling density was nul above *ca* 65 m away from adult trees (Fig. 5.b). For *Q.rosea*, **dna** was dual but the adjusted response curve was strictly decreasing on the sampled range, *ca* 0-100 m (Fig. 5.b). The response curve of the best model for *E.grandiflora* (SGLM) decreased regularly up to 90 m, whereas in the SZIMP case, it showed a threshold at *ca* 60 m above which adjusted density was zero.

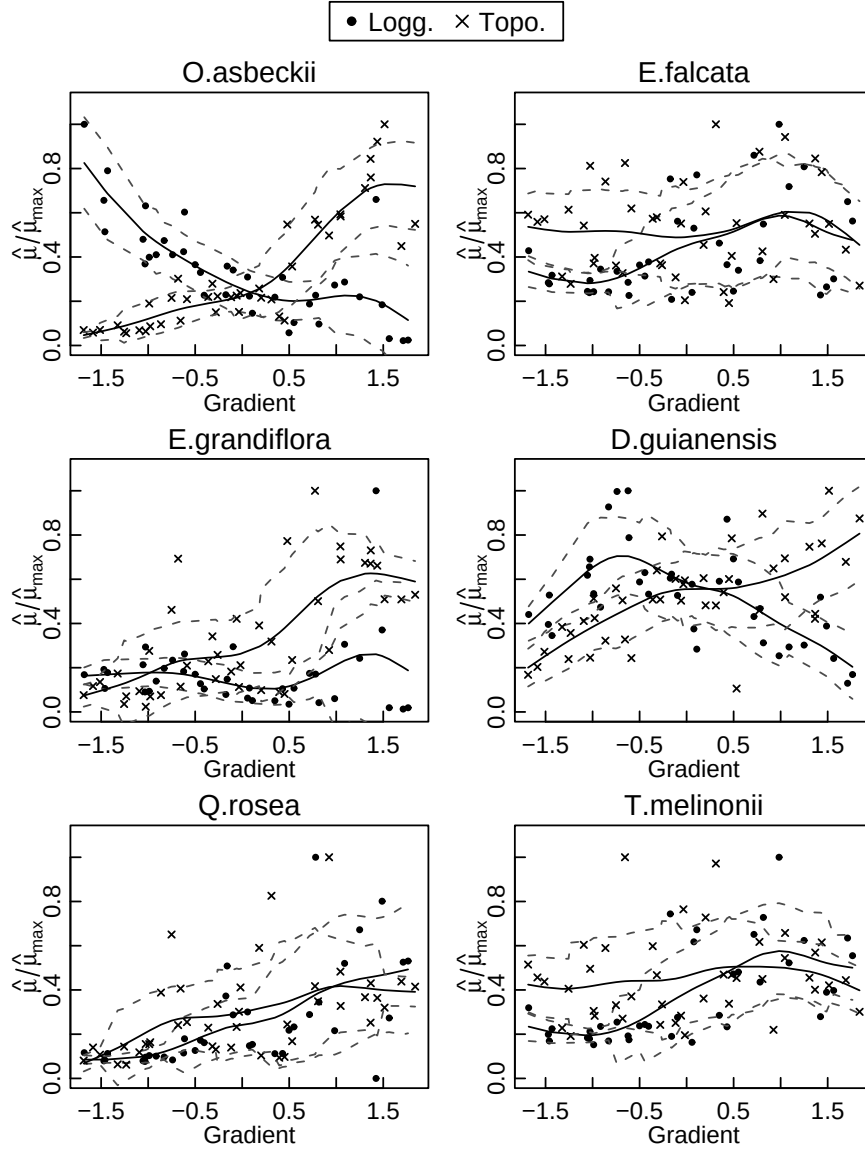


Fig. 4. Species responses along two ecological gradients. Dotted lines: mean density, solid lines: intervals based on standard deviations. Logg.: gradient of logging disturbance (●), Topo.: gradient of topography (×, see text for gradients construction). Y-axis: sapling density predicted from best models. Densities are normalized by predicted maximum along each gradient.

4 Discussion

4.1 Ecological aspects

Species susceptibility to disturbance and topography. We expected disturbance to induce a negative response of the sciaphilous species *O. asbeckii*, a positive response of the light-demanding species *Q. rosea* and *T. melinonii*

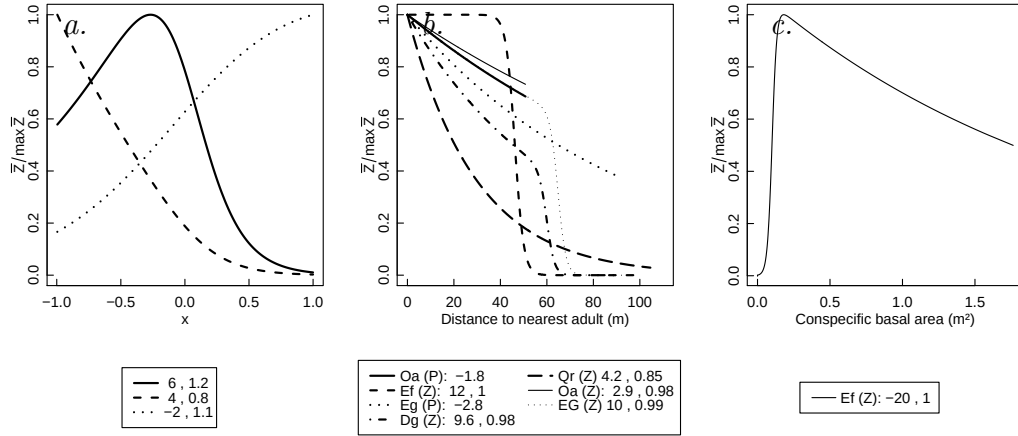


Fig. 5. Theoretical and adjusted responses curves. *X-axes*: explicative variables, *Y-axes*: normalized mean density $\bar{Z}: \frac{\bar{Z}}{\max(\bar{Z})}$.

Numbers are regression coefficients for variables on X-axis: for $Z \sim ZIP$: β, σ , with $\sigma = \frac{\beta}{\beta-\gamma}$ β, γ respectively Bernoulli and Poisson distributions coefficients for $Z \sim Poisson$: γ , Poisson distribution coefficient.

a.: theoretical responses curves to an uniform random variable on $[-1, 1]$ (x) for ZIP-distributed Z .

b.: adjusted response curves to distance to nearest adult for five species (observed ranges on X-axis). Dg, Ef, Qr : $Z \sim ZIP$, Oa, Eg , $Z \sim Poisson$. Dotted lines show the response curves for the SZIMP models for Oa and Eg .

c.: adjusted response curves to conspecific basal area for Ef with $Z \sim ZIP$.

Oa : *O.asbeckii*, Ef : *E.falcata*, Eg : *E.grandiflora*, Dg : *D.guianensis*, Qr : *Q.rosea*.

and a humped response for the tolerant to mid-tolerant species *E.falcata*, *E.grandiflora* and *D.guianensis*. Regarding topography, *D.guianensis* and *E.grandiflora* are known to mainly settle on the upper part of slopes (Bonjour, 1996) and *E.falcata* on bottomlands. ? showed that the two *Eperua* species are mutually exclusive in the stands. No a priori information was available for the three other species. A confusing effect between topography and small natural disturbances (treefalls) could occur along the topographical gradient, as both variables positively correlated to this gradient.

Species responses along the two gradients were coherent with our hypotheses for *D.guianensis* (disturbance + topography), *O.asbeckii*, *E.falcata*, *Q.rosea* and *T.melinonii* (disturbance), *E.grandiflora* (topography). A positive effect of the topographical gradient was evidenced for *Q.rosea*, however difficult to interpret as the species is heliophilous and could react to small openings due to treefalls. On the contrary, the positive effect highlighted for *O.asbeckii* probably reflected a pure substrate effect as the species is sciaphilous. Two particular features were surprising: (i) *E.grandiflora* appeared neutral on the disturbance gradient. This species finally appeared less

sensitive to disturbance and light than *E.falcata* and *D.guianensis*. This finding is consistent with a study of change in saplings stocks between 1992 and 1995 in Paracou plots (Rankin-de Mérona and Montpied, 2004), (ii) *E.falcata* appeared neutral on the topographical gradient. For this species, it seems that population variables were informative enough to mask the effects of tconditions because of strong clumping of saplings around potential mother-trees.

Saplings dispersal patterns and relations with conspecifics. Clumping among saplings can arises because of limited dispersal around adults (Svenning, 2001), clumped seed dispersal (Howe, 1989; Russo and Augspurger, 2004), or survival response to patchy resource (Dalling and Wirth, 1998). Our results evidenced (i) a dispersal limitation of saplings for five species out of six, (ii) the persistence of seed dispersal patterns to some extent at the sapling stage despite mortality filters on earlier stages (Clark *et al.*, 1999; Wang and Smith, 2002) (iii) a lack of connection between saplings and adults patterns for the anemochorous and most light-demanding species studied *T.melinonii*.

The results obtained were coherent for the autochorous *E.falcata*, for which saplings were limited to low distances around adults. A similar pattern raised for the anemochorous *D.guianensis*. Despite wind dispersal, seeds and fruits reach maximal distances of 25 to 60 m around mother-trees (Sabatier, 1983; Loubry, 1993). Saplings appeared limited at the same scale. Saplings of *Q.rosea* were also mainly dispersed around mother-trees. But, despite similar dispersal mode and seed size compared to *D.guianensis*(Sabatier, 1983), *Q.rosea* was less limited. Differences in species fecundity could explain different dispersal abilities among these species (Clark and Ji, 1995). For the endozoochorous *O.asbeckii*, the density curve decreases slowly with distances between saplings and adults. Despite seed dispersal by birds, median seed dispersal distances were estimated below 10 m in disturbed and undisturbed plots of Guyana (Ulft, 2004). Saplings-adults distances did not exceed 50 m here for this common species, which thus does not appear dispersal limited at the study scale.

The case of *E.grandiflora* can be questioned. The flexible SZIMP model reveals a pattern similar to that of *E.falcata*, coherent with heavy seeds dispersed close to the mother-trees. The pattern produced by the SGLM tended to overestimate density at distances >60 m, probably due to saplings frequently found far from adults. Such scattering of saplings likely results from secondary dispersal of *E.grandiflora* seeds by rodents, as observed by Forget (1992).

Among population variables, distance to the nearest adult was the most informative variable. Effects of other population variables were generally low.

However conspecific trees had a strong effect for *E. falcata*. Figure 5.c shows negative-density dependence at the cell scale <20 m. Such effect is consistent with local dispersal and aggregation of the species along bottomlands.

4.2 *Relevance and limits of the data model*

The data model defined how the sampling design characterized sapling patterns and how ecological variables characterized local ecological conditions. The use of quadrat-sampling imposed a minimal distance between observations and because of clumping, density was positively autocorrelated. Yet, autocorrelation also appears with individual based sampling and is actually inherent to ecological data (Legendre, 1993). Space partitioning in sampling cells allowed to define a measure of species local success, through sapling density, and to relate it with ecological variables. Coupled with regular sampling, this method introduced zero inflation in the data. The two features could be accounted for in statistical models.

In studies of tropical species, descriptions of the environment often derive from categorical variables, for instance classifying forest structure as gap and non-gap. The environment was characterized here through continuous descriptors of ecological processes such as disturbance (Molino and Sabatier, 2001). Such a method allowed to characterize species responses along gradients. Inclusion of disturbance as an explicative process allowed to address a common issue in static modelling, that is a likely disequilibrium between observed patterns and current environmental conditions (Guisan and Zimmermann, 2000; Austin, 2002).

Dispersal around potential mother-trees was accounted for in our data model through distance to nearest adult (**dna**). Measures of early life-stages dispersal with **dna** underestimate dispersal distances given adult spatial patterns (Nathan and Muller-Landau, 2000). More complex dispersal models could be considered for instance by taking into account the contribution of several potential seeders (Ribbens *et al.*, 1994). Other population variables accounting for interactions with conspecific trees were based on the same 20 m-radius subplots used for the total stand. However, a tree may interact at different distances with conspecific trees or with trees of other species (heteromyopia) as suggested by Murrell and Law (2003). Further work could consider different distances of inter- and intraspecific interactions.

4.3 Statistical hypotheses and ecological inference

The spatial random effect for autocorrelation enhanced models performance, a consistent result with the comparative study of Keitt *et al.* (2002). Mixed models reproduced sapling patterns through a simple description of dependence between cells at local scale. SGLM with Poisson distribution were more performant for *O.asbeckii*, and *E.grandiflora*, in spite of high zero-inflation for *E.grandiflora*. Thus, the spatial random effect accounted for both autocorrelation and zero-inflation. ZIP and SZIMP comparison also revealed that variables with strong effects in the simple ZIP case had weaker effects when autocorrelation was considered. Hence, refinement of the statistical hypotheses lead to more robust ecological conclusions regarding environmental and population effects on sapling density (Austin, 2002).

Besides accounting for zero-inflation in sapling density (Welsh *et al.*, 1996; Ridout *et al.*, 1998), ZIP also modeled different shapes of response curves, a critical issue in empirical modelling studies (Oksanen and Minchin, 2002). Species responses along environmental gradients can be of different shapes, either linear, humped or more complex, and they are rarely known *a priori* (Guisan and Zimmermann, 2000). Here, we could adjust density curves of various shapes while allowing species to have different responses. In this sense, our statistical hypotheses were in agreement with the ecological model.

The random spatial process also introduced flexibility and accounted for unobserved local effects at the scale of sampling cells. This was evidenced for *Q.rosea* for which standing deaths (M_{sDL}) influenced sapling density positively as shown in both ZIP and SZIMP models. Still, the deterministic relation failed in the ZIP case: extreme values of the ecological variable determined high adjusted sapling density in some cells where saplings were absent. Unobserved local effects may be responsible for such departure which was not the case in the SZIMP model for *Q.rosea*.

In model comparison, the sets of selected covariables, $\mathbf{P}$, $(\mathbf{B}, \mathbf{M})$, were considered as given for each species: we did not address the issue of variable selection in the bayesian context. Powerful but time-consuming Bayesian methods exist and are still being developed to deal with variable selection issues (*e.g.* Reversible Jump, Green (1995)). Selection classically aims to minimize covariance among explicative variables and identify the most relevant among an initial set. Although the studied sets of variables may not be optimal for some species, the most informative variables were retained and only weakly informative variables among those tested may miss.

5 Conclusion

This study underlined the relevance of the Hierarchical Bayesian approach to model spatial patterns of early-life stages in plant populations. The HB framework allowed to take random spatial effects into account, which seems critical in highly heterogeneous ecosystems such as tropical forests. The flexibility of HB models could allow to include more sources of uncertainty, or other effects regarding dispersal. The studied sapling pattern showed evidence of niche partitioning among species and also revealed dispersal limitation. Following the modelling framework proposed by [Austin \(2002\)](#), this work addressed the relevance and limits of three hypotheses levels and possible interconnections between these levels. Statistical hypotheses were based on features of the studied patterns, while explicative ecological data were mostly constrained by feasibility and availability. In any ecological study, ecological implications are conditioned by such constraints. The interest of the data model is thus clear when proxies infer the intensity of unobserved processes. More realistic treatments of spatial patterns would certainly refine our understanding of disturbance effects on tropical forests communities.

6 Acknowledgements

We thank Bruno Ferry (ENGREF, Nancy) for kindly providing data on soil hydromorphy, and Lilian Blanc, Jean-Gael Jourget, Pascal Pétronelli (CIRAD, Kourou, French Guiana) and the field workers of Paracou who participated in data collection.

References

- Austin, M. (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, **157(2-3)**, 101–118.
- Banerjee, S., Carlin, B. and Gelfand, A. (2003) *Hierarchical modeling and analysis for spatial data*. Monographs on Statistics and Applied Probability 101. Chapman & Hall/CRC.
- Bar-Hen, A. (2002) Generalized principal component analysis of continuous and discrete variables. *Interstat*, **8(6)**, 1–26.
- Besag, J. (1974) Spatial interaction and the statistical analysis of lattice systems. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, **36**, 192–236.

- Bonjour, I. (1996) *Variabilité de la qualité des bois d'une essence guyanaise : l'Angélique (Dicorynia guianensis Amsl.)*. Ph.D. thesis, ENGREF.
- Clark, D. and Clark, D. (1999) Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications*, **9**(3), 981–997.
- Clark, J. (2005) Why environmental scientists are becoming bayesians? *Ecology Letters*, **8**, 2–14.
- Clark, J., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., Hillerislambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J. and Wyckoff, P. (1999) Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, **86**(1), 1–16. Intro: deux conceptions du recrutement en forêt: limité par disponibilité des jeunes stades (présence), ou de microsites favorables. un test nécessite estimation de probas de passage entre stades de dévpt (stades limitants ?) 2 questions: données existant ds la littérature suffisantes (échelles ?) ? quelles conclusions à partir de ces données ? Indices de l'effort d'échantillonnage Analyse de l'effet de l'échantillonnage sur résultats ex. taille du site sur estimation de pluies de graines (inclusion d'arbres de plus en plus éloignés des relevés de graines.
- Clark, J. and Ji, Y. (1995) Fecundity and dispersal in plant populations: implications for structure and diversity. *The American Naturalist*, **146**, 72–111. Examen des conséquences de prise en compte de la fécondité, dispersion dans modèles dynamique (CSP: constant Seed Pool: hyp. souvent invoqué ds modèle de peuplement). Construction de modèles avec trois niveaux de complexité possible. Trois types de mortalité considérés: éclaircissage, sénescence, et perturbation. Eclaircissage: fonction de densité du patch, taille, taux de croissance; Fécondité: trois paramètres: âge de maturation, longévité, taux de production moyen entre ces deux âges (prop. à la surface de la couronne); 1er effet de la CSP: surestimation de la densité de la pop et de la variabilité Hyp d'autant plus fausse que perturbation fréq. et maturation retardée.
- Collinet, F. (1997) *Essai de regroupement des principales espèces structurantes d'une forêt dense humide d'après l'analyse de leur répartition spatiale (Forêt de Paracou - Guyane)*. Ph.D. thesis, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Condit, R., Ashton, P., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S., Foster, R., Itoh, A., LaFrankie, J., Lee, H., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R. and Yamakura, T. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414–1418. étude des patrons pour 1768 spp. dans six forêts tropicales, de décidue sèche à sempervirente (Barro C., Inde,...) structure aggrégative mise en évidence dans la plupart des cas qd ts individus considérés (diam>1cm), encore vrai pour diam>10cm spp. rares plus souvent aggrégées qu'spp. communes. Définition

- d'un indice pour l'étude de l'aggrégation: "relative neighborhood density", a priori + avantageux que fonction K de Ripley mesure de l'aggrégation d'individus conspécifiques sur placettes permanentes spp rares: définies par <50 indiv./ha Résultats: agrégation - importante dans les gros diamètres dans 4 sites/6, pour 2 sites agrégation + import. dans les petits diam. spp rares: + agrégées dans 5 sites/6 -> supporte l'hyp de prédation densité-dép. degré d'aggrégation corrélé <0 avec densité spécifique qq spp: m.e.e. de limitation par la dispersion (aggrégation non relié à traits topo, édaph, ou autres) test de l'aggrégation en fonction de la limitation de la disp (anémo supposées plus limitées que zooch.): pas très significatif.
- Dalling, J. and Wirth, R. (1998) Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology*, **14**(5), 705–710.
- Doligez, A. (1996) *Evolution de la diversité génétique intra-population et de sa structure : Etude d'un modèle de simulation spatialisé en vue de la gestion des ressources génétiques forestières tropicales. Volume I : texte*. Ph.D. thesis, Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- Favrichon, V. (1995) *Modèle marticiel déterministe en temps discret. Application à l'étude de la dynamique d'un peuplement forestier tropical humide (Guyane française)*. Ph.D. thesis, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Forget, P.-M. (1992) Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (caesalpiniaceae), a large-seeded tree in french guiana. *Biotropica*, **24**(2a), 146–156.
- Gourlet-Fleury, S., Ferry, B., Molino, J.-F., Petronelli, P. and Schmitt, L. (2004) Experimental plots : key features. In *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, pp. 3–60.
- Gourlet-Fleury, S. and Houllier, F. (2000) Modelling diameter increment in a lowland evergreen rain forest in french guiana. *Forest Ecology and Management*, **131**, 269–289.
- Green, P. J. (1995) Reversible jump markov chain monte carlo computation and bayesian model determination. *Biometrika*, **82**, 711–732.
- Guisan, A. and Zimmermann, N. E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**(2/3), 147–186.
- Harms, K., Condit, R., Hubbell, S. and Foster, R. (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*, **89**, 947–959.
- He, F., Legendre, P. and LaFrankie, J. V. (1997) Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, **8**(1), 105–114. 42 ref. English Journal article.
- Howe, H. (1989) Scatter- and clump-dispersal and seedling demograhpy: hy-

- pothesis and implications. *Oecologia*, **79**, 417–426.
- Hutchinson, G. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22**, 415–427.
- Keitt, T., Bornstad, O., Dixon, P. and Citron-Pousty, S. (2002) Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography*, **25**, 616–625.
- Lambert, D. (1992) Zero-inflated poisson regression, with an application to defects in manufacturing. *Technometrics*, **34**, 1–14.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**(6), 1659–1673.
- Loubry, D. (1993) Les paradoxes de l'angélique (*dicorynia guianensis amshoff*) : dissémination et parasitisme des graines avant dispersion chez un arbre anémochore de forêt guyanaise. *Revue d'écologie - La Terre et La Vie*, **48**, 353–363. Biblio. personnelle SGF.
- McCullagh, P. and Nelder, J. (1989) *Generalized Linear Models*. Monographs on Statistics and Applied Probability 37. Chapman & Hall edition.
- Molino, J. F. and Sabatier, D. (2001) Tree diversity in tropical rain forests: A validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science*, **294**(5547), 1702–1704. 494VW SCIENCE.
- Murrell, D. J. and Law, R. (2003) Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. *Ecology Letters*, **6**(1), 48–59.
- Nathan, R. and Muller-Landau, H. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**(7), 278–285.
- Nicotra, A. B., Chazdon, R. L. and Iriarte, S. V. B. (1999) Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical forests. *Ecology*, **80**(6), 1908–1926. Mesures de lumière, directes (LAI, quantum sensors) et indirectes (photos) le long de transects (130-160m de long), 3 par sites de nature diff. (old gr., logged, secondary forest) subdivisé en minitranssects (1*25m). Inventaire de juvéniles (quadrats 1mš>4mš) entre 20-100cm Résultats : - plus de sites en conditions sombres en "old" qu'en "second growth" - modèles de variogrammes : bons fits jusqu'à 40m en "old", - variations des gammes de distances de corrélation spatiale : LAI<lumiR transmise<canopyOp, distance "old" > distance "second" - Juvéniles : - abondants en "second" / "old", pas de tendance claire entre sites.
- Oksanen, J. and Minchin, P. (2002) Continuum theory revisited: what shape are species responses along ecological gradients? *Ecological Modelling*, **157**(2-3), 119–129.
- Pélissier, R. and Goreaud, F. (2001) A practical approach to studying the spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation stands. *Journal*

- of Vegetation Science*, **12**, in press.
- Plotkin, J., Chave, J. and Ashton, P. (2002) Cluster analysis of spatial patterns in Malaysian tree species. *The American Naturalist*, **160**(5), 629–644.
- R Development Core Team (2004) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rankin-de Mérona, J. and Montpied, P. (2004) Natural regeneration of selected tropical rain forest tree species of French Guiana: established seedlings and saplings during the period 1986-1995. In *Ecology and Management of a Neotropical Rainforest - Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana*. Elsevier, Paris, pp. 194–218.
- Ribbens, E., Silander, J. and Pacala, S. (1994) Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of seedling dispersion. *Ecology*, **75**(6), 1794–1806. Recrutement: peut être relatif à un stade de dvpt, limitation du recrutement: variable selon sp, cpdt mee en forêt à faible diversité (Appalaches) (définition locale: nbre de platnules<1) METHODE: MLE, 10 spp., agents disperion: vent(Acer, Fraxinus,...), oiseaux(Prunus), mamm.(Quercus) transects avec quadrats successifs 1mš (ca2000), adultes: dbh>10cm, <20m du transect test obs-prédit: t-test from Clifford, 1989) 3 types de test (comparaison entre sites, fit sur un site et utilisation ailleurs, omission de quadrats puis fit et prédiction), résultats: variation inter-peupl.: SandardTotalRecruit>MeanDispersalDistance, simulations par SORTIE discussion: pb: variations temp. STR (production, perturbation, survie pre-établissement), MDD a priori - probables (+ pour animal-dispersed, predation) recrutement dans modèles dyn.: stochastique, uniforme, déterminé plutôt par sites conditions, non lié à la distrib des parents approche non utilisables dans les clear-cuts limitation du recrutement: du à faible STR et/ou MDD.
- Ricklefs, R. (1977) Environmental heterogeneity and plant species: a hypothesis. *American Naturalist*, **111**, 377–381.
- Ridout, M., Demetrio, C. and Hinde, J. (1998) Models for count data with many zeros. In *International Biometric Conference*. Cape Town.
- Rushton, S., Ormerod, S. and Kerby, G. (2004) New paradigms for modelling species distribution? *Journal of Applied Ecology*, **41**, 193–200.
- Russo, S. and Augspurger, C. (2004) Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters*, **7**(11), 1058–1067.
- Sabatier, D. (1983) *Fructification et dissémination en forêt guyanaise - L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Doctorat de 3ème cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc.
- Sheil, D. (1999) Tropical forest diversity, environmental change and species

- augmentation: After the intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 851–860.
- Shugart, H. (1984) *A Theory of Forest Dynamics. The Ecological Implications of Forest Succession Models*. Springer Verlag, New York. P.117: sortie des gap-modèles : évolution de la biomasse en dents de scie, + autres changements associés > différents parties du cycle de dévpt des espèces mises en relief: pdt un cyle : qd biomasse et surface foliaire faible (à l'échelle de la trouée), aspects de la régénération déterminants, puis fermeture de la canopée > importance de facteurs de survie, croissance, au pic de la courbe de biomasse: longévité des espèces, mortalité influencent le prochain cycle.
- Spiegelhalter, D. (2004) *WinBUGS, Bayesian Inference Using Gibbs Sampling*. Imperial College and Medical Research Council, London, UK.
- Spiegelhalter, D., Best, N., Carlin, B. and Van der Linde, A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, **6**, 583–639.
- Svenning, J.-C. (2001) Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution in a tropical montane rain forest (maquipucuna, ecuador). *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 97–113.
- Ulft, L. v. (2004) *Regeneration in Natural and Logged Tropical Rain Forest. Modelling seed dispersal and regeneration of tropical trees in Guyana*, volume 12 of *Tropenbos-Guyana Series*. Tropenbos International, Georgetown.
- Valencia, R., Foster, R., Villa, G., Condit, R., Svenning, J., Hernandez, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magard, E. and Balslev, H. (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the amazon: large forest plot in eastern ecuador. *Journal of Ecology*, **92(2)**, 214–229.
- Wang, B. and Smith, T. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, **17(8)**, 379–385.
- Welsh, A., Cunningham, R., Donnelly, C. and Lindenmayer, D. (1996) Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling*, **88(1-3)**, 297–308.
- Wikle, C. (2003) Hierarchical bayesian models for predicting the spread of ecological processes. *Ecology*, **84**, 1382–1394.
- Wikle, C. and Anderson, C. (2003) Climatological analysis of tornado report counts using a hierarchical bayesian spatio-temporal model. *Journal of Geophysical Research - Atmospheres*, **108**.
- Zorn, C. (1996) Evaluating zero-inflated and hurdle models specifications. *Midwest Political Science Association*, April 18-20.

Table 1

Ecological variables derived from a DEM (Digitalized Elevation Model) of Paracou, GIS layers of seasonal streams and bottomlands, skid trails and logging damage, or from census data of trees ≥ 10 cm DBH (*units* in brackets). For quantitative variables, the period indicates calculus years: 1986-1988 (*logging*) or 1989-2002 (*recovery*). Static variables were calculated in 2002. **diam1** and **diam2** derived from a Canonical Analysis of the numbers of trees in 11 DBH classes from 10-15 cm to 55-60 cm and >60 cm DBH (16 and 14 % of total inertia explained). **diam1** (resp. **diam2**) separated subplots with well represented *low-size* classes (resp. *middle-size* classes, positive scores) from subplots with over-represented *large-size* classes (resp. *extreme-size* classes, negative scores).

Type	Label	Description	Period
<i>Physiography</i>	Ele Slo	Elevation (<i>m</i>) Slope ($^{\circ}$)	-
	WL	1 : outside bottomlands 2 : 20 m buffer along bottomlands, and 10 m along seasonal streams 3 : bottomlands (watertable < 1 m depth during dry season)	-
<i>Structure</i>	G _{pio} diam1 diam2 G _{tot}	Basal area of pioneer taxa (m^2) Axis1 of CA on diameter distributions Axis2 of CA on diameter distributions Total basal area (m^2)	2002
<i>Logging disturbance</i>	ST	1 : >10 m from a skid trail 2 : 10 m buffer around skid trails 3 : skid trails	-
	LD	1 : > 10 m from logging damage 2 : 10 m buffer around logging damage 3 : logging damage	-
	M _{tfL} M _{sdL}	Basal area lost in treefalls (m^2) Basal area lost in standing deaths (m^2)	1986-1988
<i>Post-logging dynamics</i>	M _{tfR} A _{tf} SD _{tfR} M _{sdR} Recru dG	Basal area lost in treefalls (m^2) Mean age of treefalls (<i>yr</i>) Standard deviation of treefalls ages (<i>yr</i>) Basal area lost in standing deaths (m^2) Basal area of recruited individuals (m^2) Change in basal area (m^2)	1989-2002
<i>Population variables</i>	dna	Distance to nearest adult (<i>m</i>)	2002
	dG _{con}	Loss of basal area from conspecific trees death (m^2)	1989-2002
	G _{con}	Basal area of conspecific trees ≥ 10 cm dbh (m^2)	2002

Table 2

Summary statistics of calibrated models. p : number of regression parameters, p_D : number of effective parameters, DIC : Deviance Information Criterion, r_P , r_S : Pearson and Spearman correlation coefficients between observations and fitted values. **Bold**: lower DIC values by species. Oa : *O.asbeckii*, Ef : *E.falcata*, Eg : *E.grandiflora*, Dg : *D.guianensis*, Qr : *Q.rosea*, Tm : *T.melinonii*. SGLM: Spatial Generalized Linear Mixed model, ZIP: Zero Inflated Poisson model, SZIMP: Spatial Zero Inflated Mixed model.

Model	Species					
	<i>Oa</i>	<i>Ef</i>	<i>Eg</i>	<i>Dg</i>	<i>Qr</i>	<i>Tm</i>
SGLM						
p	20	15	18	14	23	19
p_D	1246.0	770.8	908.3	751.6	708.5	791.7
DIC	5907.0	2742.8	3257.6	2646.6	2573.8	2493.4
r_P	0.92	0.94	0.92	0.92	0.98	0.95
r_S	0.76	0.61	0.64	0.59	0.69	0.55
ZIP						
p	31	25	24	20	32	30
p_D	3547.1	706.7	2533.1	2436.4	781.0	1247.5
DIC	8142.6	3067.8	5019.0	4310.0	2816.9	2744.3
r_P	0.48	0.57	0.48	0.23	0.22	0.24
r_S	0.48	0.53	0.45	0.31	0.23	0.26
SZIMP						
p	33	27	26	22	34	32
p_D	1266.7	621.2	917.8	755.6	694.7	775.1
DIC	5907.4	2499.3	3263.1	2629.0	2556.2	2462.7
r_P	0.92	0.93	0.90	0.92	0.96	0.95
r_S	0.76	0.61	0.63	0.59	0.68	0.55

Appendices

A Site map

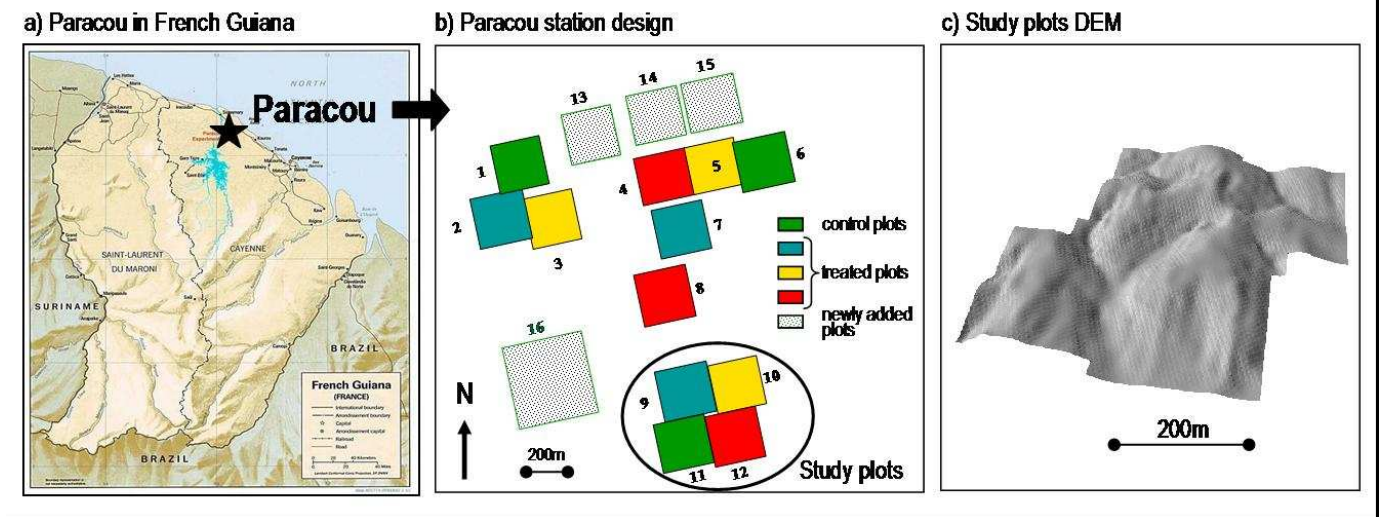


Fig. A.1. Map of the study site

B Density maps

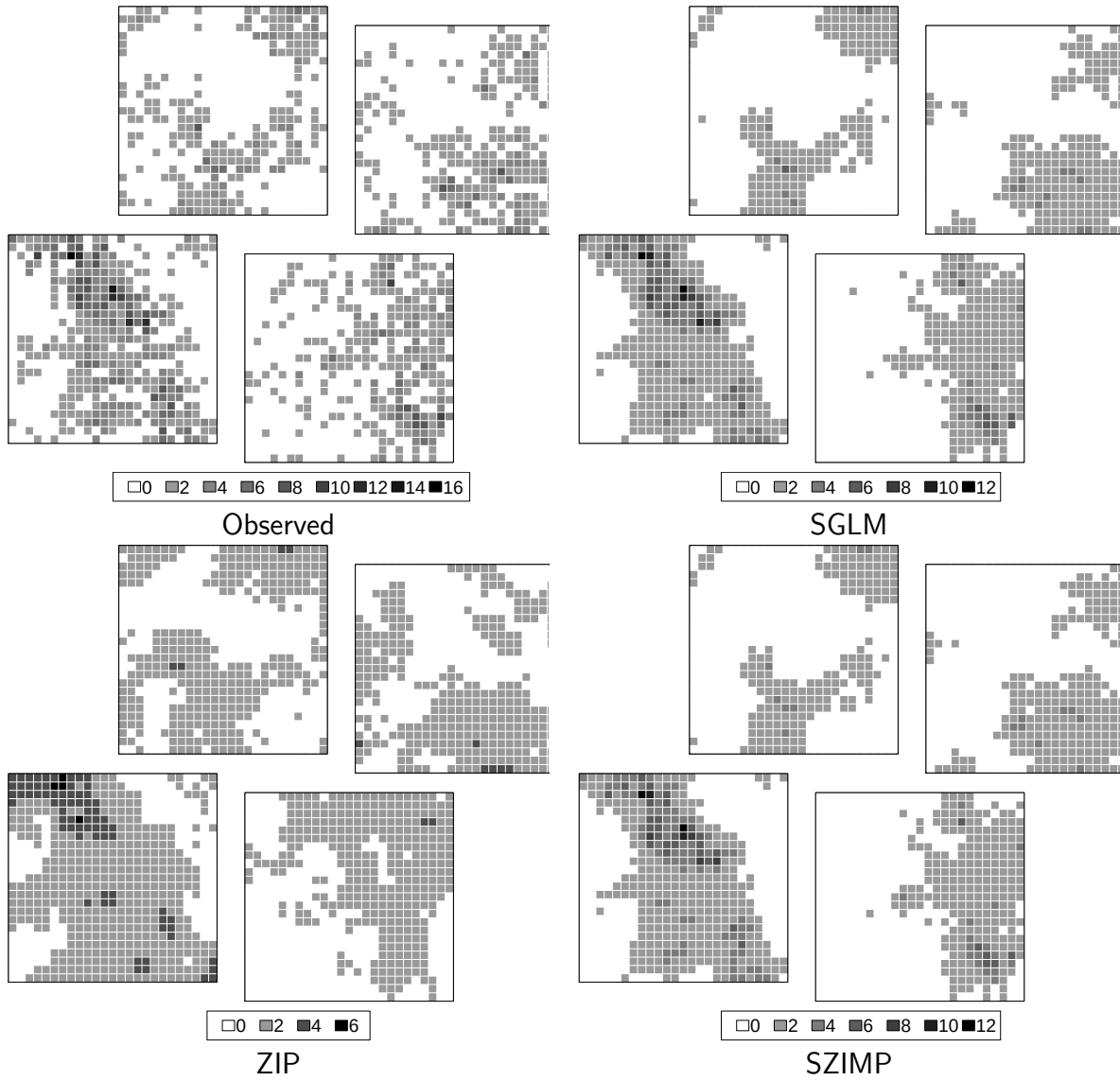


Fig. B.1. Observed (*top left*) and modeled sapling density of *O. asbeckii* in sampling cells in the four studied PSP.

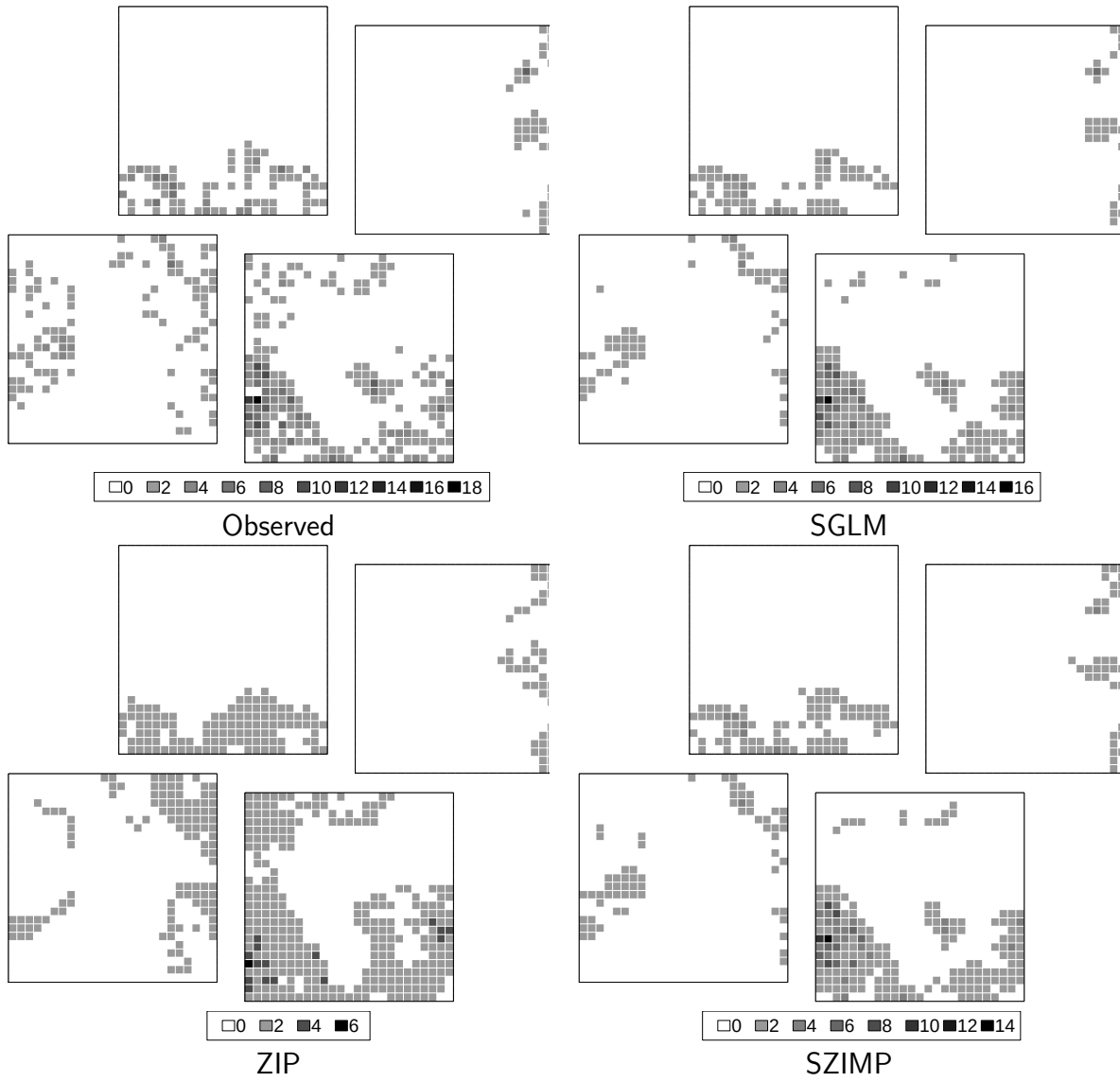


Fig. B.2. Observed (*top left*) and modeled sapling density of *E. falcata* in sampling cells in the four studied PSP.

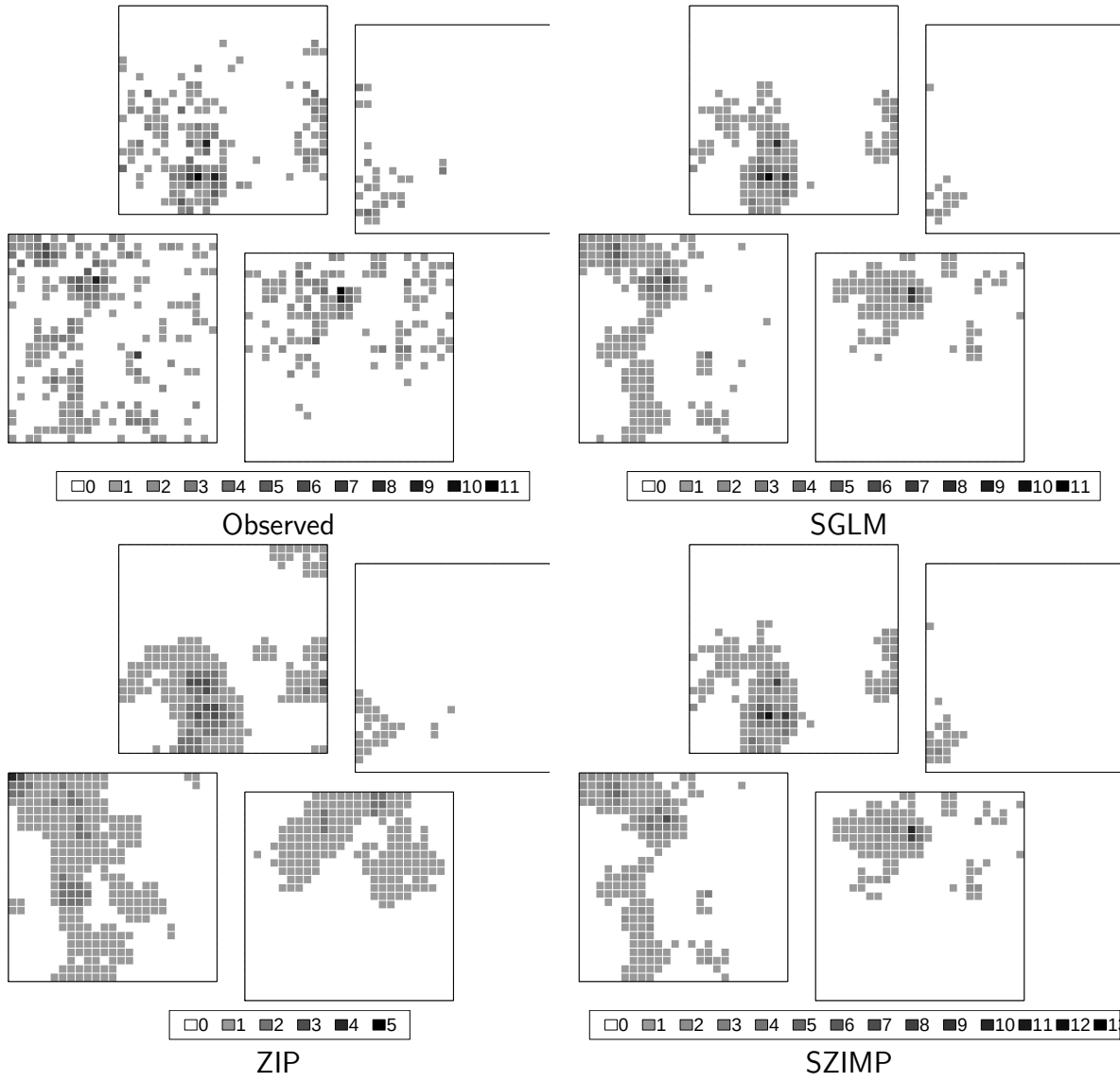


Fig. B.3. Observed (*top left*) and modeled sapling density of *E. grandiflora* in sampling cells in the four studied PSP.

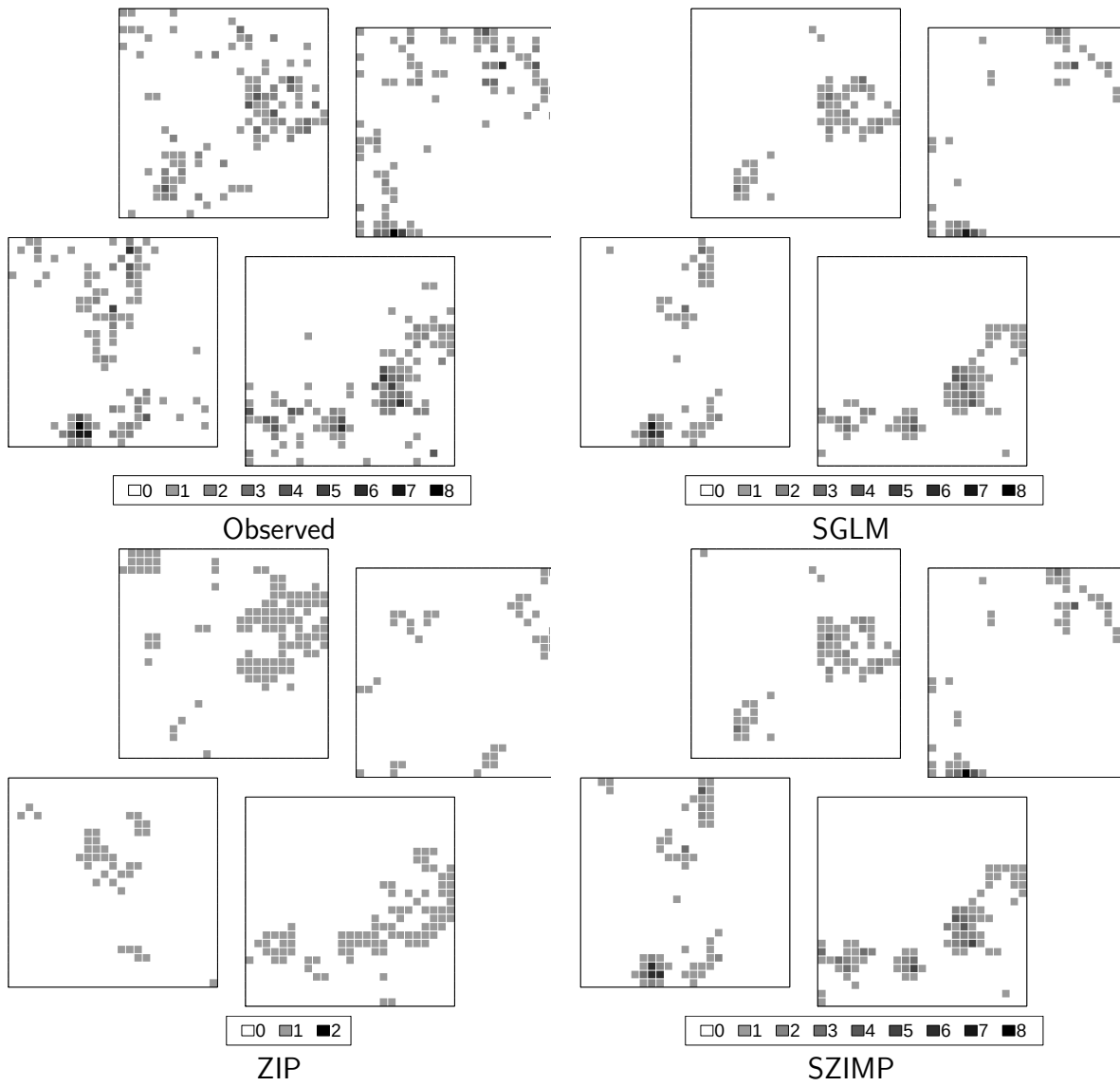


Fig. B.4. Observed (*top left*) and modeled sapling density of *D. guianensis* in sampling cells in the four studied PSP.

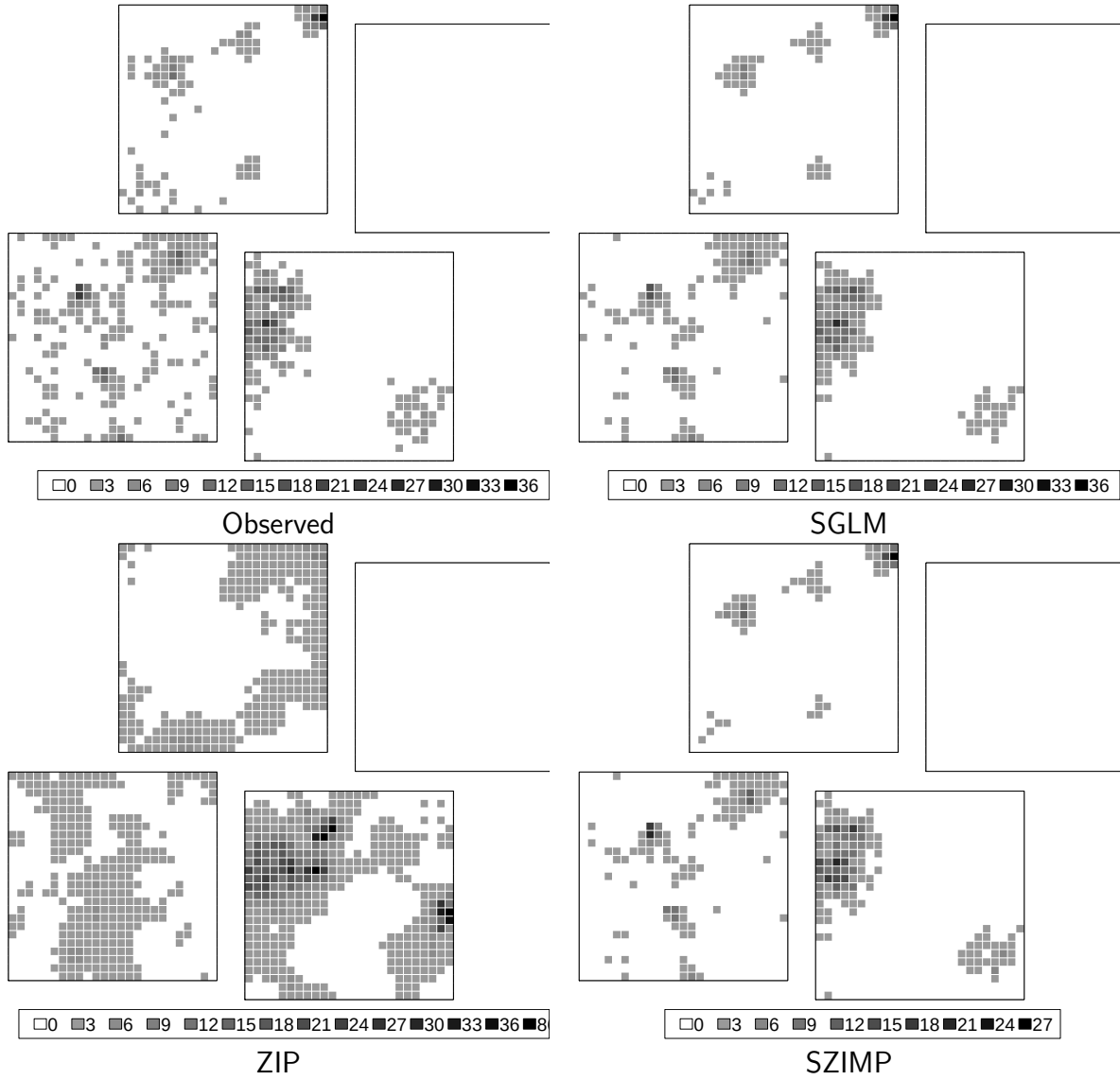


Fig. B.5. Observed (*top left*) and modeled sapling density of *Q.rosea* in sampling cells in the four studied PSP. Note the extreme density class in the ZIP case (bottom right plot).

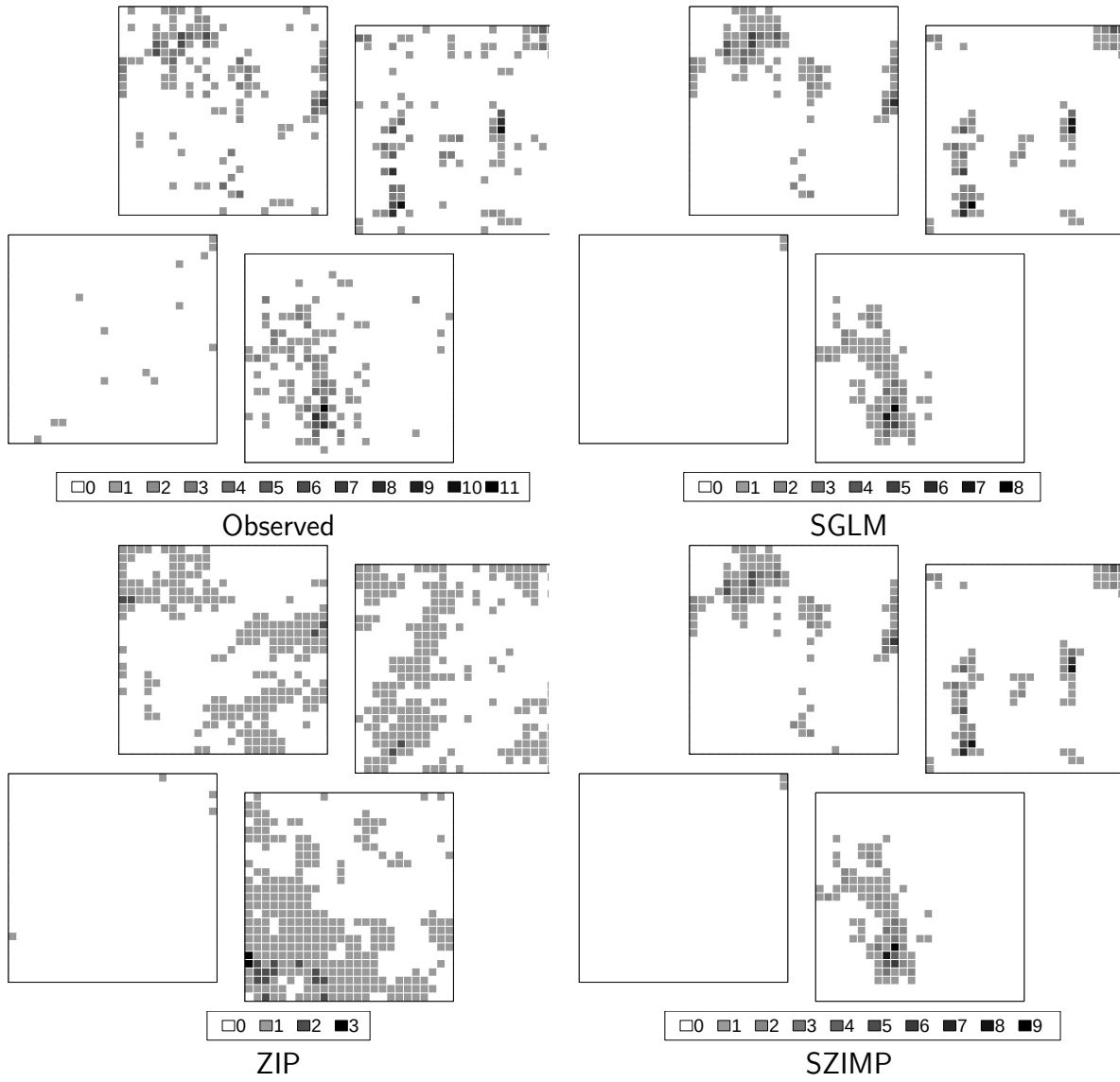


Fig. B.6. Observed (*top left*) and modeled sapling density of *T. melinonii* in sampling cells in the four studied PSP.

Résumé

Dans les communautés de forêt tropicale humide, la compétition interspécifique et la limitation du recrutement par la dispersion sont généralement invoqués pour expliquer la coexistence de nombreuses espèces d'arbres. Le rôle de ces mécanismes dans la régénération reste peu connu, bien que leur compréhension soit essentielle pour la gestion des forêts exploitées. Dans ce travail, les conditions du milieu et les relations intraspécifiques ont été prises en compte dans l'analyse des distributions de juvéniles. Quinze espèces non pionnières ont été sélectionnées selon un gradient de tolérance à l'ombre et des modes de dispersion variés. La modélisation statistique de la densité locale a permis de relier le succès d'installation des juvéniles aux conditions du milieu et aux distances aux arbres adultes simultanément. Les prédictions des modèles confirment le gradient de tolérance parmi les espèces étudiées et révèlent des courbes d'installation différentes selon le mode de dispersion.

Mots-clés: limitation du recrutement, niche, dispersion, perturbation, modélisation statistique, forêt tropicale, Paracou

REGENERATION DETERMINISM OF FIFTEEN TROPICAL TREES SPECIES IN A FRENCH GUIANAN FOREST : THE EFFECTS OF ENVIRONMENT AND DISPERSAL LIMITATION

Abstract

In tropical forest communities, interspecific competition and recruitment limitation by dispersal are two general mechanisms of tree species coexistence. Their role in regeneration remains poorly known, even though it is essential to understand them to better address the gestion of exploited forests. In this work, environmental conditions and intraspecific relations were taken into account in the analysis of juvenile distribution. Fifteen species were retained according to a gradient of shade-tolerance and various seed dispersal modes. Statistical modelling of local density was used to link the success of installation with environmental conditions and distances to adults simultaneously. Model prediction evidenced the gradient of shade-tolerance among studied species and revealed different installation curves related to dispersal modes.

Keywords: recruitment limitation, niche, dispersal, disturbance, statistical modelling, tropical forest, Paracou

